

INDICADORES BIOLÓGICOS EN EL AMBIENTE PELÁGICO

Jiménez-Rosenberg, S. P. A. & G. Aceves-Medina

Departamento de Plancton y Ecología Marina Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. Av. IPN s/n, Col. Playa Palo de Sta. Rita, La Paz, Baja California Sur, CP 23090. email: srosenbe@ipn.mx, gaceves@ipn.mx.

RESUMEN. La evaluación de los ecosistemas con respecto a su nivel estabilidad y las causas de su cambio son elementos indispensables para el manejo y regulación de sus recursos. Para tal efecto, los indicadores biológicos se han convertido en un componente vital, ya que están diseñados para proveer señales sobre eventos a gran escala que ocurren en el ambiente y para hacer perceptibles tendencias o fenómenos no detectables fácilmente. Sin embargo, se deben hacer ciertas consideraciones en la selección y el uso de los indicadores biológicos adecuados y entender que estos no deben de ser empleados como sustitutos de otros procedimientos de evaluación ambiental e investigación. Comunidades y organismos de diferentes niveles tróficos en el ambiente marino pelágico han mostrado su utilidad como indicadores biológicos, empero el valor de la información que aportan está en función de la posibilidad de ser extrapolada a diferentes escalas de espacio y/o tiempo, así como de la experiencia y objetividad del investigador. Las series de tiempo largas provenientes de las pesquerías y programas de investigación diversos (muchos de ellos enfocados a las comunidades planctónicas), han mostrado su utilidad para ser utilizadas como indicadores biológicos. En consecuencia, la mayor parte de la investigación encaminada a conocer la variabilidad ambiental se enfoca sobre estos organismos.

Palabras clave: Ambiente pelágico, variabilidad, indicador biológico.

Biological indicators in the pelagic environment

ABSTRACT. Ecosystem evaluation regarding stability and causes of change are indispensable elements for the management and regulation of its resources. For this reason, biological indicators are a vital component since they are designed to provide signals about large scale events that occur in the environment, making trends or events perceptible that otherwise can not be detected easily. Nevertheless, considerations have to be made in the selection and use of adequate biological indicators, and to understand that they should not be used as a substitute of other procedures of environmental evaluation and investigation. In the marine pelagic environment, communities and organisms from different trophic levels have shown their usefulness as biological indicators, although the value of the information that they provide is a function of the possibility to extrapolate this information to different scales of space and time, as well as the experience and objectivity of the researcher. The long time series of information coming from fisheries and long time research programs (many of them focused on the plankton communities) have shown their benefits when used as biological indicators. As a consequence, most of the research effort to understand the environmental variability is focused on these communities.

Keywords: Pelagic environment, variability, biological indicator.

Jiménez-Rosenberg, S. P. A. & G. Aceves-Medina. 2009. Indicadores biológicos en el ambiente pelágico. *CICIMAR Oceánides*, 24(2): 113-127.

INTRODUCCIÓN

Recientemente se ha dado mucha importancia a la medición de cambios naturales en la biodiversidad con enfoque en el manejo de los recursos (Lamb *et al.*, 2009). Conforme se incrementa el número de regulaciones ambientales es necesario integrar aspectos ecológicos (bióticos y abióticos), sociales y culturales para definir indicadores que puedan ser

empleados como estimadores primordiales de presión en el medio y de su estabilidad y/o cambio (Niemeijer & de Groot, 2008).

Los indicadores ambientales están diseñados para proveer señales sobre eventos de amplio significado y hacer perceptibles tendencias o fenómenos no detectables inmediatamente (Hammond *et al.*, 1995).

Fecha de recepción: 25 de mayo, 2009

Fecha de aceptación: 07 de septiembre, 2009

Los indicadores ecológicos son herramientas cualitativas y cuantitativas empleadas para identificar cambios en el ambiente y/o las causas de éstos; ayudan a la descripción y comprensión de la complejidad de los ecosistemas, y la de los fenómenos que en él ocurren (Hyatt, 2001). Se conforman a su vez de índices e indicadores más específicos que aportan información independiente. Una distinción debe hacerse entre lo que es un índice y un indicador. Los índices son valores numéricos que representan convencionalmente el grado o intensidad de una determinada cualidad o fenómeno y son considerados como una posible medida del estatus de un sistema (Lamb *et al.*, 2009; Pinto *et al.*, 2009), como los índices de Shannon (H') y de Simpson (λ), para medir la biodiversidad. Un indicador es un dato cuantitativo o cualitativo (puede ser numérico, de presencia o ausencia de organismos, de estados o respuestas fisiológicas) que pretende reflejar el estado de una situación, o de algún aspecto particular, en un momento y un espacio determinados. Habitualmente se trata de un dato estadístico (porcentaje, tasa, razón...) que pretende sintetizar la información que proporcionan los diversos parámetros o variables que afectan a la situación que se quiere analizar. Un indicador se toma o se mide dentro de un período de tiempo determinado para poder comparar los distintos períodos. La comparación de mediciones permite ver la evolución en el tiempo y estudiar tendencias acerca de la situación que analicen, adquiriendo así un gran valor como herramienta en los procesos de evaluación y de toma de decisiones (Dauvin, 2007).

Entre los indicadores ecológicos que por sí solos pueden ser una herramienta útil de evaluación se encuentran los indicadores bióticos o biológicos que se refieren a la interacción de los organismos vivos con su ambiente. La elección de uno o más indicadores biológicos para interpretar las variaciones en un ecosistema no es una tarea fácil, ya que la mayoría son específicos para cierto tipo de estrés o aplicables a un solo tipo de ecosistema o comunidad (Pinto *et al.*, 2009). La selección de un indicador biológico para describir, por ejemplo, el cambio natural en la biodiversidad es arbitraria, lo que lleva a la posibilidad de obtener diferentes escenarios en una misma área geográfica con diferentes índices. Es por ello que se hace necesaria la integración no sólo de indicadores individuales sino de sus

interacciones con otros indicadores biológicos o ecológicos (Niemeijer & de Groot, 2008).

Dos tipos de indicadores biológicos son los más comúnmente usados. El primero es de tipo "discreto" y especifica un estado binario (presencia, ausencia; fondo, superficie; delante, detrás). El segundo tipo es "continuo" y permite una mayor precisión del estado o condición (cambios graduales de distribución; variaciones en abundancia; intervalos de tolerancia) y es el más usado en el contexto científico (Bratkovich, 1988).

Los indicadores biológicos, a su vez, pueden ser de diferentes niveles de complejidad, desde la respuesta fisiológica de un organismo ante cierto estímulo hasta cambios de distribución o desaparición de una comunidad de organismos (Soule, 1988).

Independientemente de la complejidad de la respuesta y del tipo de estímulo, varios organismos marinos han sido evaluados por su potencial como indicadores biológicos. Algunas de las características deseables en estos indicadores son:

- que vivan en el mar durante toda su vida o que aspectos importantes de ella se encuentren estrechamente relacionados con el medio marino (reproducción, alimentación).
- que presenten límites de tolerancia estrechos a variaciones ambientales relacionadas con el suelo marino y/o las masas de agua.
- que su captura e identificación taxonómica sean relativamente fáciles de realizar.
- que la abundancia poblacional sea alta, aunque en el caso particular de las especies raras, su escasa abundancia y su distribución geográfica particular son indicativos de condiciones particulares, frecuentemente temporales, en el ambiente.

Aun cuando diversos indicadores biológicos han mostrado su utilidad en la caracterización de ambientes y sus variaciones, se deben tomar ciertas consideraciones con respecto a su uso, como:

- que existe una diferencia entre identificar variaciones en el ambiente y comprender los factores que las causan.

- que un indicador biológico no sea sustituto de un programa de investigación de amplio espectro o de un programa de monitoreo.
- que el conocimiento a fondo de una especie indicadora no implique que especies pertenecientes al mismo género, familia, clase o phylum, o que especies con las que comparten un mismo nicho ecológico, tengan respuestas similares a las variaciones ambientales.

Por lo anterior, el uso práctico de un indicador biológico estará en función de la cantidad de información que se posea sobre las características de dicho indicador y las del ambiente estudiado.

Desarrollo histórico del concepto de indicador biológico

Se han usado diferentes métodos para definir a una especie o a un grupo de especies como indicadores biológicos y todos ellos tienen algo en común, *i. e.*, inician con una lista taxonómica de los organismos identificados en una localidad geográfica.

Esto habla de la estrecha relación que tiene el concepto de indicador biológico con la historia de la taxonomía y de la biogeografía. Carolus Linnaeus ya tenía noción de este concepto al asignar características ambientales especiales como condicionantes a la presencia de ciertos insectos y plantas. Linnaeus comprendió que el reto no era simplemente contar el número de especies, sino explicar sus patrones de diversidad y distribución (Brown & Lomolino, 1998).

Irónicamente, los indicadores fósiles marinos (usados desde el comienzo de los estudios geológicos para caracterizar ambientes terrestre) fueron los primeros en ser empleados de manera efectiva para estimar la edad relativa de las capas de suelo y las variaciones físicas que han ocurrido a lo largo de la historia en la superficie del planeta. Se reconoce ahora que cada capa en una columna estratigráfica contiene una composición única de fósiles característicos de un periodo de tiempo único. Entre estos indicadores encontramos a fósiles de especies que eran libremente dispersadas por corrientes entre diferentes hábitats marinos, *v. gr.*, varios grupos de protozoarios (foraminíferos calcáreos) de la era Cenozoica, hemicordados de los periodos Ordovícico y Silúrico y cefalópodos de la Era Mesozoica (Brown & Lomolino, 1998).

Darwin y Wallace, con sus trabajos sobre el origen y distribución de las especies, inicialmente lograron establecer las bases de la oceanografía biológica para que en las últimas décadas se hayan determinado los patrones de distribución de una modesta fracción de las comunidades marinas. Como se esperaba, estos patrones sugieren hipótesis ecológicas de la historia y evolución del océano con base en indicadores biológicos (Miller, 2005).

En la mayoría de las referencias encontramos como "indicador biológico" a algún integrante de la comunidad bentónica, por dos razones principales: 1) son organismos conspicuos y relativamente fáciles de recolectar; 2) puesto que muchos son sésiles, en general son indicadores de cambios drásticos en el ambiente costero, relacionados con contaminación de origen natural o antropogénica, y con cambios en las propiedades físico-químicas del agua en periodos de tiempo relativamente cortos; por ello las variaciones en este ambiente se hacen rápidamente evidentes a través de ellos.

Los estudios pioneros de Petersen (1913), Thorson (1957) y Nesis (1965) se fundamentan en muestreos sobre grandes áreas geográficas, nombrando a las comunidades en términos de sus especies bentónicas más abundantes y estudiando su fluctuación a gran escala con base en ellos. Más adelante, Sanders (1960) y Parker (1975) se enfocaron en la descripción completa de los integrantes del bentos de cada localidad y atribuyeron el estatus de unidades ecológicas a estas comunidades. En dichas unidades ecológicas interactúan factores biológicos, físicos y químicos del ambiente que determinarán su distribución y su utilidad como indicadores biológicos.

El concepto de indicador biológico en el ambiente pelágico tiene una larga historia que inició con la noción de que la composición de especies es informativa respecto de los movimientos de las masas de agua. En la perspectiva global, los patrones de distribución del plancton se correlacionan con la extensión espacial de los grandes giros de circulación oceánica. Esto ha sido establecido en múltiples trabajos de diferentes regiones oceánicas. Sin embargo, en las zonas costeras se presenta una fluctuación considerable en la fauna pelágica entre diferentes periodos que frecuentemente presentan un ritmo regular. Russell (1939) fue el primero en estudiar este fenómeno en las cercanías de las Islas

Británicas, sugiriendo que formas particulares de organismos planctónicos son indicativas de las masas de agua presentes en algún momento en la costa. De esta manera, se estableció por primera vez que en el ambiente pelágico existen especies indicadoras que permiten la identificación de las fuerzas advectivas de las masas de agua en cualquier momento.

Esta idea se volvió popular entre los investigadores para estudiar las variaciones en el océano. Sin embargo, comprender las interacciones entre el ambiente y los organismos que lo habitan requiere de estudios a largo plazo de condiciones biológicas, oceanográficas y climatológicas. Debido a lo anterior, bajo una perspectiva histórica, la recolección de datos a largo plazo de diferentes regiones juega un papel importante en el desarrollo de la investigación oceanográfica y en el uso del concepto de indicador biológico.

Con el avance de los métodos para identificar indicadores biológicos y la acumulación de bases de datos, la lista de organismos que detallan características especiales en el ambiente ha cambiado. Se ha descubierto, por ejemplo que especies que eran consideradas indicadoras (principalmente por tener distribución muy restringida), ya no lo son, ya que su distribución geográfica fue subestimada.

Eventualmente el estado físico y fisiológico de los organismos indicadores, como su longitud, peso, tasa reproductiva y de mortalidad, junto con las respuestas conductuales, han sido incorporadas para construir índices biológicos que son usados, junto con otros índices y modelos ecológicos, para evaluar el estado del ecosistema y realizar predicciones de cambio a corto y mediano plazo (Miller, 2005).

Concepto de indicador biológico en el ambiente pelágico

Una vez reconocido que las comunidades de organismos se correlacionan con las distintas masas de agua, observamos que las variaciones en las condiciones físicas del océano están claramente involucradas en muchos aspectos de la variabilidad de las poblaciones biológicas, por lo que se requiere conocer las diferentes escalas de tiempo y espacio en las que éstas ocurren y cuáles son las variables oceanográficas que regulan la dinámica en las poblaciones. Se sabe que los ecosistemas marinos cambian en una variedad de escalas

de tiempo, desde horas, a centurias. Muchas de estas escalas de tiempo están forzadas por procesos relacionados con la atmósfera, por lo que se acepta que la variabilidad climática es un fuerte impulsor de cambios en las poblaciones de peces y sus pesquerías (Lehodey *et al.*, 2006).

Entre las variables oceanográficas más estudiadas que influyen el comportamiento biológico y la dinámica de poblaciones, se encuentran la temperatura del agua, la capa de mezcla, la profundidad de la termoclina, la velocidad de surgencia, los campos de corrientes oceánicas superficiales y la capa de hielo. Se pueden identificar correlaciones entre estas variables y cambios a largo plazo en los ecosistemas pero los mecanismos específicos involucrados son aún poco claros (Venrick *et al.*, 1987; Beamish & Bouillon, 1993; Hollowed & Wooster, 1995; Francis & Hare, 1994; Hayward, 1997; Sugimoto & Tadokoro, 1997; Francis *et al.*, 1998; McGowan *et al.*, 1998; Weinheimer *et al.*, 1999; Smith & Kaufmann, 1999; Sydeman & Allen, 1999; Brodeur *et al.*, 1999). Esto se debe a que el ecosistema está simultáneamente influenciado por muchas variables, es sensitivo a cambios de diferente escala temporal y al forzamiento físico anómalo y, por si mismo, puede generar variabilidad intrínseca a grandes escalas de tiempo (Miller & Schneider, 2000; Lehodey *et al.*, 2006; Hunt, 2008).

Los organismos que habitan el ambiente pelágico se clasifican típicamente en dos grupos: plancton, el cual incluye a organismos generalmente microscópicos que derivan pasivamente o nadan débilmente en las masas de agua; y el necton, integrado por nadadores activos y/o que pueden desplazarse libremente en el ambiente pelágico (Neshiva, 1987). En el ambiente pelágico se han nominado indicadores biológicos dentro de las comunidades de mamíferos y aves marinas, peces e invertebrados. Estos indicadores han sido empleados para identificar ambientes o fenómenos oceanográficos, principalmente con base en la biogeografía de las especies, documentando relaciones entre distribución de hábitat, densidades locales y abundancias poblacionales a nivel global.

Aves y mamíferos marinos

Se ha detectado que la variación en las comunidades de aves marinas es debida principalmente a tres causas: (1) densidad de po-

blación; (2) disponibilidad de hábitat para reproducción; (3) disponibilidad de alimento. Esto a su vez ha sido relacionado con fenómenos ambientales que provocan, por lo general, destrucción de hábitat y periodos prolongados tanto de escasez como de incremento en la disponibilidad de alimento para estas comunidades. El impacto humano traducido en contaminación, la depredación o competencia con especies introducidas y la transmisión de parásitos y enfermedades causan también cambios en las comunidades debido a mortalidad, sobre todo en cuanto a aves migratorias se refiere (Wilcove *et al.*, 1998; Baker *et al.*, 2002; Rolland *et al.*, 2008).

Con base en esto, las aves marinas han sido empleadas como indicadores específicos; un ejemplo de esto lo representa la identificación de cambios de régimen logrado con ayuda de las estimaciones poblacionales del cormorán (*Phalacrocorax bougainvilli*) en el Pacífico NW, a partir de censo de aves y abundancias de cosecha de guano (Chávez *et al.*, 2003). En este caso, la identificación de cambios de régimen se realizó a partir de una base de datos recopilada desde 1900 hasta 1990; así, se identificaron fluctuaciones de abundancias poblacionales de esta ave, que coinciden con anomalías positivas y negativas de la temperatura atmosférica, de la temperatura superficial del mar, de la circulación atmosférica y de variaciones en el CO₂ atmosférico. Se observa que sus fluctuaciones poblacionales coinciden además con las fluctuaciones en abundancia de su alimento principal, la anchoveta (*Engraulis ringens*), las cuales a su vez son opuestas a las que presenta la pesquería de sardina (*Sardinops sagax*). Las fluctuaciones en las poblaciones de estas tres especies, junto con las anomalías ambientales medidas por diferentes índices, han contribuido al manejo de estas pesquerías y a la creación de índices ecológicos que ayudan a predecir y entender variaciones ambientales de largo plazo (Lluch-Belda *et al.*, 1992; Lehodey *et al.*, 2006).

Al igual que las aves, varias especies de mamíferos marinos han sido utilizadas como indicadores del ambiente. Los mamíferos marinos son vulnerables a la sobreexplotación, tienen bajas tasas de crecimiento poblacional debido al retardado tiempo de madurez, presentan baja producción de crías y bajas tasas de mortalidad natural (Wade & Angliss, 1997). Adicionado a esto, sus poblaciones son muy sensibles a la actividad humana. Descensos

drásticos en su densidad poblacional por lo general indican degradación en ambientes costeros, oceánicos e incluso estuarinos, sobre todo en las zonas tropicales, ya que en los polos se encuentra la mayor abundancia poblacional de estos grupos y la actividad humana es reducida (Gales *et al.*, 2003). Sin embargo, la contaminación detectada en los mares marginales del Ártico y el incremento de los contaminantes tóxicos son extremadamente peligrosos para los ecosistemas marinos y costeros, en especial para las comunidades de mamíferos marinos (Melentyev *et al.*, 2005).

La alta capacidad migratoria de los mamíferos marinos les permite responder de manera rápida a los efectos de la variabilidad ambiental (Harwood, 2001). Las fluctuaciones de la productividad primaria influyen sucesivamente en la disponibilidad de presas para los mamíferos marinos en sus áreas críticas de alimentación. La disminución de la capa de hielo por efectos del calentamiento global reduce la extensión del hábitat de muchos mamíferos marinos polares. El detrimento en la salud poblacional del oso polar (*Ursus maritimus*) ha sido asociado al rompimiento temprano de la capa de hielo del polo norte, al igual que las bajas en la abundancia poblacional y la tasa de nacimiento de las focas *Phoca caspita*, *P. sibirica* y *P. sainensis*, que requieren de ese sustrato para su apareamiento y reproducción (Harwood, 2001).

Las condiciones de deshielo por el calentamiento global, provocan la presencia de aguas más cálidas circundando el polo norte, lo que a su vez provoca una disminución en la productividad primaria, el cambio en el flujo de remolinos y corrientes y la intromisión de contaminantes desde aguas cálidas. Se ha demostrado que debido a esto, las poblaciones de la foca de Groenlandia (*Pagophilus groenlandicus*) y del león marino de Sëller (*Eumetopias jubatus*) han tenido un decremento en sus poblaciones debido a la mortalidad atribuido a una pobre nutrición (Millar *et al.*, 2004; Melentyev *et al.*, 2005; Guénette *et al.*, 2006).

Condiciones de calentamiento anómalo del agua originadas por El Niño frente a las costas de California han sido asociadas a la desnutrición y mortandad de crías del lobo marino californiano (*Zalophus californianus*) debido a que ocasiona que las presas principales de las madres en lactancia disminuyan en abundancia y se localicen en condiciones

más oceánicas y/o profundas. La captura de estas presas, por tanto, implica un mayor gasto energético y que las crías lactantes se alimenten de calostro de menor valor energético y sean más propensas a debilitamiento y enfermedades (Melin *et al.*, 2008).

A pesar de estos ejemplos en los que se observan descensos poblacionales notables en un ecosistema particular, el uso de los mamíferos marinos como indicadores biológicos es poco popular, principalmente por que entre las mismas comunidades los organismos pueden reaccionar de manera distinta a las mismas alteraciones ambientales y a que en general son difíciles de estudiar, ya sea por métodos directos o indirectos.

Peces

El uso de los peces como indicadores biológicos generalmente requiere de tres componentes: 1) registros de presencia/ausencia de individuos; 2) cambios de abundancia en poblaciones locales; 3) modificaciones en las asociaciones de especies locales (Stephens *et al.*, 1988). Las comunidades de peces han sido usadas desde el inicio de la investigación de la dinámica oceánica para indicar condiciones físicas de las masas de agua pero, sólo hasta hace relativamente poco, se empezó a considerar al cambio ambiental como causa del impacto en las pesquerías (McFarlane *et al.*, 2000). Actualmente, gracias a la cantidad de información pesquera y programas de investigación enfocados al comportamiento poblacional de los peces, se sabe que los cambios en los patrones de abundancia, estado físico y distribución de sus poblaciones están ligados a cambios ambientales (Lehodey *et al.*, 2006; Hsieh *et al.* 2009).

Las estadísticas pesqueras de pelágicos menores han resultado especialmente útiles para detectar variaciones climáticas en el océano, debido principalmente a su crecimiento poblacional explosivo, a su rápido colapso, y a su alta biomasa poblacional, lo que hace que sus variaciones sean muy notables. Otra característica importante es el hecho de que sus escamas generalmente son depositadas y bien conservadas en sedimentos laminados que pueden ser extraídos del fondo oceánico, lo que permite realizar un seguimiento de la variabilidad en la densidad de población en periodos extensos de tiempo. Esto ha permitido establecer que sus fluctuaciones no son sólo atribuibles al esfuerzo pesquero,

sino también a la variabilidad ambiental (Lluch-Belda *et al.*, 2003; Yatsu *et al.*, 2005; Lehodey *et al.*, 2006). En el Pacífico NE por ejemplo, hay evidencia de periodos de 25 años de duración con regímenes cálidos que se caracterizan por alta abundancia de sardina (*Sardinops sagax* y *S. pilchardus*) y regímenes fríos caracterizados por alta abundancia de anchoveta (*Engraulis* spp.) (Lluch-Belda *et al.*, 1992); se ha comprobado que esto sucede en todas las áreas donde estas especies co-ocurren (Chávez *et al.*, 2003).

La repetida sustitución de las poblaciones de sardina por las de anchoveta a lo largo de la historia de estas pesquerías, permite concluir que el mecanismo responsable de esta variabilidad debe haber sido similar en todos los casos y, según algunos autores, relativamente simple y directo. Esta variabilidad es difícil de explicar por la presión del esfuerzo pesquero y se adjudica a cambios atmosféricos a gran escala o al forzamiento oceánico (Chávez *et al.*, 2003; Yatsu *et al.*, 2005).

En su conjunto, el estudio de las pesquerías en una zona puede llevar a identificar cambios climáticos a mediana y gran escala. Sin embargo, el análisis debe de realizarse con cautela, ya que si bien las especies examinadas pueden reaccionar a cambios en el ambiente, no todas lo hacen en la misma forma, magnitud y/o tiempo (McFarlane *et al.*, 2000; Lehodey *et al.*, 2006). Además, diversos autores coinciden en que, si bien la variabilidad a gran escala de las pesquerías se atribuye directamente a fluctuaciones ambientales, la variabilidad a pequeña escala es atribuible más bien a efectos del esfuerzo pesquero (Chávez *et al.*, 2003; Yatsu *et al.*, 2005; Litzow & Ciannelli, 2007; Thatje *et al.*, 2008).

Invertebrados marinos

Las poblaciones de invertebrados marinos por lo general responden rápidamente a la variación ambiental. Los calamares pelágicos, por ejemplo, presentan ciclos de vida anuales, lo que propicia respuestas rápidas a variaciones ambientales que son fácilmente detectables. Muchas especies están ampliamente distribuidas y son altamente migratorias, lo que provee de una respuesta rápida detectada en cambios en los patrones de distribución, especialmente cerca de los límites de sus rangos (Pecl & Jackson, 2008). Las poblaciones de calamares tienen una distribución de tallas muy variable con gran biomasa y diferente ta-

maño poblacional, lo que permite medir cambios anuales en distribución, abundancia y talla, que, a su vez pueden ser relacionados con cambios en el ambiente (Dawe *et al.*, 2001).

Cada faceta del ciclo de vida de los calamares ha revelado la capacidad adaptativa de éste grupo, lo que les permite explotar “vacíos” creados en el ecosistema cuando los depredadores o competidores son eliminados por alguna causa natural o antropogénica (Pecl & Jackson, 2008).

Un ejemplo clásico es lo registrado frente a las costas del Atlántico, en Canadá por Dawe *et al.* (2001), en donde variaciones en la pesquería del calamar de aleta larga (*Loligo pealeii*) y en las tallas y abundancia de la pesquería del calamar de aleta fina (*Illex illecebrosus*) han sido interpretadas como señal de eventos oceanográficos o meteorológicos anómalos, incluso antes de que sean detectados, o que podrían no ser detectados por otros métodos. Ambas especies comparten en gran extensión su área de distribución geográfica. Se ha encontrado evidencia biológica de expansión del área de desove del calamar de aleta larga más allá del límite norte de su distribución geográfica. Al mismo tiempo, se observa un aumento en la talla del manto del calamar de aleta fina, lo que sugiere una disminución en la competencia por alimento. Estos dos sucesos son coincidentes con el aumento en la temperatura superficial del mar, asociado al forzamiento atmosférico que afecta a ambas especies, provocando respuestas diferentes e incluso opuestas en ellas (Dawe *et al.*, 2001).

Los cefalópodos en general, poseen una intrínseca flexibilidad adaptativa al cambio climático (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). Adicionalmente, no es necesario esperar décadas para determinar las causas de variabilidad en sus poblaciones. Para las especies en las que se cuenta con amplias bases de datos, los cambios serán inmediatamente obvios. En contraste, en organismos marinos con ciclos de vida largos, por lo general son necesarias décadas para establecer la causa y efecto de su variabilidad poblacional.

Plancton

Las variaciones en capturas de pesquerías de importancia comercial indican que los ecosistemas pelágicos marinos cambian en respuesta a cambios climáticos de meso y macroescala. Debido a que existen muchos

procesos que separan esta variabilidad climática de los niveles tróficos superiores, un estudio retrospectivo en los niveles tróficos inferiores permite elucidar los mecanismos ligados a la variación ambiental (Chiba *et al.*, 2006). En particular, se ha probado que el plancton es un indicador biológico muy útil por dos razones principales. La primera es su condición de ser transportados por las corrientes hacia nuevos hábitat. Una vez ahí, las nuevas formas reemplazan a las antiguas, que a su vez se transportan hacia otros lugares. Cuando las condiciones en el ambiente físico se invierten, los organismos son transportados de regreso y sus poblaciones se reestablecen rápidamente. Un aspecto importante de esta flexibilidad, es que la mayoría de los organismos planctónicos crecen rápidamente con tiempos generacionales relativamente cortos, por lo tanto son resistentes incluso a cambios radicales en el océano (Miller *et al.*, 1994, 2005; Hsieh *et al.* 2009).

La segunda razón por la que las comunidades planctónicas son empleadas para entender la variabilidad ambiental, es que existe gran cantidad de información acumulada a través de largos periodos de tiempo y en un gran número de regiones oceánicas (Roemmich & McGowan, 1995; Chiba *et al.*, 2006; Hsieh *et al.*, 2009). A partir de esta información, la mayoría de los estudios previos de cambios a largo plazo en el ecosistema se concentraban sólo en el total de la biomasa planctónica. Actualmente se reconoce la importancia del estudio del plancton a nivel de comunidades, especies e, incluso, de características fisiológicas y ciclos de vida.

Otras características que elevan la potencialidad de los integrantes del plancton, como indicadores biológicos, es que son organismos relativamente fáciles de capturar, sus comunidades están ampliamente distribuidas vertical y horizontalmente, y tienen motilidad limitada (Neshyba, 1987).

Los componentes del fitoplancton han sido estudiados como indicadores de la concentración y composición de organismos planctónicos y detritus en el océano (Kleppel, 1987). Se ha encontrado una correlación directa entre una gran abundancia de fitoplancton y elevada productividad primaria en varias regiones oceánicas y con la presencia de nutrientes en las zonas costeras (Chen *et al.*, 2007; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008). Estas investigaciones han permitido caracterizaciones ecoló-

gicas espaciales y temporales en el ambiente oceánico.

Recientemente se ha estudiado el potencial de los pigmentos tanto en el fitoplancton como en el zooplancton para aportar información de la transferencia de energía en las cadenas alimentarias, ya que sus interacciones autotróficas representan uno de los primeros y más críticos pasos de la biotransferencia entre los factores bióticos y abióticos del ambiente (e.g., ciclo del carbono). Por lo tanto, los pigmentos presentes en estos organismos proveen de una sensible información cuantitativa de cómo se realizan estas interacciones tróficas (Ramont, 1980; Chiba *et al.*, 2006).

Comunidades del zooplancton han ayudado a revelar patrones y sugerir mecanismos de variación decadal del ambiente (Roemmich & McGowan, 1995; Chiba *et al.*, 2006), así como de variación estacional (Mackas *et al.*, 2005; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008).

En el análisis de las comunidades planctónicas se debe considerar que, la distribución de datos, sobre todo a nivel específico, tiende a ser en agregaciones, por lo que es difícil evaluar sin sesgo sus patrones de distribución y abundancia. El enfoque multi-específico, al usar grupos de especies en lugar de especies individuales, reduce en parte este error estadísticamente, ya que aumenta el número de individuos a analizar como un conjunto y frecuentemente se observa mayor homogeneidad en la distribución de los datos. Ésta es una razón más del creciente interés en el estudio del potencial de las asociaciones planctónicas como indicadores biológicos.

Dentro del zooplancton, las larvas de peces han demostrado ser útiles como indicadores biológicos de distintas características ambientales, tanto a nivel de especie, como a nivel de asociaciones (multiespecífico). A nivel especie se han logrado identificar variaciones de abundancia drásticas en el ambiente asociadas a eventos de mediana y gran escala, como las que ocurren debidas al fenómeno El Niño en la costa noreste del Pacífico (Moser *et al.*, 1987; Moser & Smith, 1993; Logerwell & Smith, 2001; Funes-Rodríguez *et al.*, 2002; Franco *et al.*, 2006).

El concepto de indicador biológico a nivel multi-específico se basa en la noción de que, al menos durante una etapa de su vida, grupos de especies coinciden reiteradamente en tiempo-espacio bajo ciertas condiciones am-

biales. Bajo este enfoque, se han documentado pruebas de la utilidad de las asociaciones de larvas de peces como indicadores biológicos del ambiente en varias regiones oceánicas (e.g., Frank y Leggett, 1983; Lavet-Smith *et al.*, 1987; Moser *et al.*, 1987; Sabatés, 1990; Doyle *et al.*, 1993; Leis, 1993; Moser & Smith, 1993; Olivar & Shelton, 1993; Richards *et al.*, 1993; Dickey-Collas *et al.*, 1996; Gray, 1996; Grioche & Koubi, 1997; Smith *et al.*, 1999; Witting *et al.*, 1999; Gray & Miskiewicz, 2000; Somarakis *et al.*, 2000; Funes-Rodríguez *et al.*, 2002; Aceves-Medina *et al.*, 2004). Las asociaciones de larvas de peces son indicadores de las estrategias reproductivas de los adultos de las especies que las conforman. También son útiles para definir fronteras entre comunidades y regiones faunísticas dado que presentan una distribución más restringida que los adultos ya que los sitios de desove suceden en intervalos ambientales más estrechos y generalmente están sujetas a procesos hidrográficos de concentración y retención de larvas (Moser *et al.*, 1987; Bailey & Picquelle, 2002).

La recurrencia persistente en espacio y tiempo de las asociaciones de larvas de peces a condiciones ambientales específicas de diferentes regiones del mundo y las características inherentes a su cualidad planctónica, ha hecho que se considere a éstas como indicadores biológicos útiles de la dinámica oceánica. Sin embargo, el análisis de estas asociaciones se ha realizado hasta la fecha sin considerar el estadio de desarrollo de las larvas, por lo tanto sin considerar los distintos factores que afectan a la distribución de los organismos en cada uno de estos estadios. De manera que, aun siendo indicadores biológicos efectivos, el análisis tradicional de las asociaciones de larvas de peces podría estar enmascarando información relevante con respecto a la dinámica ambiental.

Recientemente se intenta probar la hipótesis de que las asociaciones de larvas de peces muestran diferencias significativas en composición y distribución dependiendo de su estadio de desarrollo y que sus requerimientos y la forma en que son afectadas por el ambiente es distinta de acuerdo a las capacidades y características emergentes de cada etapa de crecimiento. Anteriormente se suponía que las larvas de peces, al pertenecer a la comunidad planctónica, eran nadadores pasivos, que dependían exclusivamente de las condiciones de las corrientes oceánicas para su desplaza-

miento horizontal y vertical y para su posterior reclutamiento. Estudios dirigidos han probado la alta capacidad natatoria de larvas en estados avanzados de diferentes especies (Leis & Carson-Ewart, 2000). Se ha observado que éstas presentan cierta capacidad de desplazamiento horizontal y vertical que les permite incluso trasladarse entre corrientes locales adyacentes (Lavet-Smith *et al.*, 1987; Sabatés, 1990; Leis, 1993; Richards *et al.*, 1993; Gray & Miskiewicz, 2000). Así mismo, se ha observado que las larvas más desarrolladas presentan conductas encaminadas a la búsqueda del nicho del organismo juvenil (Lavet-Smith *et al.*, 1987; Richards *et al.*, 1993; Gray & Miskiewicz, 2000), por lo que las asociaciones de estas larvas podrían distribuirse en localidades con características distintas a las del sitio original de desove.

En contraste con lo anterior, la advección aún se considera como la principal causa de desplazamiento de larvas de peces en estadio de desarrollo temprano, por lo tanto se espera que, debido su limitada capacidad de desplazamiento y por haber estado sujetas durante menos tiempo a posibles procesos de dispersión, las asociaciones de estas larvas reflejen con mayor fidelidad las características de la masa de agua en donde se llevó a cabo el evento de desove, considerándolas entonces, como indicadoras de estas masas de agua.

Perspectivas en el uso de indicadores biológicos

Según Miller (2005), la noción de especie indicadora debe ser totalmente efectiva y calibrada por muestreos de la distribución de las comunidades a gran escala. Es decir, que para comprobar la utilidad de cualquier organismo como indicador biológico se requiere de evidencia transformada en series de datos. Es por esto que a medida que se incrementen las bases de datos, mayor y más precisa será la información que, por un lado, nos ayude a identificar indicadores biológicos y por otro a comprender y utilizar la información que aportan. Actualmente, existe una tendencia a intensificar y sistematizar el esfuerzo de muestreo, ya sea a nivel local o regional.

Los indicadores biológicos, además de ser útiles en la caracterización de ambientes marinos, se emplean cada vez con más frecuencia para identificar los efectos de las variaciones climáticas en el océano, las cuales son virtualmente imposibles de medir de una manera di-

recta. La tendencia general se ha ido enfocando en las comunidades de interés pesquero y la comunidad planctónica para la identificación y caracterización de estos eventos oceanográficos, sobre todo los de mediana y gran escala.

Existen a la fecha varios índices e indicadores que evidencian el cambio en el ambiente oceánico a gran escala (Niemeijer & de Groot, 2008; Lamb *et al.*, 2009; Pinto *et al.*, 2009). Sin embargo, debido en parte a las particularidades ecológicas que representa cada especie y a dificultades técnicas y de muestreo, no se han desarrollado métodos estadísticos apropiados para identificar la potencialidad de una especie o de un grupo de especies como indicador biológico. En lugar de esto, han sido empleados métodos numéricos heurísticos que toman en cuenta principalmente la riqueza específica del área muestreada (*e.g.*, análisis de especies dominantes; índice de valor biológico; análisis de diversidad y equidad). Estos métodos son, sin embargo, sensibles a varios factores, por ejemplo, debido a la falta de uniformidad en el esfuerzo de muestreo, a la común distribución en agregaciones de las especies pelágicas y a la presencia de especies raras, la riqueza específica en la que se basan estos métodos, puede no ser representativa (Hill, 1979; Lamb *et al.* 2009).

Recientemente se han propuesto métodos basados en el análisis multifactorial para la identificación de indicadores biológicos. Uno de ellos, el más popular por la simpleza de su cálculo, es el método de valor indicativo (INDVAL), que se ha empleado con éxito en distintas comunidades oceánicas, en especial las que pertenecen al plancton. El INDVAL permite identificar a las especies que caracterizan una región, basándose en la riqueza específica, la cual puede ser medida mediante distintos métodos, y en el patrón de presencia/ausencia de las especies, combinando una medida de especificidad y una de fidelidad, las cuales representan información independiente proveniente de la interpolación de series largas de bases de datos. Una vez obtenido el valor indicativo para cada una de las especies, se puede usar esta información para la identificación de asociaciones con potencial como indicadores biológicos, agregando al método un análisis de agrupación (Dufrêne & Legendre, 1997; Beaugrand *et al.*, 2002).

CONCLUSIONES

Del análisis de la información publicada directa e indirectamente sobre los indicadores biológicos empleados para identificar y caracterizar la variabilidad en el ambiente pelágico, se puede concluir que:

La evolución del concepto de indicador biológico y de los enfoques con que se aplica, ha permitido un mayor entendimiento de la dinámica ambiental al ser empleados estos organismos como una medida indirecta de la variación oceánica. Sin embargo, los indicadores biológicos por sí solos no deben de ser empleados como sustitutos de otros procedimientos de evaluación ambiental e investigación.

Comunidades y organismos de diferentes niveles tróficos han mostrado su utilidad como indicadores biológicos en el ambiente oceánico, empero el valor de la información que aportan está en función de la posibilidad ser extrapolada a diferentes escalas de espacio y/o tiempo, así como de la experiencia y objetividad del investigador.

En el ambiente pelágico, la información recabada por las pesquerías y la obtenida a lo largo las investigaciones sobre el plancton ha mostrado la utilidad práctica y potencial de estas comunidades como indicadores biológicos. En consecuencia, la mayor parte de la investigación encaminada a conocer la variabilidad ambiental se enfoca sobre estos organismos.

Los avances científicos y técnicos en las diferentes disciplinas oceanográficas y la tendencia a desarrollar programas de muestreo continuos en regiones extendidas del océano, han ampliado el número de variables a utilizar para la comprensión de la dinámica ambiental y, en consecuencia, la información disponible sobre organismos o comunidades susceptibles de ser empleadas como indicadores biológicos. Aun así, se considera que el conocimiento de los procesos físicos y biológicos en el océano está en su etapa formativa.

AGRADECIMIENTOS

Al David A. Siqueiros Beltrones, al Sergio Hernández Trujillo, al José de La Cruz Agüero y al Rogelio González Armas por sus recomendaciones, así como a las autoridades del CICIMAR-IPN, SIP, COFAA, CONACyT y del SNI, así como a los proyectos SIP-2008-0918 y SIP-2009-0421 por el apoyo otorgado para

la realización del ensayo predoctoral del cual se deriva este trabajo.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina, G., S. P. A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, R. J. Saldierna & P. E. Smith. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *J. Fish Biol.*, 65: 832-847.
- Bailey, K. M., & S. J. Picquelle. 2002. Larval distribution of offshore spawning flatfish in the Gulf of Alaska: potential transport pathways and enhanced onshore transport during ENSO events. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236: 205-217.
- Baker, G. B., R. Gales, S. Hamilton & V. Wilkinson. 2002. Albatrosses and petrels in Australia: a review of their conservation and management. *Emu*, 102: 71-79.
- Beamish, R. J. & Bouillon D. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate. *Can. J. Fish. Aq. Sci.*, 50: 1002-1016.
- Beaugrand, G., F. Ibañez, J. A. Lindley & P. C. Reid. 2002. Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232: 179-195.
- Bratkovich, A. 1988. The use of planktonic organism distribution as an indicator of physical variability in marine environments, 11-34. En: Soule D. F. & G. S. Kleppel (eds.) *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag.
- Brodeur, R. D., C. E. Mills, J. E. Overland, G. E. Walters & J. D. Schumacher. 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.*, 8: 296-306.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer. 691 pp.
- Chávez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota & M. Niquen. 2003. From anchovies to sardi-

- nes and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217-221.
- Chen, Y. L., H. Chen, I. Lin, M. Lee & J. Chang. 2007. Effects of cold eddy on phytoplankton production and assemblages in Luzon Strait bordering the South China Sea. *J. Oceanogr.*, 63: 671-683.
- Chiba, S., K. Tadokoro, H. Sugisaki & T. Saino. 2006. Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Glob. Chang. Biol.*, 12: 907-920.
- Dauvin, J. C. 2007. Paradox of estuarine quality: benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Mar. Pollut. Bull.*, 55: 271-281.
- Dawe, E. G., L. C. Hendrickson, E. B. Colbourne, M. A. Showell, D. D. Jones & D. A. Methven. 2001. Squids as potential indicator species of environmental or ecosystem change in the Northwest Atlantic Ocean. *ICES CM*, 7: 1-16.
- Dickey-Collas, M., R. J. Gowen & C. J. Fox. 1996. Distribution of larval and juvenile fish in the western Irish sea: relationships to phytoplankton, zooplankton biomass and recurrent physical features. *Mar. Freshw. Res.*, 47: 169-181.
- Doyle, M. J., W. W. Morse & A. W. Kendall. 1993. A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the northeast Pacific and northwest Atlantic oceans. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 588-644.
- Dufrêne, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.*, 67: 345-366.
- Francis, R. C & S. R. Hare. 1994. Decadal scale regime shifts in the large marine ecosystems of the Northeast Pacific: a case for historical science. *Fish. Oceanogr.*, 3: 279-291.
- Francis, R. C., S. R. Hare, A. B. Hollowed & W. S. Wooster. 1998. Effects of interdecadal climate variability on the oceanic ecosystems of the NE Pacific. *Fish. Oceanogr.*, 7: 1-21.
- Franco, B. C., J. H. Muelbert & M. Magalhães-Mata. 2006. Mesoscale physical processes and the distribution and composition of ichthyoplankton on the southern Brazilian shelf break. *Fish. Oceanogr.*, 15(1): 37-43.
- Frank, K. T. & W. C. Leggett. 1983. Multispecies larval fish associations: accident or adaptation? *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 40: 754-762.
- Funes-Rodríguez, R. C. Flores-Coto, A. Esquivel-Herrera, M. A. Fernández-Álamo & A. García-Gásca. 2002. Larval fish community structure along the west coast of Baja California during and after the El Niño event (1983). *Bull. Mar. Sci.*, 70: 41-54.
- Gales, N., M. Hindell & R. Kirkwood. 2003. *Marine Mammals: Fisheries, Tourism and Management Issues*. CISRO Publishing. 19 pp.
- Gaxiola-Castro, G. R. Durazo, B. Lavaniegos, M de la Cruz-Orozco, E. Millán-Núñez, L. Soto-Mardones & J. Cepeda-Morales. 2008. Pelagic ecosystem response to interannual variability of Baja California. *Cienc. Mar.*, 34: 263-270.
- Guénette, S., S. J. J. Heymans, V. Christensen & A. W. Trites. 2006. Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition, and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Can. J. Zool.*, 63: 2495-2517.
- Gray, C. A. 1996. Do thermoclines explain the vertical distributions of larval fishes in the dynamic coastal waters of south eastern Australia? *Mar. Freshw. Res.*, 47: 183-190.
- Gray, C. A. & A. G. Miskiewicz. 2000. Larval fish assemblages in Southeast Australian coastal waters: Seasonal and spatial structure. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 50: 549-570.

- Grioche, A. & P. Koubbi. 1997. A preliminary study of the influence of a coastal frontal structure on ichthyoplankton assemblages in the English Channel. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 93-104.
- Hammond, A., A. Adriaanse, E. Rodenburg, D. Bryant & R. Woodward. 1995. *Environmental indicators: A systematic approach to measuring and reporting on Environmental Policy & Performance in the context of Sustainable Development*. World Resources Institute, Washington, DC. 50 pp.
- Harwood, I. 2001. Marine mammals and their environment in the twenty-first century. *J. Mammal.*, 82: 630-640.
- Hayward, T. L. 1997. Pacific Ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response. *Trends Ecol. Evolut.*, 12: 150-154.
- Hill, M. O. 1979. *TWINSPAN: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University. New York.
- Hollowed, A. B. & W. S. Wooster. 1995. Variability in winter ocean conditions and strong year classes of Northeast Pacific ground fish. *ICES Mar. Sci. Symp.*, 195: 433-444.
- Hsieh, C. H., H. J. Kim, W. Watson, E. Di Lorenzo & G. Sugihara. 2009. Climate-driven changes in abundance and distribution of larvae of oceanic fishes in the southern California region. *Glob. Chang. Biol.*, 15: 2137-2152.
- 2137-2152. Hunt, B. G. 2008. Secular variation of the Pacific Decadal Oscillation, the North Pacific Oscillation and climatic jumps in a multi-millennial simulation. *Clim. Din.*, 30: 467-483.
- Hyatt, E. 2001. Editorial. *Ecol. Indic.*, 1:1-2.
- Kleppel, G. S. 1987. Plant and animal pigments as trophodynamic indicators, 73-90. En: Soule D. F. & G. S. Kleppel (eds.) *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag.
- Lavet-Smith C., J. C. Tyler & L. Stillman. 1987. Inshore ichthyoplankton. A distinctive assemblage. *Bull. Mar. Sci.*, 41(2): 432-440.
- Lamb, E. G., E. Bayne, G. Holloway, J. Schieck, S. Boutin, J. Herbers & D. L. Haughland. 2009. Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecol. Indicators*, 9(3): 432-444.
- Lehodey, P., J. Alheit, M Barange, T. Baumgartner, G. Beaugrand, K. Drinkwater, J. M. Fromentin, S. R. Hare, G. Ottersen, R. I. Perry, C. Roy, C. D. van der Lingen & F. Werner. 2006. Climate variability, fish and fisheries. *J. Clim.*, 19: 5009-5030.
- Leis, J. M. 1993. Larval fish assemblages near Indo-Pacific coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 362-392.
- Leis, J. M. & B. M. Carson-Ewart. 2000. Behavior of pelagic larvae of four coral reef fish species in the ocean and an atoll lagoon. *Coral Reefs*, 19: 247-257.
- Litzow, M. A. & L. Ciannelli. 2007. Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine ecosystem. *Ecol. Lett.*, 10: 1124-1134.
- Lluch-Belda, D., R. A. Schwartzlose, R. H. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock & J. M. Crawford. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: A workshop report. *Fish. Oceanogr.*, 1(4): 339-347.
- Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota & S. E. Lluch-Cota. 2003. Scales of interannual variability in the California Current System: associated physical mechanisms and likely ecological impacts. *CalCOFI Rep.*, 44: 76-84.
- Logerwell, E. A. & P. E. Smith. 2001. Mesoscale eddies and survival of late stage Pacific sardine (*Sardinops sagax*) larvae. *Fish. Oceanogr.*, 10(1): 13-25.

- Mackas, D. L., M. Tsurumi, M. D. Galbraith & D. R. Yelland. 2005. Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: II. Mechanisms of eddy colonization by and retention of off-shore species. *Deep-Sea Res. II*, 52: 1011-1035.
- Melentyev, V., V. Chernook & K. Melentyev. 2005. Stationary spiraling eddies and self-cleaning processes in the White Sea in presence of climate change and their relationship with ecology of the Greenland Seal: Results of Airborne-Satellite-In Situ Study. *Migrat. Adapt. Strat. Glob. Change*, 10: 115-126.
- Melin, S. R., R. L. DeLong & D. B. Siniff. 2008. The effects of El Niño on the foraging behavior of lactating California sea lions (*Zalophus californianus californianus*) during the nonbreeding season. *Can. J. Zool.*, 86: 192-206.
- McFarlane, G. A., J. R. King & R. J. Beamish. 2000. Have there been recent changes in climate? Ask the fish. *Progr. Oceanogr.*, 47: 147-169.
- McGowan, J. A., D. R. Cayan & L. M. Dorman. 1998. Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science*, 281: 210-217.
- Miller, C. B. 2005. *Biological Oceanography*. Blackwell. 402 pp.
- Miller, A. J. & N. Schneider. 2000. Interdecadal climate regime dynamics in the North Pacific Ocean: theories, observations and ecosystem impacts. *Progr. Oceanogr.*, 47: 355-379.
- Miller, A., D. R. Cayan, T. P. Barnett, N. E. Graham & J. Oberhuber. 1994. Interdecadal variability of the Pacific Ocean: model response to observed heat flux and wind stress anomalies. *Climat. Dynam.*, 9: 287-302.
- Miller, A. J., E. Di Lorenzo, D. J. Neilson, H. Kim, A. Capotondi, M. A. Alexander, S. J. Bograd, F. B. Schwing, R. Mendelson, K. Hedstrom & D. L. Musgrave. 2005. Interdecadal changes in mesoscale eddy variance in the Gulf of Alaska Circulation: Possible implications for the Steller sea lion decline. *Atmosphere-Ocean*, 43(3): 231-240.
- Moser, H. G., P. E. Smith & L. E. Eber. 1987. Larval fish assemblages in the California Current Region, 1954-1960, a period of dynamic environmental change. *CalCOFI Rep.*, 27: 97-127.
- Moser, H. G. & P. E. Smith. 1993. Larval fish assemblages in the California Current region and their horizontal and vertical distributions across a front. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 645-691.
- Nesis, K. N. 1965. Biocenosis and biomass of benthos of the Newfoundland-Labrador region. *Fish. Res. Bd. Canada Trans.*, 57: 453-489.
- Neshiva, S. 1987. *Oceanography: Perspectives on a fluid Earth*. Wiley, 506 pp.
- Niemeijer, D. & R. S. de Groot. 2008. A conceptual framework for selecting environmental indicator sets. *Ecol. Indicators*, 8: 14-25.
- Olivar, M. P. & P. A. Shelton. 1993. Larval fish assemblages of the Benguela current. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 450-471.
- Parker, R. H. 1975. *The study of Benthic Communities: a Model and a Review*. Elsevier, 279 pp.
- Pecl, G. T. & G. D. Jackson. 2008. The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*, 18: 373-385.

- Petersen, C. G. J. 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.*, 21: 1-44.
- Pinto, R., J. Patrício, A. Baeta, B. D. Fath, J. M. Neto & J. C. Marques. 2009. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecol. Indicators*, 9: 1-25.
- Ramont, J. E. G. 1980. *Plankton and productivity in the oceans. Vol. I: Phytoplankton*. Pergamon Press, 489 pp.
- Richards, W. J., M. F. McGowan, T. Leming, J. T. Lamkin & S. Kelley. 1993. Larval fish assemblages at the loop current boundary in the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 475-537.
- Rodhouse, P. G. & C. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 351: 1003-1022.
- Roemmich, D. & J. McGowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, 267: 1324-1326.
- Rolland, V., C. Barbraud & H. Weimerskirch. 2008. Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *J. Appl. Ecol.*, 45: 4-13.
- Russell, F. 1939. Hydrographical and biological conditions in the North Sea as indicated by plankton organisms. *J. Conseil Int. Exp. Mer*, 14: 171-192.
- Sabatés, A. 1990. Distribution pattern of larval fish populations in the northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 59: 75-82.
- Sanders, H. I. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3(3): 245-258.
- Smith, K. L. & R. S. Kaufmann. 1999. Long-term discrepancy between food supply and demand in the deep eastern North Pacific. *Science*, 284: 1174-1177.
- Smith, K. A., M. T. Gibbs, J. H. Middleton & I. M. Suthers. 1999. Short term variability in larval fish assemblages of the Sidney shelf: tracers of hydrographic variability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 178(1-5): 3-15.
- Somarakis, S., E. Maraveya & N. Tsimenides. 2000. Multispecies ichthyoplankton associations in epipelagic species: is there any intrinsic adaptative function? *Belg. J. Zool.*, 1: 125-129.
- Soule, D. F. 1988. Marine organisms as indicators: reality or wishful thinking?, 1-12. En: Soule D. F. & G. S. Kleppel (eds.) *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag.
- Stephens, J. S. Jr., J. E. Hose & M. S. Love. 1988. Fish assemblages as indicators of environmental change in nearshore environments, 91-106. En: Soule D. F. & G. S. Kleppel (eds.) *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag.
- Sugimoto, T. & K. Tadokoro. 1997. Interannual-interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea. *Fish. Oceanogr.*, 6: 74-93.
- Sydeman, W. J. & S. G. Allen. 1999. Pinniped population dynamics in central California: correlations with sea surface temperature and upwelling indices. *Science*, 284: 1174-1177.
- Thatje, S., O. Heilmayer & J. Laudien. 2008. Climate variability and El Niño Southern Oscillation: implications for natural coastal resources and management. *Helgol. Mar. Res.*, 62: 5-14.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67(1): 461-534.
- Venrick, E. L., J. A. McGowan, D. R. Cayan & T. L. Hayward. 1987. Climate and chlorophyll *a*: long-term trends in the central North Pacific Ocean. *Science*, 238: 70-73.

- Wade, P. R. & R. P. Angliss. 1997. *Guidelines for assessing marine mammals stocks*. Report of the GAMMS Workshop April 3-5, 1996, Seattle, Washington. NOAA Technical Memorandum, National Marine Fisheries Service Office, Office of protected resources.
- Weinheimer, A. L., J. P. Kennett & D. R. Cayan. 1999. Recent increase in surface-water stability during warming off California as recorded in marine sediments. *Geology*, 27: 1019-1022.
- Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips & E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperil species in the United States. *Bioscience*, 48: 853-858.
- Witting, T. A., K. W. Able & M. P. Fahay. 1999. Larval fishes of a middle Atlantic Bight estuary: assemblage structure and temporal stability. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 56: 222-230.
- Yatsu, A., T. Watanabe, M. Shida, H. Sugisaki & L. D. Jacobson. 2005. Environmental effects on recruitment and productivity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and chub mackerel *Scomber japonicus* with recommendations for management. *Fish. Ocean.*, 14: 263-278.