Facultad de Ciencias de la Vida

CAMBIOS EN LA ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL CALAMAR *DOSIDICUS GIGAS* COMO RESPUESTA A LA VARIACIÓN TÉRMICA DEL OCÉANO PACÍFICO

Tesis entregada para optar al grado de

Magíster en Recursos Naturales

Karen Leticia Belmar Salinas

Director de Tesis: Christian Ibáñez Carvajal

Co-director de Tesis: Luis Cubillos Santander

Santiago de Chile

Julio 2022

CAMBIOS EN LA DISTRIBUCION GEOGRÁFICA DEL CALAMAR *DOSIDICUS GIGAS* COMO RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL DEL OCÉANO PACÍFICO

Esta tesis fue realizada bajo la supervisión de los Tutores de Tesis, Dr. CHRISTIAN IBÁÑEZ CARVAJAL (Universidad Andrés Bello) y Dr. LUIS CUBILLOS SANTANDER (Universidad de Concepción) y ha sido aprobada por los miembros de la Comisión examinadora.

KAREN LETICIA BELMAR SALINAS

COMISIÓN EXAMINADORA

_____

Dr. JOSÉ PULGAR AGUILA

_____

Dr. PABLO OYARZÚN CABAÑAS

Dedicatoria

A mi hijo Alonso

Disfruta la vida y se feliz, mi corazón siempre estará para ti

Agradecimientos

A mi compañero, amigo y amor Edison. Por ser parte de esta aventura y apoyarme siempre. Por darme el hombro y aún más para crecer personalmente y con nuestra familia.

A mi hijo Alonso por su gran paciencia, por su alegría, por sus acompañamientos en las clases y sus abrazos.

A mi profesor Dr. Christian Ibáñez por su generosidad intelectual, sus consejos y comentarios para la realización de este trabajo. Por su gran apoyo tanto en la realización de esta tesis como en lo profesional, por las conversaciones en torno a la jibia, los calamares y R.

A Felipe Torres, quien con su sabiduría me ha ayudado en cada paso de esta tesis. Me faltan palabras para decirte todo lo que he aprendido contigo y nuestras conversaciones en torno a los calamares. Gracias, gracias, gracias.

A mi profesor co-guía Dr. Luis Cubillos, por su constante contribución y apoyo.

A mis profesores evaluadores Dr. José Pulgar y Dr. Pablo Oyarzún por sus valiosos comentarios y aportes para el desarrollo de la tesis.

A María Cecilia Pardo Gandarillas, por su ayuda, conocimiento y comentarios para mejorar el trabajo científico.

A Karen Walker, Francisco Contreras, Mauricio Ibarra, y a mi gran amigo Guillermo Moyano por su ayuda en tiempos mentales oscuros y confusos.

TABLA DE CONTENIDOS

1. INTRODUCCIÓN 5
1.1. El cambio climático global y su impacto sobre los recursos marinos 5
1.2. Los sistemas de surgencia del Océano Pacífico 7
1.3. Los cefalópodos y el cambio climático 10
1.4. El calamar *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico 12
2. HIPÓTESIS 17
3. OBJETIVO GENERAL 17
4. MATERIALES Y MÉTODOS 18
4.1 Bases de datos de jibia 18
4.2 Bases de datos de variables ambientales 18
4.3 Modelamiento de distribución espacial 19
4.4 Modelamiento de abundancia 21
4.5 Análisis de series de tiempo 22
5. RESULTADOS 23
5.1 Base de datos de jibia 23
5.2 Modelamiento de distribución espacial 25
5.3 Modelamiento de abundancia en Chile 34
5.4 Análisis de series de tiempo 36
6. DISCUSIÓN 39
7. CONCLUSIONES 45
8. REFERENCIAS 46
9. ANEXOS 53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de expansión y distribución espacial de Dosidicus gigas (Fuente: Keyl et al. 2008)..... 13
Figura 2. Área de estudio. Datos totales georreferenciados provenientes de Información bibliográfica, IFOP, INPESCA y GBIF (n = 55.211). 24
Figura 3. Curva ROC y área bajo la curva (AUC) resultante del modelo MAXENT para un escenario con variables ambientales presentes. 25
Figura 4. Predicción para la distribución actual de Dosidicus gigas. Leyenda izquierda muestra los valores que representan los colores según el índice de habitabilidad (IH), MAXENT. Solo se muestran los valores >0.7. 28
Figura 5. Predicción de la distribución de Dosidicus gigas según modelo MAXENT para distintos escenarios RCP en el período 2040-2050. 30
Figura 6. Predicción de la distribución de Dosidicus gigas según modelo MAXENT para distintos escenarios RCP en el período 2090-2100. 33
Figura 7. Boxplot de la Captura por unidad de esfuerzo (CPUE) entre el periódo 2014 y 2020 en todas las regiones observadas. La línea central en las cajas representa la mediana de los datos, la línea horizontal inferior representa el 1er cuartil, mientras que la linea horizontal superior respresenta el 3er cuartial, las líneas verticales representan los valores mínimos - máximos y los puntos fuera de las cajas son puntos “outliers” de los datos. 34
Figura 8. Gráfico con las diferencias observadas entre las medias de los años evaluados, test de Tukey. Si el intervalo no contiene cero, las medias correspondientes son significativamente diferentes. 36
Figura 9. Capturas estandarizadas de D. gigas. La línea de tendencia corresponde al modelo ajustado (GAM) ± y las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%. A) Muestra la fluctuación de la CPUE determinada por el tiempo y B) la fluctuación de la CPUE respecto a la temperatura superficial del mar. 37
Figura 10. Función de autocorrelación (ACF) de la serie temporal estandarizada de D. gigas. 38
Figura 11. Función de autocorrelación parcial (PACF) de la serie temporal estandarizada de D. gigas. 38
Figura 12. Función de correlación cruzada para las variables captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y temperatura superficial del mar (SST), de la serie temporal estandarizada de D. gigas. 38

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Cambio anual global en las emisiones de CO_2 superficial media y rangos probables para los períodos 2048-2065 y 2081-2100 bajo las cuatro simulaciones propuestas por la IPCC (IPCC, 2014). 19

Tabla 2. Variables ambientales utilizados para el modelamiento de distribución de especies. 19

Tabla 3. Porcentaje de contribución de las variables en los modelos de escenarios presentes de probabilidad MAXENT. 26

Tabla 4. Resultados de la prueba estadística ANDEVA de dos vías para comparación de la interacción entre años y regiones observadas en función de la Captura por unidad de esfuerzo (CPUE). 35

Tabla 5. Resultados de la prueba estadística Tukey para determinar diferencias significativas entre las medias de los años evaluados. Periodo 2014-2020. 35

Tabla 6. Resultados del ANDEVA realizado sobre los coeficientes del Modelo Aditivo Generalizado (GAM) aplicado a fluctuaciones de captura de D. gigas en función del tiempo y la temperatura superficial del mar. 37

Resumen

Una de las características más evidentes del cambio climático global es el aumento de la temperatura de la atmosfera y los océanos. La temperatura es el factor ambiental que presenta una función determinante en la biología de las distintas especies y su aumento depende directamente de las emisiones acumuladas de CO_2. Eventos climáticos de diferentes escalas, como El Niño Oscilación del Sur (ENOS), o la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) modifican drásticamente la intensidad y frecuencia de los eventos de surgencias costeras y consecuentemente la productividad primaria generando fuertes fluctuaciones en la biomasa de las poblaciones de peces pelágicos y demersales que son recursos pesqueros en toda la costa del Océano Pacífico, además de desencadenar una alta variabilidad en los impulsores oceanográficos que causan cambios en la abundancia, biomasa y patrones de distribución en las especies en todas las escalas de tiempo.

Dosidicus gigas, es un calamar que habita el Océano Pacifico oriental, con una extensión entre los 40° S a los 47°N y hasta los 140° O en la zona ecuatorial. Varios rasgos en la historia de vida en los calamares omastréfidos y en particular de la jibia (i.e., tamaño de madurez) y su ecología (migraciones verticales y horizontales), le otorgan a *D. gigas* la capacidad de una respuesta rápida y flexible a los hábitats oceánicos altamente variables dentro de los sistemas de surgencia del límite oriental. A raíz de sus características biológicas, es que esta especie concita un alto interés para el estudio de cambios biológicos y ecológicos asociados a condiciones oceanográficas en un contexto de cambio climático.

El objetivo de este trabajo fue determinar la influencia de la variación ambiental en la distribución y abundancia de *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico.

Para esto, se modelaron diferentes escenarios de distribución, en el contexto de cambio climático global y además se determinó la importancia de la temperatura en la determinación del rango geográfico. Paralelamente se estimó la abundancia de *D.gigas* en la costa de Chile y si los cambios en los últimos 7 años son fueron producto de la variación de la temperatura promedio.

Los resultados indicaron que el rango geográfico de la especie disminuye y se desplaza hacia el sureste y hacia el noreste en ambos hemisferios, hacia aguas de

menor temperatura; por lo que esta variable climática es determinante a la hora de modelar la distribución. Además, la abundancia estaría regulada por procesos denso-dependientes y por lo tanto la temperatura cumple un rol secundario en esta estimación.

ABSTRACT

One of the most evident characteristics of global climate change is the increase in the temperature of the atmosphere and the oceans. Temperature is the environmental factor that plays a determining role in the biology of the different species and its increase depends directly on the accumulated emissions of CO_2. Climatic events of different scales, such as the El Niño Southern Oscillation (ENSO), or the Pacific Decadal Oscillation (PDO) drastically modify the intensity and frequency of coastal upwelling events and consequently primary productivity, generating strong fluctuations in the biomass of the pelagic and demersal fish populations that are fishery resources throughout the Pacific Ocean coast, in addition to triggering high variability in oceanographic drivers that cause changes in abundance, biomass and distribution patterns in species at all time scales.

Dosidicus gigas, is a squid that inhabits the eastern Pacific Ocean, with an extension between southern Chile and Alaska and up to 125 ° W in the equatorial zone. Several traits in the life history of omastrophidae squid (i.e., size at maturity) and their ecology (vertical and horizontal migrations), give *D. gigas* the capacity for rapid and flexible response in highly variable oceanic habitats within eastern boundary upwelling systems. Due to its biological characteristics, this species is of great interest for the study of biological and ecological changes associated with oceanographic conditions in a context of climate change.

The objective of this work is to determine the influence of environmental variation on the distribution and abundance of *Dosidicus gigas* in the Pacific Ocean. For this, different distribution scenarios were modelled, in the context of global climate change, using maximum entropy models (MAXENT) and the importance of temperature in this change in geographic range was also determined. At the same time, the abundance of *D. gigas* on the Chilean coast was estimated, as well as whether the changes in the last seven years were the product of the variation in average temperature. The results indicate that the geographic range of the species decreases and moves to the southeast and northeast in both hemispheres, towards

waters of lower temperature; which indicates that this climatic variable is decisive when modelling the distribution. In addition, abundance would be regulated by density-dependent processes and therefore temperature plays a secondary role in this estimate.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. El cambio climático global y su impacto sobre los recursos marinos

Los cambios extremos en el clima pueden afectar la distribución y abundancia de las poblaciones, las historias de vida, las redes tróficas y en última instancia también la estructura comunitaria (Easterling et al. 2000, Yáñez et al. 2017, Wolff et al. 2020). Para predecir las consecuencias biológicas de los cambios climáticos requiere la comprensión de los procesos fisiológicos, ecológicos y evolutivos que sustenten las relaciones entre el clima y la biodiversidad (Thomson et al. 2013).

Los impactos del cambio climático global (CCG) sobre la biodiversidad son cada vez más evidentes, y proyectar la huella global del cambio climático en los ecosistemas marinos y las pesquerías es una tarea desafiante (Heneghan et al. 2021); debido a que es complicado determinar los efectos del CCG en una escala espacio-temporal (Lehodey et al. 2006; Cochrane et al. 2009, Moyano et al. 2021, Feng et al. 2022), porque no solo afectan a una especie en particular, sino que afecta a varios factores bióticos y abióticos que podrían generar consecuencias a partir de genes hasta diferentes niveles de organización biológica (Rijnsdorp et al. 2009). Además que en los océanos se presentan mayores dificultades logísticas para la aplicación de experimentos a gran escala (Thomson et al. 2013). Igualmente, el cambio climático afecta a procesos relacionados con la abundancia y distribución de las poblaciones marinas, y estos cambios biológicos impulsados por el clima probablemente sean diferentes entre el océano abierto y las aguas costeras (Walther et al. 2002; Lehodey et al. 2006), incluso pueden diferir tanto en magnitud como en dirección entre áreas geográficas (IPCC, 2007). La estratificación en el mar que se genera de la interacción entre la temperatura y la fuerza del viento también será un factor importante en todas las regiones marinas, debido al efecto en la estructura vertical de los ecosistemas marinos y en los procesos ascendentes. Los cambios en la fuerza y dirección del viento no solo influyen en la mezcla y la circulación del agua en el océano abierto, sino que

también afectan la intensidad de la surgencia dentro de la plataforma y las regiones costeras (Rijnsdorp et al. 2009).

Rijnsdorp et al. (2009) mencionaron que los cambios o variaciones en el ciclo de vida de las especies de peces marinos, que son impulsados por el CCG, puede ser el resultado de cuatro tipo de escenarios, a menudo interrelacionados: (1) respuestas fisiológicas a las fluctuaciones ambientales, como la temperatura; (2) una respuesta de comportamiento, como evadir condiciones desfavorables; (3) dinámica poblacional, la que se evidencia en el cambio en el equilibrio entre las tasas de mortalidad, crecimiento y reproducción; (4) y a nivel de ecosistemas cambios en la productividad y/o interacciones tróficas. En este sentido, Perry y Ommer (2003) proponen que los cambios en el ecosistema marino pueden ser impulsados por tres procesos generales similares a lo antes expuesto: (1) forzamientos ambientales naturales como el clima; (2) forzamientos inducidos por el hombre (e.g., pesca, disminución del hábitat, contaminación) y (3) procesos biológicos (e.g., relaciones ecológicas). Estos últimos representan un “estado estable” que no dan margen a cambios importantes o duraderos en los ecosistemas, pero los dependientes de la pesca y los referentes a cambios climáticos a gran escala serían los impulsores de cambios de gran envergadura y de mayor duración (Pauly et al. 1998, Hollingworth 2000, McKinnell et al. 2001).

Una de las características más evidentes del cambio climático global es el aumento de la temperatura de la atmosfera y los océanos (Bozinovic y Cavieres 2019). La temperatura es el factor ambiental que presenta una función determinante en la biología de las distintas especies y su aumento depende directamente de las emisiones acumuladas de CO_2, las que determinarán en gran medida el calentamiento medio global. Las proyecciones de las emisiones de gases de efecto invernadero (Escenarios Representative Concentration Pathway”, RCP) presentan un amplio margen de variación, en función del desarrollo socioeconómico y la política climática (IPCC, 2014). En el océano, estos cambios de temperatura pueden dar lugar a alteraciones en los ciclos de vida de las especies, como también

las migraciones, reclutamiento, y madurez, entre otros (Perry et al. 2005, Pecl y Jackson 2008, Rijnsdorp et al. 2009). En resumen, los cambios de temperatura pueden alterar la distribución y abundancia de especies marinas ectotérmicas, y por lo tanto, puede afectar la fisiología e historias de vida (Wood y McDonald 1997, Brander et al. 2003, Sunday et al. 2015, Pauly y Cheung 2017).

1.2. Los sistemas de surgencia del océano Pacífico

Los sistemas de surgencia del límite oriental se extienden a lo largo de los bordes de las corrientes limítrofes orientales de los océanos Pacífico y Atlántico (Anguita et al. 2020). Estos son los ecosistemas más productivos del mundo y sustentas pesquerías comerciales extensivas (Brochier et al. 2011, Chavez y Messié 2009, Garrido et al. 2017, Santos et al. 2018, Teixeira et al. 2016). Están determinados por el efecto de los vientos a lo largo de la costa y su interacción con la rotación de la tierra para forzar las aguas superficiales mar adentro, bombeando aguas más profundas ricas en nutrientes hacia las capas más superficiales en la zona costera (Chávez y Messié, 2009, Aravena et al. 2014, Bakun et al. 2015 y Anguita et al. 2020).

En el Océano Pacífico existen dos centros de surgencia: El sistema de corrientes de California (SCC) y el sistema de corrientes de Humboldt (SCH). El SCC a menudo se divide en varias regiones: a) el noroeste del Pacífico con fuertes tormentas de invierno, escorrentía de agua dulce asociada y surgencia estacional restringida principalmente al verano; b) California central con surgencias de primavera y verano y condiciones principalmente secas; c) ensenada al sur de California, surgencias grandes y relativamente estable durante todo el año; y d) Baja California con surgencias débiles durante todo el año (Mackas 2006, Chávez y Messié, 2009). Por otro lado. El SCH es el ecosistema marino más productivo del planeta, y se extiende a lo largo de la costa oeste de Sudamérica desde el sur de Chile (c.a. ~42° S) hasta las Islas Galápagos cercanas al Ecuador (Thiel et al. 2007). Aquí deriva el viento del oeste que cruza el continente sudamericano hasta el norte del Perú, las aguas frías afloradas chocan con las cálidas aguas tropicales

formando el Frente Ecuatorial (EF). El SCH incluye tres sistemas definidos: (1) un sistema de surgencia estacional (verano) altamente productivo frente al sur de Chile; (2) una “sombra de surgencia” grande, de productividad moderada a baja frente al norte de Chile y el sur de Perú; y (3) el altamente productivo sistema de surgencia de Perú durante todo el año (Montecino y Lange 2009).

Eventos climáticos de diferentes escalas, como El Niño Oscilación del Sur (ENOS), o la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) modifican drásticamente la intensidad y frecuencia de los eventos de surgencias costeras y consecuentemente la productividad primaria generando fuertes fluctuaciones en la biomasa de las poblaciones de peces pelágicos y demersales que son recursos pesqueros en toda la costa del Océano Pacífico, además de desencadenar una alta variabilidad en los impulsores oceanográficos que causan cambios en la abundancia, biomasa y patrones de distribución en las especies en todas las escalas de tiempo (Yáñez et al. 2001, 2003a, Montecino et al. 2005, Thiel et al. 2007, Montecino y Lange 2009, Espino y Yamashiro 2012, Moyano et al. 2021). Por ahora hay una gran cantidad de artículos que analizan los efectos del clima en una variedad de taxones que incluye: producción primaria global (Gregg et al., 2003; Schmittner, 2005), krill en el sur Océano (Atkinson et al., 2004), sardina y anchoa en el límite oriental corrientes (Jacobson et al., 2001; McFarlane et al., 2002; Chavez et al., 2003) y en el SCH estudios se han realizado sobre distintas especies que sustentan pesquerías de importancia comercial; como son la anchoveta (*Engraulis ringens*), pez espada (*Xiphias gladius*) y el atún blanco (*Thunnus alalunga*) (Yáñez et al. 2001, Cahuin et al. 2009, Espino y Yamashiro 2012 y Yañez et al. 2015). Thiel et al. (2007) también mencionaron que hay numerosos estudios que han examinado los efectos de las condiciones oceanográficas en una variedad de procesos ecológicos en el SCH, como trabajos relacionados con el ENOS y la productividad primaria (Wieters et al. 2003, Iriarte y González 2004), la dinámica de las poblaciones de peces (Halpin et al. 2004), la dispersión de larvas (Poulin et al. 2002 a y b), entro otros procesos.

Brander et al (2010), comentaron en su artículo que los nuevos hallazgos

sobre los impactos del cambio climático en los ecosistemas marinos y las pesquerías se pueden dividir: en estudios de observación de los efectos pasados y actuales del cambio climático (Feng et al. 2021 y su trabajo con *Dosidicus gigas* y *Trachurus Murphy* en relación con la Oscilación Decadal del Pacífico) y, en estudios de modelado de impactos futuros, como el realizado por Sarmiento et al. (2005) que simuló el efecto de las emisiones de gases de efecto invernadero usando seis modelos de Circulación Global Atmósfera-Océano. Algunos estudios incluyen la observación, como también el modelado y algunos modelos tienen una base empírica (utilizan relaciones funcionales que se derivan estadísticamente de las observaciones).

1.3. Los cefalópodos y el cambio climático

Los cefalópodos en general son componentes importantes de muchos ecosistemas marinos (André et al. 2010), siendo depredadores oportunistas y voraces (Rodhouse y Nigmatullin 1996, Ibáñez et al. 2021). En particular, en el Océano Pacífico se constituyen como presas importantes de otros organismos como cachalotes (Clarke y Paliza 2000), pez espada (Ibáñez et al. 2004, Castillo et al. 2007, Letelier et al. 2009) o tiburones (Pardo-Gandarillas et al. 2007, López et al. 2009, 2010). Entre los cefalópodos, los calamares de la familia Ommastrephidae son los que forman la base de las pesquerías de cefalópodos en el mundo y también juegan un papel muy importante en la estructura trófica de los ecosistemas marinos del mundo (Rodhouse y Nigmatullin 1996, Arkhipkin et al. 2015), ya que varias especies constituyen un eslabón clave en las redes alimentarias como depredadores y presas (Bruno et al. 2021)

La abundancia y distribución de las poblaciones de cefalópodos presenta amplias fluctuaciones anuales, generalmente atribuidas a los cortos ciclos de vida de las especies, que se caracterizan por distintas cohortes que no se superponen y la consiguiente falta de protección de la población de la influencia de las diferentes condiciones ambientales en el desove y en el éxito del reclutamiento (Pierce et al. 2008). Eventos climáticos de meso-escala como ENOS o la Oscilación del Atlántico Norte (OAN), que se prevé que se intensifiquen por el cambio climático global, no solo cambian la abundancia y distribución de las poblaciones de calamares en el Pacífico y Atlántico (Jackson y Domier 2003, Dawe et al. 2007, Tian 2007, 2009, Hoving et al. 2013), sino que también produce efectos directos sobre su historia de vida como la edad de madurez sexual y temperatura óptima de desove (Tian 2007, 2009). En el contexto de cambio climático global, se predice que los cefalópodos respondan mucho más rápido que las especies marinas de vida más larga (e.g. peces), y sean resistentes, en términos de recuperación debido a que pueden explotar rápidamente las condiciones ambientales favorables, lo que los convierte a la vez en impulsores de cambios en los ecosistemas y de posibles indicadores del cambio climático (Jackson y Domeier 2003, Pierce et al. 2008, Xavier et al.

2014), esto debido a que su dinámica poblacional está impulsada por la variabilidad ambiental y procesos denso-dependientes (Boyle y Boletzky 1996, Pierce et al, 2008, Ibáñez et al. 2016).

Doubleday et al. (2016) sugieren que el aumento poblacional de especies de cefalópodos ha sido impulsado por procesos oceanográficos a gran escala. Se propone que las temperaturas elevadas, aceleran los ciclos de vida de los cefalópodos, siempre y cuando el aumento de temperatura no supere el rango óptimo para cada especie, haya suficiente oxígeno en el agua y el alimento no sea limitante (Pecl y Jackson 2008). Otro factor que favorecería el aumento de las poblaciones de cefalópodos sería el agotamiento global de las poblaciones de peces, junto con la posible liberación de cefalópodos por la depredación y la presión de la competencia (Caddy y Rodhouse 1998). Por el contrario, se cree que las temperaturas elevadas no serían tan beneficiosas; diversos estudios sugieren que el aumento de la temperatura podría tener un impacto negativo en los cefalópodos, debido a la transición progresivo del metabolismo rutinario del manto a un modo anaeróbico de producción de energía (Pörtner 1994; Melzner et al., 2006, Pierce et al. 2008). Pecl y Jackson (2008) mencionaron que el tamaño de las crías se vuelve más pequeño a medida que aumenta la temperatura, por lo que puede haber una influencia crítica en el tamaño de madurez sexual, fecundidad y, consecuentemente, en la estructura de la población. Otras investigaciones se han referido a las diferencias entre calamares costeros y oceánicos. El corto ciclo de vida de sepias, calamares y octópodos costeros podrían permitirles adaptarse más rápido a las condiciones ambientales cambiantes que aquellos con crecimiento lento y madurez tardía como las especies oceánicas (Boyle y Rodhouse 2005, Xavier et al. 2014). Por otro lado, se ha propuesto que algunos cefalópodos pudieran ampliar su rango de distribución en respuesta al cambio climático. Por ejemplo, el pulpo *Octopus tetricus* en condiciones de calentamiento mantiene una tasa de crecimiento rápida, alta tasa de rotación de la población, tamaño corporal pequeño y una vida más corta (Ramos et al. 2014). En calamares, como *Sepietta oweniana*, *Todarodes sagittatus, Todaropsis eblanae* y *Teuthowenia megalops*

(Golikov et al. 2013, 2014, Xavier et al. 2016), la expansión de su área de distribución en el Atlántico se plantea como consecuencia en variaciones oceanográficas, la reducción de sus principales depredadores y competidores. van der Kooij et al. (2016), presentaron evidencia de que los patrones de abundancia y distribución de calamares (*Loligo*, *Alloteuthis* y Ommastrephidae) están estrechamente relacionados con las tendencias de calentamiento climático a largo plazo en el Mar del Norte, por ejemplo, *Loligo forbesii* contrajo su distribución hacia zonas más cálidas cuando había condiciones de menor temperatura, al igual que *Alloteuthis spp.*, que evidenció una alta abundancia en los períodos de mayor temperatura. Al contrario, las especies de la familia Ommastrephidae tuvieron una extensión de su distribución ante condiciones regionales cálidas del Mar del Norte.

1.4. El calamar *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico

Dosidicus gigas (Ommastrephidae) habita el Océano Pacifico oriental, con una extensión entre el sur de Chile y Alaska (Ibáñez et al. 2015) y a pesar de que no hay certeza sobre la extensión del rango longitudinal, según (Jereb y Roper 2010) esta podría alcanzar hasta los 125° O en la zona ecuatorial. Su límite sur de distribución también es incierto ya que muchos de los mapas de distribución se han hecho basados en la idea de un autor; de hecho, hay varios autores que sugieren que la expansión del rango de distribución es atribuible a los cambios en las condiciones oceanográficas vinculadas al clima (e.g. desde aguas cálidas hacia aguas más frías), una reducción en de los principales depredadores, o impactos de la pesca (Zeidberg y Robinson 2007, Keyl et al. 2008, Ruiz-Cooley et al. 2013). De todas formas, su distribución geográfica ha cambiado desde que se conoce más de su biología, ampliándose latitudinal y longitudinalmente (ver Fig. 1). Tal como otros cefalópodos (Ibáñez et al. 2009, 2019). *D. gigas* es una especie euribática, euritérmica y estenohalina que habita entre la superficie y los 1500 m de profundidad (Ibáñez et al. 2015). Realiza migraciones verticales durante el día y en este sentido los calamares adultos pueden tolerar temperaturas que oscilan entre los 15°C y 28° C en aguas superficiales templadas y entre 30°C y 32°C en aguas ecuatoriales, mientras que su límite mínimo de temperatura es de 4.5°C

(Nigmatullin et al. 2001). Dentro de las características ecológicas de *D. gigas,* se ha reportado que son hábiles depredadores no selectivos, con un amplio nicho trófico y una alta tasa de consumo (Ibáñez et al. 2015, Bruno et al. 2021), tienen un rápido crecimiento y son de vida relativamente corta (Markaida et al. 2004). Otra consideración importante es que los eventos climáticos a gran escala, como los eventos ENOS además de los cambios ambientales regionales, afectan el crecimiento, la estructura de edad y en consecuencia la distribución y abundancia de *D. gigas* en su hábitat (Keyl et al. 2008; Yu et al. 2017).

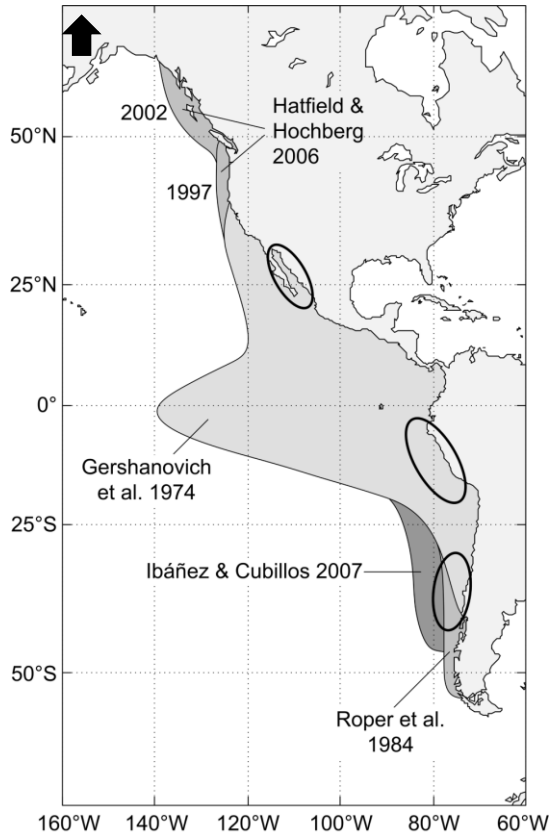


Figura 1. Área de expansión y distribución espacial de *Dosidicus gigas* (Fuente: Keyl et al. 2008).

En toda la extensión del océano Pacífico *Dosidicus gigas* representa una pesquería de gran valor económico (Chen y Zhao, 2005, Keyl et al. 2008, Chen et al. 2012, Csrike et al. 2015, Ibáñez et al. 2015, Fang et al. 2021) en el Golfo de California, Perú y Chile. Inclusive esta especie es capturada en aguas internacionales frente a la costa de Perú y Chile, por flotas pertenecientes a Japón, China y Corea del Sur (Li et al. 2016, Yu et al. 2018 y Feng et al. 2022). Además,

en Chile, es común capturarla como fauna acompañante de pesquerías industriales demersales como la de merluza común y merluza de cola (Ibáñez y Ulloa 2014, Gálvez et al. 2019). Debido a su creciente interés económico es de vital importancia conocer los eventuales efectos del CCG en la distribución y abundancia de *D. gigas* en el océano Pacífico.

Varios rasgos en la historia de vida en los calamares omastréfidos y en particular de la jibia (i.e., tamaño de madurez variable, canibalismo, presentan la tasa de crecimiento más alta reportada para todas las especies de cefalópodos) y su ecología (migraciones verticales y horizontales, expansión del rango geográfico), le otorgan a *D. gigas* la capacidad de una respuesta rápida y adaptable a los hábitats oceánicos altamente variables dentro de los sistemas de surgencia del límite oriental (Keyl et al. 2008). A raíz de sus características biológicas, es que esta especie concita un alto interés para el estudio de cambios biológicos y ecológicos asociados a condiciones oceanográficas en un contexto de cambio climático. Diferentes estudios dan cuenta de esto, cambios y adaptaciones fisiológicas que se vinculan a la creciente expansión geográfica de su área de distribución; que lo atribuye directa o indirectamente a la desoxigenación en curso en el Pacifico Oriental (Rosa y Seibel 2010, Ibáñez et al. 2011, 2016, Stewart et al. 2014). Varios estudios indican que la expansión espacial de la jibia está estrechamente relacionada con la disponibilidad de sus presas (e.g., peces) y no solo a factores ambientales (Keyl et al. 2008, Stewart et al. 2014, Seibel et al. 2014). Sin embargo, hay que tener en consideración que la jibia se alimenta de noche en aguas más superficiales y por la mayor parte del día se encuentra cercano a la zona mínima de oxígeno (ZMO), con una consecuente supresión de la actividad metabólica de los individuos, al estar en una zona altamente hipóxica (Seibel et al. 2014). Si bien estos calamares son depredadores hábiles y flexibles que podrían beneficiarse con el CCG (sensu Hoving et al. 2013), pueden presentar intolerancia a los efectos sinérgicos del bajo nivel de oxígeno o de la acidificación del océano con altas temperaturas (Rosa y Seibel 2008, Alegre et al. 2014). Alternativamente, Keyl et al. (2008) plantean la hipótesis sobre una expansión espacial en áreas anteriormente

deshabitadas por *D. gigas* y que sería el resultado de una combinación de condiciones ambientales favorables e impactos de la pesca, pero asociado a eventos más locales como ENOS. Concretamente las variaciones de temperatura generan cambios poblacionales en *D. gigas*, así en períodos de descenso de la temperatura superficial del mar (TSM) se favorecen grandes tamaños corporales y alta abundancia de jibia, contrariamente, en períodos de aguas más cálidas, se produce una escasa abundancia y menores tamaños corporales, al menos en Perú (Key et al. 2008, Argüelles et al. 2008). Por otro lado, la acidificación de los océanos podría tener como consecuencia, una reducción en la tasa metabólica del calamar, perjudicando procesos biológicos de gran importancia como la capacidad de locomoción, el crecimiento, reproducción y supervivencia (Rosa y Seibel, 2010; Seibel et al. 2014).

Estudios recientes (Yu et al. 2016, Yu y Chen 2018, Feng et al, 2022) realizados sobre modelamiento espacial de jibia y los cambios ambientales demuestran que la variabilidad climática a gran escala podría tener grandes efectos en el hábitat del calamar, que en consecuencia generarían una reducción en su distribución y su desplazamiento hacia el sureste de la distribución en el cono sur (Feng et al. 2022). Cabe destacar que en los trabajos mencionados, los modelos han sido realizados con datos de captura oceánica de *D. gigas*, además no hay ninguna predicción futura respecto al hábitat más adecuado bajo el efecto del cambio climático, además los estudios han estado orientados a la distribución entre Perú y Chile, por lo que no está claro si existe variación a lo largo de toda la distribución de *D. gigas*, o si la contracción en la distribución reportada será de la misma manera desde Ecuador hacia el hemisferio norte. Tampoco se han considerado los datos de presencia provenientes desde toda la costa del Pacífico asociados a los sistemas de surgencia.

El calamar *Dosidicus gigas*, ciertamente es una especie que presenta diversas estrategias ecológicas, reproductivas (Ibáñez et al. 2015), fisiológicas y biológicas que le permiten sortear de mejor manera, las diferentes variaciones

climáticas asociados a cambios de temperatura, oxígeno o salinidad. Por esto, es muy probable que en un escenario de cambio climático futuro (i.e., aumento de TSM usado como un *proxi* de fluctuaciones ambientales) la jibia responda cambiando su distribución y abundancia. Los estudios poblacionales de *D. gigas* han propuesto que los factores ambientales y particularmente los eventos ENOS alteran la abundancia de la especie en Perú y Chile (Anderson y Rodhouse 2001, Taipe et al. 2001); sin embargo, si no se incluye el periodo ENSO de 1997-98, los resultados de la relación cambian. Ibáñez et al. (2016) concluyeron que la serie de tiempo de las poblaciones de *D. gigas*, analizada entre el 1999-2010, no estarían completamente influenciadas por la TSM local, y los procesos denso-dependientes de la abundancia pueden ser más importantes para la dinámica de la población que las fluctuaciones ambientales.

Pregunta de investigación:

- ¿Cambiará el rango geográfico de *D. gigas*, si aumenta la temperatura en el océano Pacífico, en un contexto de cambio climático global?

- ¿Es la Temperatura superficial del mar, una variable que determine la abundancia de *D. gigas*?

2. HIPÓTESIS

- La variación de temperatura superficial del mar (TSM) producto del cambio climático global provocaría cambios en los patrones de distribución del calamar *Dosidicus gigas* en un futuro próximo (i.e. 2050 - 2100), en toda la extensión del Océano Pacifico.
- A nivel local, los cambios de la abundancia de *Dosidicus gigas* estarán influenciados por la temperatura del mar en el Pacífico sur.

3. OBJETIVO GENERAL

Determinar la influencia de la variación de temperatura en la distribución y abundancia de *Dosidicus gigas* en el océano Pacifico.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar los cambios en la distribución geográfica de *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico bajo diferentes escenarios de cambio climático global.

- Conocer si la abundancia de *Dosidicus gigas* en el Pacifico Sur, está relacionada con la temperatura superficial del mar.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Bases de datos de jibia

Se consolidó una base de datos con 55.195 registros de distribución de *D. gigas* con información proveniente del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Instituto de Investigación Pesquera (INPESCA), información bibliográfica y desde la base de datos GBIF (Global Biodiversity Information Facility). Los datos proporcionados corresponden a información biológica y pesquera referente a *Dosidicus gigas*, siempre y cuando se encuentren georreferenciados. La extensión geográfica del área de estudio corresponde al rango comprendido entre los 23.055°N y el -41.99°S. La base de datos fue poblada con información entre los años 1997 al 2020 y contiene información sobre captura de jibia (kilos), coordenadas de los lances con pesca (Latitud y Longitud), identificación de la región de recalada, fecha-hora de zarpe y recalada (día/mes/año). La determinación de considerar este período de estudio se debe a que existe mayor completitud de datos en la serie histórica; antes del 1997 la información es más bien esporádica.

4.2 Bases de datos de variables ambientales

Las variables ambientales se obtuvieron desde la base de datos Bio-ORACLE (https://www.bio-oracle.org/). Esta base de datos mundial proporciona información oceanográfica de promedios mensuales de variables oceanográficas entre los años 2000 y 2014 (Assis et al. 2018). Bio-ORACLE provee también variables futuras basadas en las proyecciones realizadas por el Panel Internacional sobre Cambio Climático (IPCC) para el futuro (2040–2050 and 2090–2100) bajo cuatro escenarios de Trayectorias de Concentración Representativas (en Inglés —Representative Concentration Pathway—, RCP). Este término se acuña para predecir la magnitud de las concentraciones de gases de efecto invernadero a la atmósfera y en este sentido, en el quinto informe de IPCC (Integrated Pollution Prevention and Control) se utilizaron cuatro vías para modelar, los cuales describen diferentes escenarios

propuestos: RCP2.6 (disminución de las emisiones), RCP4.5 - RCP6 (estabilización de las emisiones) y RCP8.5 (aumento de las emisiones) (ver **Tabla 1**) (IPCC 2014). Para efecto de evaluar la distribución de la especie en estudio, es que se utilizaron las siguientes variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM, grados celsius - °C), velocidad de corrientes (m^{-1}) y salinidad (UPS), todas las variables utilizadas estarán expresadas en valor máximo, mínimo, media, rangos, límite máximo y límite mínimo (**Tabla 2**). Además, las variables ambientales serán modeladas para los períodos 2040-2050 y 2090-2100.

Tabla 1. Cambio anual global en las emisiones de CO_2 superficial media y rangos probables para los períodos 2048-2065 y 2081-2100 bajo las cuatro simulaciones propuestas por la IPCC (IPCC, 2014).

		2046-2065		2081-2100	
Variable	**Escenario**	**Media**	**Rango probable**	**Media**	**Rango probable**
Cambio	RCP2.6	1.0	0.4 - 1.6	1.0	0.3 - 1.7
temperatura	RCP4.5	1.4	0.9 - 2.0	1.8	1.1 - 2.6
superficial	RCP6.0	1.3	0.8 - 1.8	2.2	1.4 - 3.1
media (C°)	RCP8.5	2.0	1.4 - 2.6	3.7	2.6 - 4.8

Tabla 2. Variables ambientales utilizados para el modelamiento de distribución de especies.

Variables ambiental						
Temperatura (°C) Salinidad (UPS) Velocidad de las corrientes (m^{-1})	Máximo	Mínimo	Media	Rango	Límite máximo	Límite mínimo

4.3 Modelamiento de distribución espacial

Para determinar la distribución potencial de *D. gigas* se usó el Modelo de Máxima Entropía (Maxent), desarrollado por Phillips et al. (2006) se describe como una estimación de distribución a través del espacio geográfico, el cual permite caracterizar las distribuciones de probabilidad cuando solamente se disponga de información de presencias. Se basa en el principio de la distribución estimada de una especie la cual debe coincidir con la distribución conocida, o deducida, a partir de las condiciones ambientales donde ha sido observada, evitando hacer suposiciones que no estén avaladas por los datos. El programa Maxent v. 3.4.3 (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/) tiene como entrada un

conjunto de capas cuadriculadas (en ráster) o variables ambientales comúnmente georreferenciadas, así como un conjunto de ubicaciones de ocurrencia de individuos que produce un modelo de distribución de especies. El software Maxent proporciona los datos y test estadísticos necesarios para la validación de los resultados. El valor AUC (área bajo la curva) indica la capacidad predictiva del modelo y fue utilizado para estimar la fiabilidad de los mismos. Este valor se puede interpretar como la probabilidad de que un punto de presencia seleccionado al azar esté situado en una celda de ráster cuya probabilidad de presencia sea mayor que la de ausencia, (Santillán, 2013) o en palabras sencillas, brinda información sobre qué características son importantes y estima la habitabilidad relativa de un lugar frente a otro. El valor AUC puede variar entre 0,5 y 1, de manera que el valor máximo implica la mayor capacidad predictiva del modelo. Se establece que un modelo es de baja precisión si el valor AUC está comprendido entre 0,5 y 0,7. Por el contrario, el modelo es de elevada precisión si el valor AUC es mayor de 0,7 (Borrega y Lavado, 2016).

Para el modelamiento de distribución de *D. gigas* se utilizaron datos georreferenciados de ocurrencia, temperatura superficial del mar, salinidad y velocidad de corrientes (**Tabla 2**). Para el modelamiento se utilizaron los parámetros por defecto del modelo (umbral convergente de 1E-5, el valor máximo de iteración de 500, una regularización de 1) y además se realizaron 10 réplicas para cada modelo. Para evitar la duplicación y sesgos en los datos de ocurrencia de jibia dentro de una misma cuadrícula, se ubicaron la totalidad de posiciones con datos de presencia de *D. gigas* en las cuadrículas y se eliminaron los registros duplicados y los puntos de presencia muy próximos entre sí, dejando solo una posición dentro de cada cuadrícula, por lo que finalmente se utilizaron 1.406 ocurrencias en total. Para la eliminación de datos duplicados se utilizó el software de sistema de información geográfico y de código abierto Qgis versión 3.22, y para eliminar los puntos más próximos fue necesario el software Rstudio versión 351.

4.4 Modelamiento de abundancia

Para obtener un índice de abundancia estandarizado se calculó la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), la cual se define como kilos/día fuera de puerto, y se evaluó la información obtenida desde la flota artesanal de Chile, la cual se compone de dos tipos de embarcaciones; botes, cuyas dimensiones corresponde a naves de hasta 12 m de eslora, y las denominadas lanchas las cuales se encuentran entre 12 y 18 m de eslora. Ambas naves operan con el arte de pesca llamado “potera, tota o pota” la cual se compone de una línea de mano cuyo extremo lleva un cuerpo cilíndrico terminado en una corona de anzuelos, la mayoría de las veces provista de luces de atracción.

La recopilación mensual y anual referente a indicadores de esfuerzo pesquero, captura, áreas de pesca, número de poteras, hora de pesca, profundidad promedio de pesca, se agrupó espacialmente de acuerdo con las principales regiones de pesca, las cuales fueron 3: Coquimbo, Valparaíso y Biobío; y el período comprendido para su realización fue desde el año 2014 hasta el 2020.
La CPUE mensual fue calculada por:

$$\text{CPUE} = \frac{\sum captura}{\sum Esfuerzo\ de\ pesca}$$

Donde: $\sum captura$ es la suma mensual de la captura expresada en kilos (kg) y fue agrupada por región; y $\sum esfuerzo\ de\ pesca$ fue calculado como la suma de los días de pesca de todas las embarcaciones artesanales, agrupada por región y expresado en día fuera de puerto (DFP). Finalmente, para la determinación de diferencias significativas entre las regiones y los años, se usó un ANDEVA de una vía (variable aleatoria: captura por unidad de esfuerzo-CPUE; factores: año y región), el cual es utilizado cuando los datos no están pareados y se requiere estudiar si existen diferencias significativas entre las medias de una variable aleatoria continua en los diferentes niveles de otra variable cualitativa o factor. Como test *a posteriori* se utilizó un test de Tukey, el cual crea intervalos de confianza para todas las diferencias en parejas entre las medias de los niveles de

los factores mientras controla la tasa de error por familia en un nivel especificado.

Para el análisis de la CPUE se tomó en cuenta la dinámica pesquera en Chile, esto quiere decir que entre los meses de octubre y febrero no se pesca jibia en nuestro país, debido a un alejamiento de la costa de esta especie, por motivos reproductivos y alimenticios (Belmar et al. 2019), por esta razón es que los meses donde no hubo registro de captura, este dato fue cero al igual que el valor de esfuerzo de pesca, asumiendo esta dinámica en particular.

4.5 Análisis de series de tiempo

El análisis de las series de tiempo puede proporcionar información sobre la importancia relativa de los factores exógenos (independientes de la densidad) y endógenos (dependientes de la densidad) (Lima 2001). La forma convencional de analizar la dinámica poblacional endógena de los datos de series de tiempo emplea un modelo autoregresivo que relaciona la densidad actual de una población, con las densidades pasadas (Berryman y Turchin 2001). En este sentido, para evaluar la dinámica poblacional de jibia, primero se determinó la relación entre el índice de abundancia (CPUE) y la temperatura superficial del mar, para cada región por separado, a través de un Modelo Aditivo Generalizado (GAM):

$$gam(formula = \log(CPUE + 0.1) \sim s(tiempo) + s(TSM), family = gaussian$$

Donde, CPUE corresponde a los datos de captura/esfuerzo; tiempo representa el período de estudio, expresado de n datos; TSM es la temperatura superficial del mar promedio del mes, expresada en C°. La variable respuesta CPUE usa la función logarítmica para normalizar los datos y las variables continuas tiempo y TSM usan un suavizador ya que es una herramienta que representa la tendencia de la variable respuesta y como función de uno o más predictores lineales x.

Luego, se usó una función de autocorrelación espacial (ACF), y los datos de CPUE se estandarizaron mediante una transformación logarítmica. Esta

transformación fue realizada para normalizar los datos de captura. El ACF permite determinar si la serie temporal presenta algún tipo de estacionalidad. Luego, para calcular el orden de la serie de tiempo y determinar la dinámica poblacional de jibia, se usará una autocorrelación parcial (PACF).

5. RESULTADOS

5.1 Base de datos de *D. gigas*

Se obtuvieron un total de 55.211 datos con información de posición geográfica (**Figura 2**), los cuales se agruparon según su fuente de origen: 673 puntos fueron Información obtenida de trabajos científicos (Ver anexo 1), 10.184 fueron datos obtenidos desde el Instituto de Investigación Pesquera, 42.842 puntos se obtuvieron desde el Instituto de Fomento Pesquero, y 1.511 desde la base de datos GBIF.

La mayor cantidad de datos georreferenciados corresponden a información proveniente de Chile, pero de literatura se pudieron obtener desde Perú, México, Estados Unidos, Costa Rica y Ecuador.

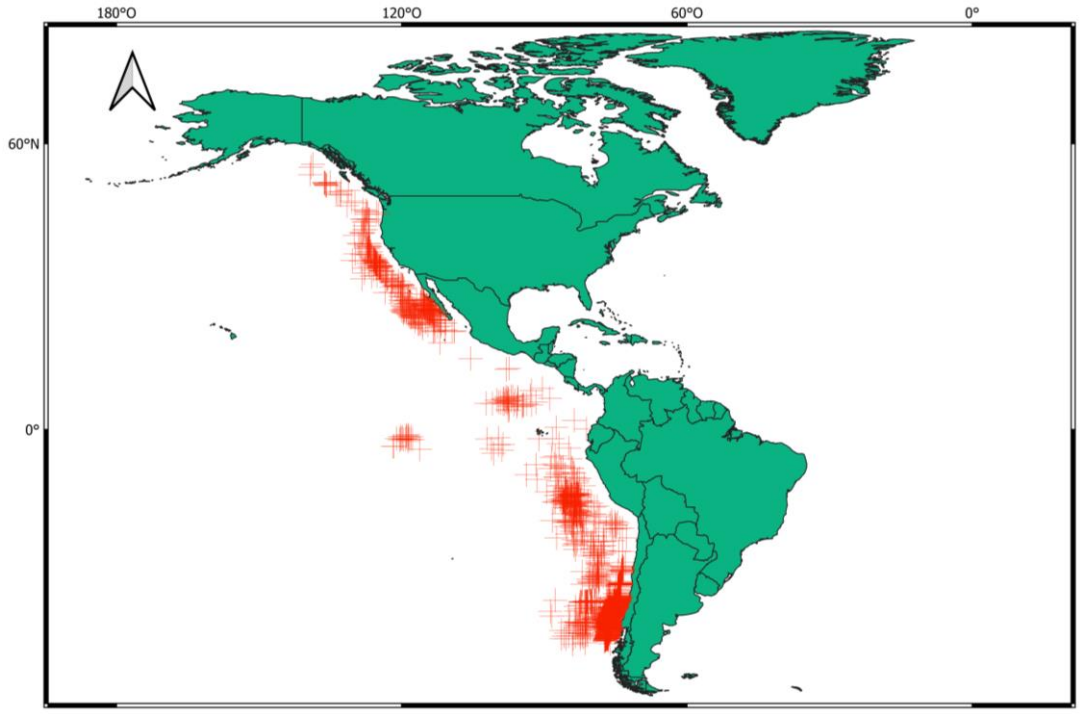


Figura 2. Área de estudio. Datos totales georreferenciados provenientes de Información bibliográfica, IFOP, INPESCA y GBIF (n = 55.211).

5.2 Modelamiento de distribución espacial

El desempeño de los modelos de probabilidad de hábitat fue medido a través del área bajo la curva (ROC) y su indicador AUC, cuyo valor promedio fue de 0,892 (**Figura 3**), lo que indica un modelo de elevada precisión, ya que el valor AUC es mayor de 0,7 (Borrega y Lavado, 2016).

En cuanto a la contribución porcentual de los predictores modelados para un escenario actual, se muestran en la **Tabla 3** las variables desde la que presenta la mayor importancia hasta la menor, y en ese sentido es que las variables ambientales más relevantes en la predicción de hábitat idóneo fueron la temperatura superficial del mar (TSM) mínima (39,6%), seguida de TSM máxima (17,8%) y el rango de salinidad (11,3%), los que en su conjunto significan el 68.7%. En tanto, las demás variables individuales representan valores inferiores al 10% por lo que no se consideran influentes en la determinación del modelo.

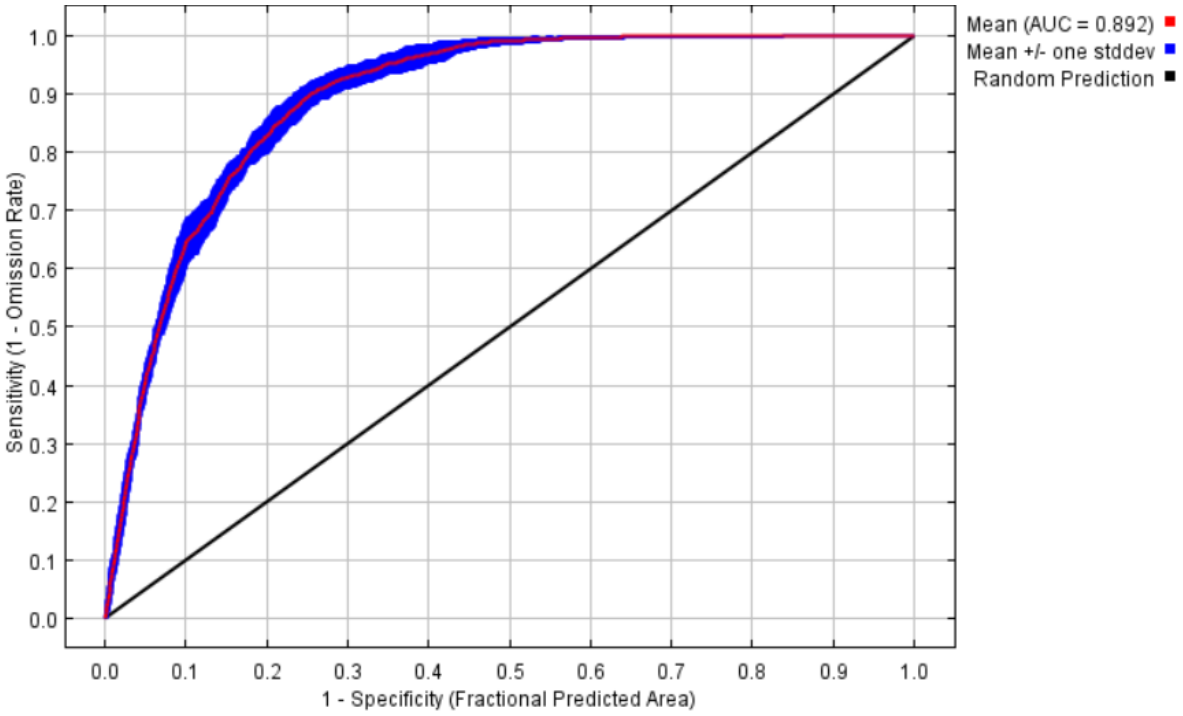


Figura 3. Curva ROC y área bajo la curva (AUC) resultante del modelo MAXENT para un escenario con variables ambientales presentes.

Tabla 3. Porcentaje de contribución de las variables en los modelos de escenarios presentes de probabilidad MAXENT.

Variable	Porcentaje de contribución (%)
Temperatura_min	39,6
Temperatura_max	17,8
Salinidad_rango	11,3
Salinidad_max	7,7
Temperatura_media	7,6
Temperatura_ltmin	5
V_corrientes_rango	2,2
Temperatura_ltmax	2,1
Salinidad_ltmin	1,7
Salinidad_ltmax	1,6
V_corrientes_max	1,1
V_corrientes_ltmin	0,9
Salinidad_min	0,7
Temperatura_rango	0,4
V_corrientes_min	0,2
V_corrientes_media	0,1
Salinidad_media	0
V_corrientes_ltmax	0

De acuerdo con los resultados del modelamiento para un escenario presente, la distribución de *Dosidicus gigas* se encuentra determinada por los valores del índice de habitabilidad. En la **Figura 4**, se observa la predicción actual con los valores del índice de habitabilidad (IH), superior a 0,5. Frente a Chile los valores se encontraron entre 0,7 y 1, precisamente desde Valparaíso a Biobío; en el caso de la Región de Coquimbo el valor de IH fue de 0,7. En toda la probable distribución, esta se encontraría cerca de la costa, sobre todo en Coquimbo y Valparaíso, pero desde esa región hacia el sur, el hábitat más adecuado se expande desde la costa hacia zonas oceánicas (**Figura 4**).

Por otro lado, en Perú, el índice de habitabilidad presentó pocas zonas con valor 1, la cuales estarían al frente del puerto del Callao, pero alejado de la costa.

En el resto de la extensión del país solo es posible observar que el valor de habitabilidad sería de 0,7 y también el hábitat más probable para la jibia sería en océano abierto (**Figura 4**).

En México, se observó un hábitat altamente adecuado para la distribución de jibia, que se ubica en el Golfo de California, en la costa de Santa Rosalía y Guaymas, con un alto valor del índice (IH = 1) y en la zona costera de Baja California Sur y en la costa frente a la rivera Nayarit se advierten sectores con una habitabilidad media-alta, con el índice entre 0,7 y 1 (**Figura 4**).

En Estados Unidos, el valor del índice mostró que existe una alta adecuabilidad en casi toda la costa Oeste, con una cifra muy próxima a 1 en California y Washington. No obstante, en California la distribución óptima parece presentar una extensión oceánica mayor que en Washington. Frente a la zona de San Francisco, el valor del índice es 0,7 y está igual se observa desde la costa hacia el océano abierto (**Figura 4**).

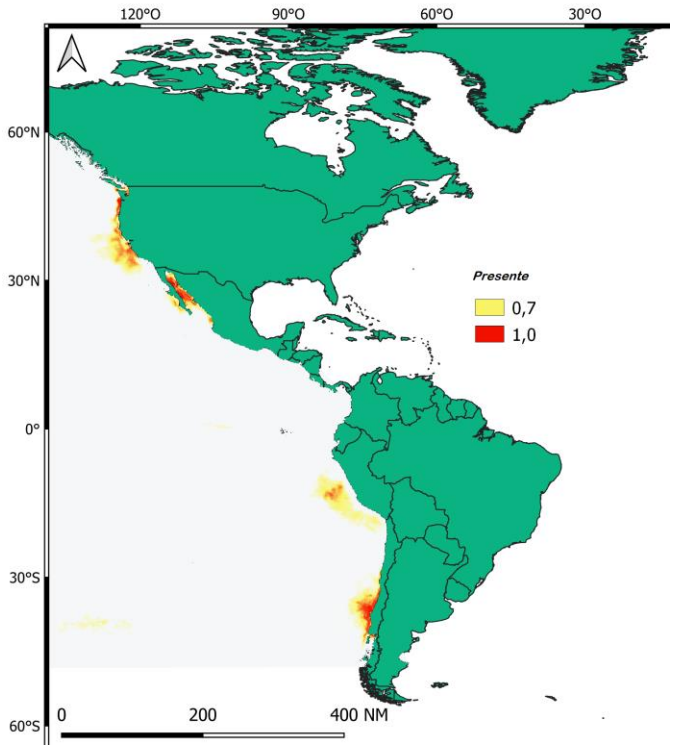


Figura 4. Predicción para la distribución actual de *Dosidicus gigas*. Leyenda derecha muestra los valores que representan los colores según el índice de habitabilidad (IH), MAXENT. En color amarillo se muestran los valores entre 0,7 y 0,99, en rojo se muestra el valor de 1.

En el escenario futuro proyectado hasta el período 2040-2050 (**¡Error! No se e ncuentra el origen de la referencia.**), se observan cambios en la distribución de *D. gigas,* ya que a medida que varía el medio ambiente, la distribución óptima se acota a zonas más templadas, asociadas a los sistemas de afloramientos (en ambos hemisferios) y hacia los extremos de los continentes, por lo que disminuye la habitabilidad para el calamar en estudio.

La distribución observada entre los escenarios 2.6 y 6.0 son similares entre ellos, evidenciando una alta habitabilidad frente a la costa de Washington, San Francisco en Estados Unidos, de características parecidas a lo observado en el modelo presente. En México, se espera que el Golfo de California tenga una alta habitabilidad, ya que se observan valores del índice de 1 en esa zona. En Perú el índice de habitabilidad se encuentra entre 0,7 y 1 en casi toda su extensión e incluso frente a Ecuador. Y en Chile, la situación es semejante al escenario presente con

valores altos del índice entre Valparaíso (33°02′46″S 71°37′11″O) y la Región de Los Lagos (41°28′18″S 72°56′12″O). A diferencia del modelo presente, se observó una zona altamente adecuada para el hábitat de la jibia en el caribe, frente a las Islas Galápagos (**Figura 5**).

En el caso del escenario 4.5, el hábitat adecuado ha disminuido frente a la costa de Estados Unidos, ya no es posible determinar una larga extensión oceánica y la extensión sur presentó una disminución, además de que el índice esta entre 0,7 y 1 en la parte más costera. En México también se acota el hábitat propicio para que la jibia habite y disminuyen los valores del índice frente a Santa Rosalía y en la Bahía de Guaymas. En la franja formada frente a Ecuador desaparece, evidenciando que esta zona no es apta para que habite *D. gigas* (**Figura 5**).

En el hemisferio sur la situación es similar, los espacios marinos óptimos cambian y disminuyen, ya que en el norte de Perú se observó que los ambientes favorables se han aminorado y este solo se aprecia desde el centro del país hasta el sur. En el caso de Chile, también es así y los valores altos del índice se encuentran desde la Región del Maule hasta la Región de Los Lagos, incluso cercano a las Islas de la región mencionada (**Figura 5**).

Para el escenario 2040-8.5 las zonas adecuadas para el hábitat de la jibia son casi nulos, salvo en el Golfo de California (frente a la Bahía de Guaymas) donde se amplía el espacio adecuado en comparación a los escenarios menos pesimistas, y entre Vancouver y Seattle, con un IH de 1. Frente a las Islas Galápagos fue posible determinar un área pequeña que sería adecuada para que habite el calamar (**Figura 5**).

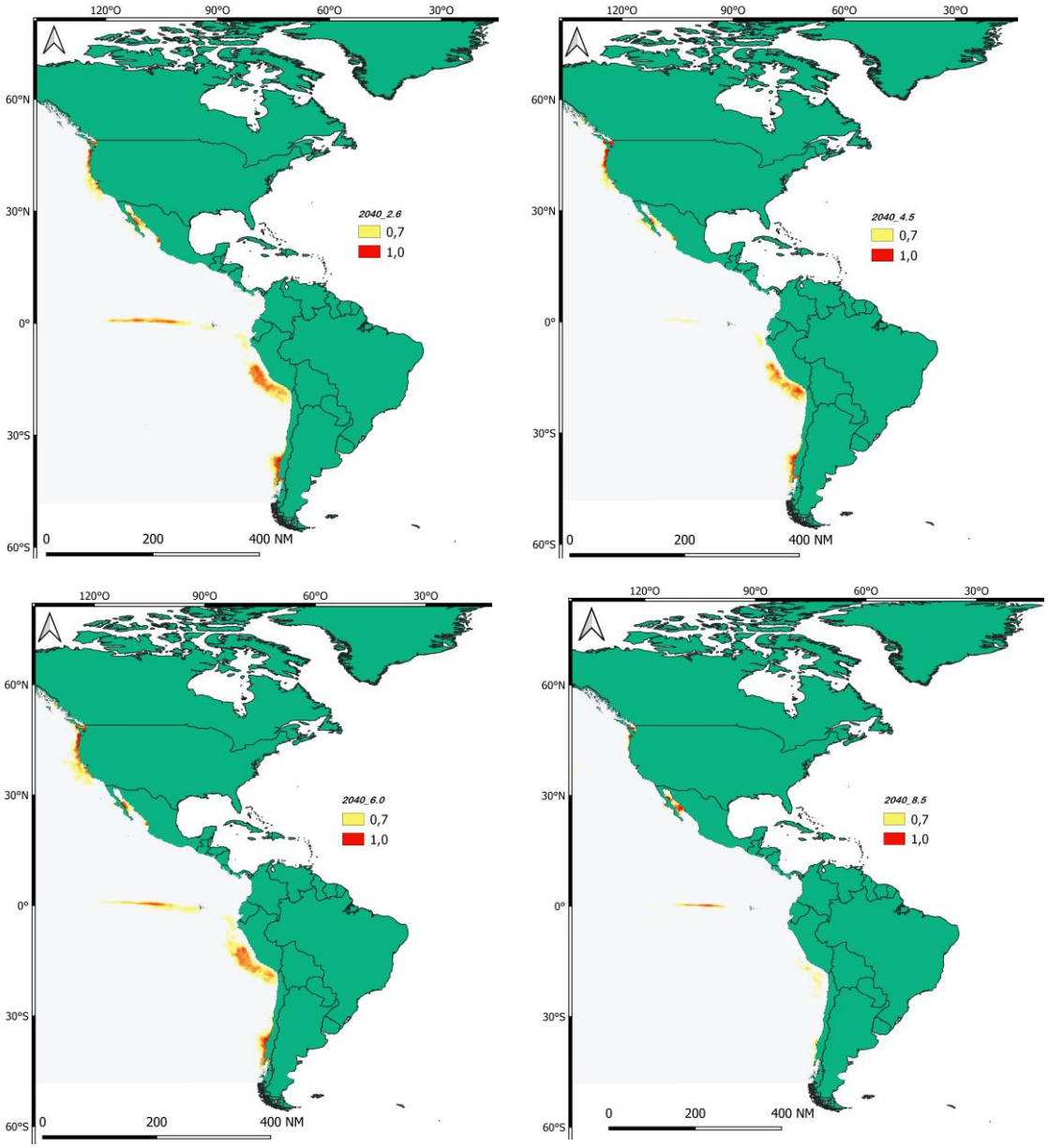


Figura 5. Predicción de la distribución de *Dosidicus gigas* según modelo MAXENT para distintos escenarios RCP en el período 2040-2050. La imagen izquierda superior muestra el escenario RCP 2.6, la imagen derecha superior muestra el escenario 4.5, el mapa inferior izquierdo representa el escenario 6.0 y el mapa inferior derecho es el escenario 8.5. Leyenda derecha muestra los valores que representan los colores según el índice de habitabilidad (IH), MAXENT. En color amarillo se muestran los valores entre 0,7 y 0,99, en rojo se muestra el valor de 1.

Respecto a los resultados obtenidos para el período 2090-2100 y bajo todos los escenarios analizados, las zonas positivas para el hábitat de la jibia seguirían variando latitudinalmente. En términos simples, los espacios ambientales de mayor habitabilidad se trasladarían hacia zonas de latitudes más altas en ambos hemisferios (**Figura 6**).

En el escenario 2100_2.6, el hábitat adecuado para el calamar sigue distribuyéndose en las costas de Estados Unidos, México, Perú y Chile. No obstante, esto, en Perú el índice de habitabilidad se encuentra entre cercano a 0,7, lo que indica una reducción de la adecuabilidad y es el único país (de los mencionados) donde se presenta esta condición. Además, se logra observar una mínima franja estrecha frente a las Islas Galápagos que podría reunir las características ambientales favorables para que la jibia habite en ese lugar, en un contexto de cambio climático (**Figura 6**).

En el ambiente modelado para el 2100_4.5, se hace evidente un aumento del valor del índice entre el centro norte de Estados Unidos y Canadá, desde la costa de California hasta Vancouver con un IH = 1. En México, en la costa de Santa Rosalía y Guaymas la adecuabilidad disminuye considerablemente y quedan pocas zonas con IH entre 0,7 y 1. En Perú también disminuye la habitabilidad y las zonas óptimas se trasladan hacia el centro sur, incluyendo a la Región de Arica y Parinacota y Tarapacá en Chile, aunque con un IH que no supera el 0,7 y muy pocos sectores con valor 1. Mientras que, en Chile, es posible determinar que la única costa propicia para que habite *D. gigas* es frente a la Región del Biobío hasta la Región de Los Lagos con un IH cercano a 1 (**Figura 6**).

En el escenario 2100_6.0 la distribución adecuada para la jibia en los países analizados es muy similar a lo observado en el 4,5, salvo por la franja oceánica en Ecuador, la cual es más extensa en comparación con las determinadas para escenarios en el periodo 2040-2050 (**Figura 6**).

Finalmente, en el marco 2100_8.5, solo se observa una zona con un IH = 1 entre la bahía de Seattle y Oregón y algunos sectores en Vancouver en Canadá; y en Ecuador se mantiene la franja oceánica óptima cercana de las Islas Galápagos, aunque esta ya no es tan extensa. En casi toda la costa peruana disminuyó la habitabilidad respecto a las variables ambientales, aunque es posible determinar un sector muy acotado desde la Península de Paracas hasta Punta de Bombón

aproximadamente, con un valor de IH de 0,7. En Chile, al igual que en Perú ya casi no hay ningún ambientes favorables para el hábitat de la jibia, salvo en zonas muy costeras entre Biobío y Los lagos, con valores altos de IH, entre 0,7 y 1 (**Figura 6**).

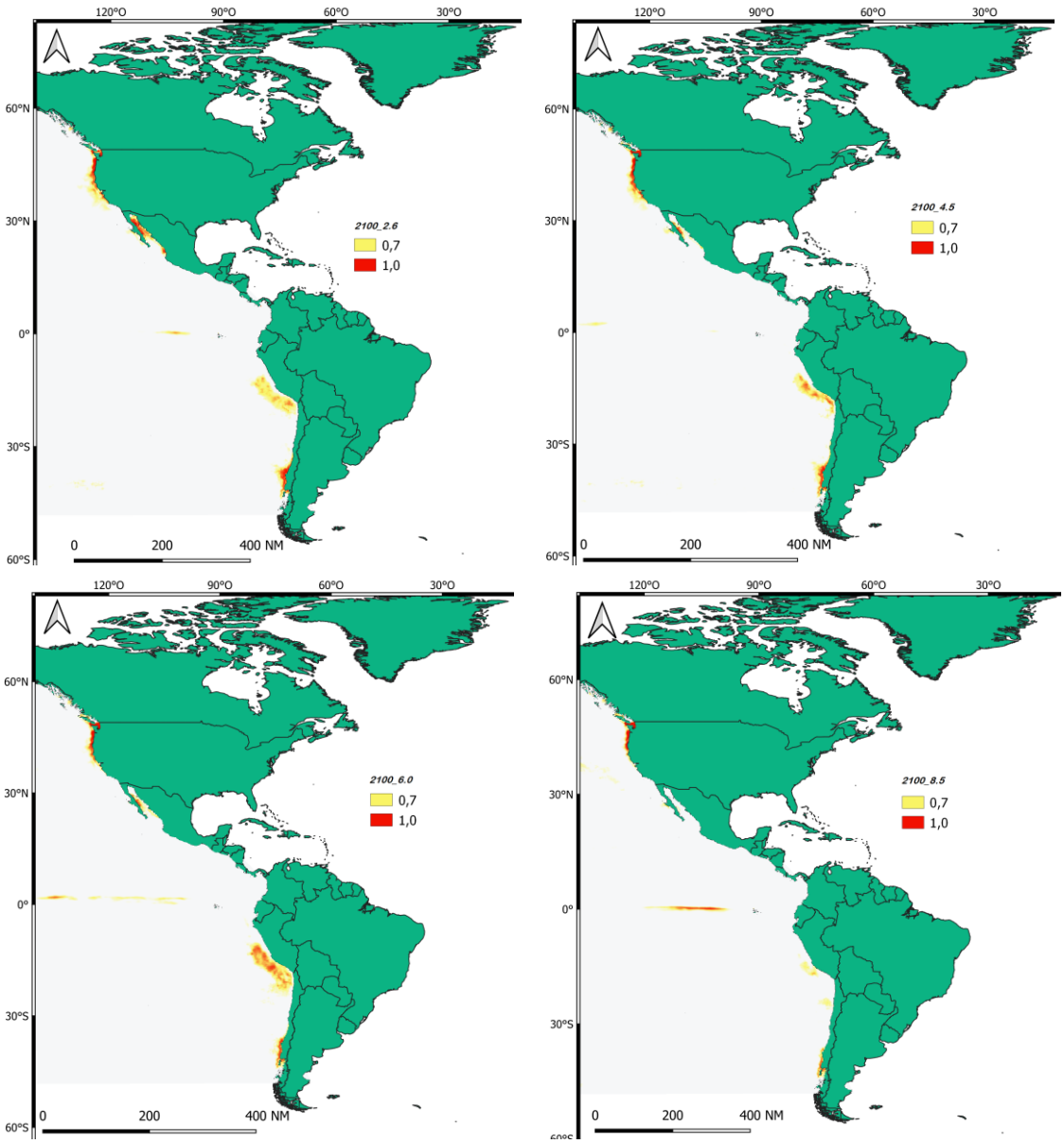


Figura 6. Predicción de la distribución de *Dosidicus gigas* según modelo MAXENT para distintos escenarios RCP en el período 2090-2100. La imagen izquierda superior muestra el escenario RCP 2.6, la imagen derecha superior muestra el escenario 4.5, el mapa inferior izquierdo representa el escenario 6.0 y el mapa inferior derecho es el escenario 8.5. Leyenda derecha muestra los valores que representan los colores según el índice de habitabilidad (IH), MAXENT. En color amarillo se muestran los valores entre 0,7 y 0,99, en rojo se muestra el valor de 1.

5.3 Modelamiento de abundancia en Chile

Los valores de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) entre las regiones observadas fueron muy similares, en efecto los resultados del ANDEVA indicaron que no hay evidencias suficientes para considerar que las medias son distintas entre las regiones muestreadas (**Figura 7, Tabla 4**). De igual manera, se comparó la CPUE por región y su interacción por año y según el ANDEVA ($P > 0,05$) tampoco se observan variaciones significativas entre las regiones a través de los años evaluados, pero sí se pudo determinar una diferencia entre años. Por lo anterior, el resultado del test de Tukey (**Tabla 5**) demostró diferencias significativas entre el periodo de tiempo que comprende 2014-2016 con el periodo 2018-2020 (**Figura 8**).

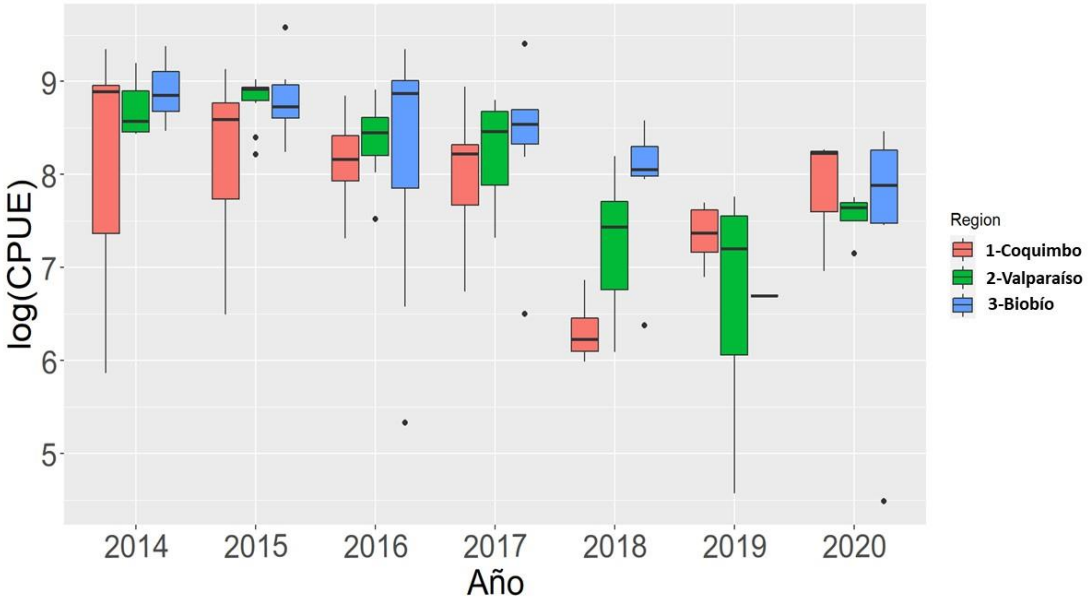


Figura 7. Boxplot de la Captura por unidad de esfuerzo (CPUE) entre el periódo 2014 y 2020 en todas las regiones observadas. La línea central en las cajas representa la mediana de los datos, la línea horizontal inferior representa el 1er cuartil, mientras que la linea horizontal superior respresenta el 3er cuartial, las líneas verticales representan los valores mínimos - máximos y los puntos fuera de las cajas son puntos “outliers” de los datos.

Tabla 4. Resultados de la prueba estadística ANDEVA de dos vías para comparación de la interacción entre años y regiones observadas en función de la Captura por unidad de esfuerzo (CPUE).

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media de cuadrados	Valor F	P
AÑO	6	1146	191	8,753	<0.001 ***
Región	2	48	23,81	1,091	0,338
AÑO:Región	12	372	31,01	1,421	0,157
Residuales	231	5041	21,82		

Signif. codes:	0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

Tabla 5. Resultados de la prueba estadística Tukey para determinar diferencias significativas entre las medias de los años evaluados. Periodo 2014-2020.

	Diferencia de medias	Intervalo de confianza Inferior	Superior	p ajustado	
2015-2014	-0,0215371	-3,296588	3,25351415	1	
2016-2014	1,2221781	-2,052873	4,49722934	0,9245932	
2017-2014	-2,037563	-5,312614	1,23748821	0,5153636	
2018-2014	-3,6255552	-6,900606	-0,350504	0,0194266	*
2019-2014	-4,0454962	-7,320547	-0,77044492	0,0054336	*
2020-2014	-4,6112791	-7,88633	-1,3362279	0,000783	*
2016-2015	1,2437152	-2,031336	4,51876644	0,9184297	
2017-2015	-2,0160259	-5,291077	1,25902531	0,5285076	
2018-2015	-3,6040181	-6,879069	-0,3289669	0,0206545	*
2019-2015	-4,0239591	-7,29901	-0,74890782	0,005821	*
2020-2015	-4,5897421	-7,864793	-1,3146908	0,0008465	*
2017-2016	-3,2597411	-6,534792	0,01531012	0,0519726	
2018-2016	-4,8477333	-8,122785	-1,57268209	0,0003252	*
2019-2016	-5,2676743	-8,542726	-1,99262301	0,0000623	*
2020-2016	-5,8334572	-9,108508	-2,55840599	0,0000056	*
2018-2017	-1,5879922	-4,863043	1,68705904	0,7781983	
2019-2017	-2,0079331	-5,282984	1,26711812	0,5334563	
2020-2017	-2,5737161	-5,848767	0,70133514	0,2307937	
2019-2018	-0,4199409	-3,694992	2,85511033	0,999755	
2020-2018	-0,9857239	-4,260775	2,28932735	0,9730059	
2020-2019	-0,565783	-3,840834	2,70926827	0,9986433	

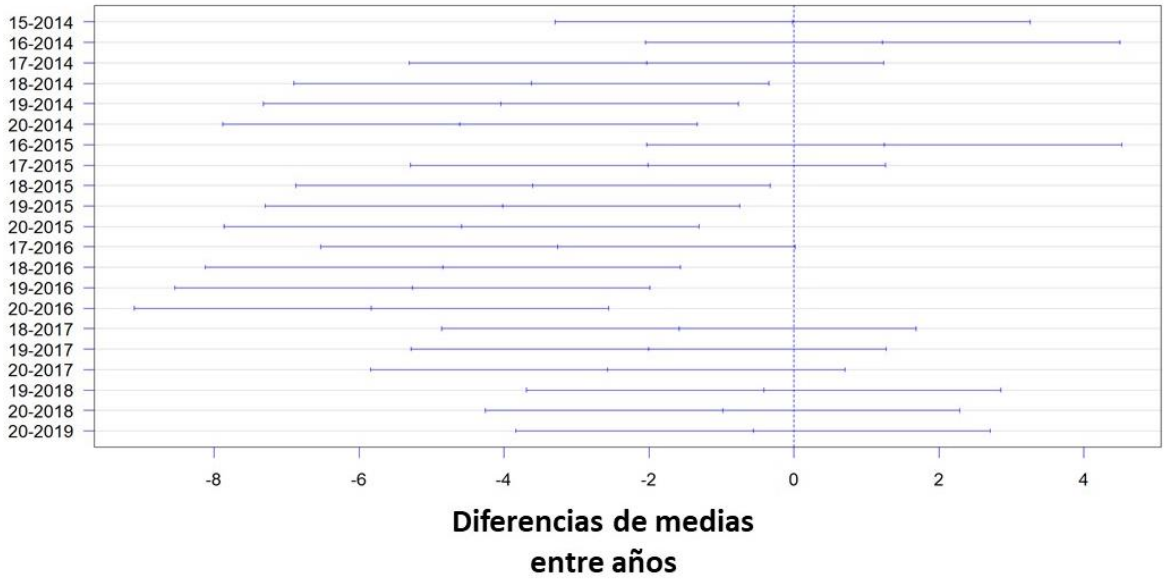


Figura 8. Gráfico con las diferencias observadas entre las medias de los años evaluados, test de Tukey. Si el intervalo no contiene cero, las medias correspondientes son significativamente diferentes.

5.4 Análisis de series de tiempo

En la **Figura 9** se observan los resultados del GAM respecto a la abundancia de *D. gigas* como una respuesta temporal y a la variación de temperatura, y aunque las dos variables muestran una pequeña significancia, en la **Figura 9A** se evidencia cierta fluctuación de la abundancia respecto al tiempo, con picos máximos entre otoño e invierno y disminuciones entre primavera y verano. A pesar de estas variaciones, se observa que la abundancia ha disminuyendo en el tiempo. En la **Figura 9B** se muestra que las variaciones de temperatura tiene una baja participación en la variable respuesta, de hecho solo esta explicada por el 5.6% y se observa que la CPUE es mayor entre los 12° y 16°C (**Tabla 6**).

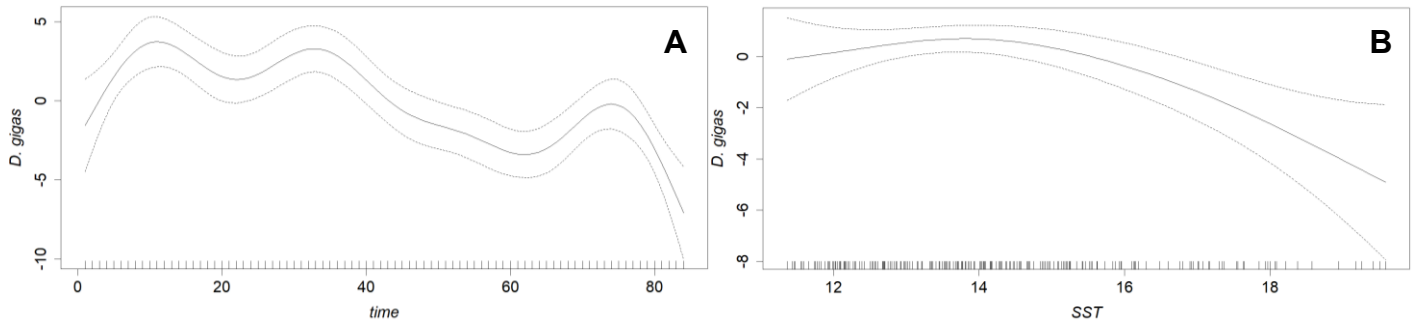


Figura 9. Capturas estandarizadas de *D. gigas*. La línea de tendencia corresponde al modelo ajustado (GAM) ± y las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%. A) Muestra la fluctuación de la CPUE determinada por el tiempo y B) la fluctuación de la CPUE respecto a la temperatura superficial del mar.

Tabla 6. Resultados del ANDEVA realizado sobre los coeficientes del Modelo Aditivo Generalizado (GAM) aplicado a fluctuaciones de captura de *D. gigas* en función del tiempo y la temperatura superficial del mar.

	Coeficiente estimado	Valor-F	P
s(Tiempo)	3.991	9.832	<2e-16 ***
Devianza explicada	26.9%		
r^2 ajustado	0.244		
GCV	20.639		
s(SST)	3.9915	5.031	0.0034 **
Devianza explicada	5.95%		
r^2 ajustado	0.0512		
GCV	25.296		

Signif. cod.: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Al analizar el ACF para *Dosidicus gigas*, se muestra un patrón estacional, con retrasos mensuales y con una periodicidad de 5 a 7 meses, además a partir del Lag 30 de la serie de tiempo se observan anomalías negativas importantes de abundancia relacionadas con una variación positiva de la temperatura (**Figura 10**).

El PACF da señales de que existen diferentes dinámicas poblacionales de carácter endógeno (primer orden), ya que las correlaciones negativas ocurren en diferentes momentos de la serie de tiempo y no estarían directamente influenciadas por factores de carácter ambiental (**Figura 11**). De todas maneras, el análisis de la correlación cruzada entre la temperatura superficial del mar y la CPUE da cuenta

de que existe un retardo negativo entre la variación de la TSM mensual y la abundancia de la jibia (**Figura 12**).

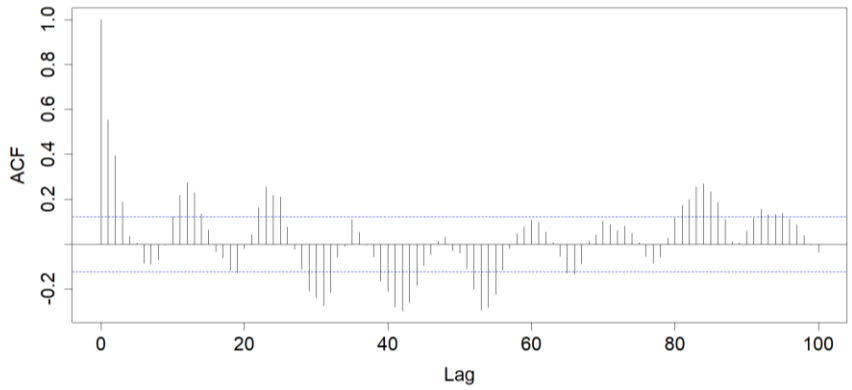


Figura 10. Función de autocorrelación (ACF) de la serie temporal estandarizada de *D. gigas*.

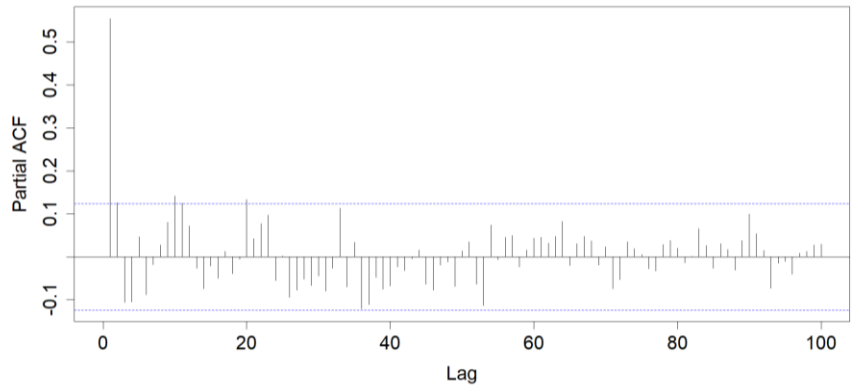


Figura 11. Función de autocorrelación parcial (PACF) de la serie temporal estandarizada de *D. gigas*.

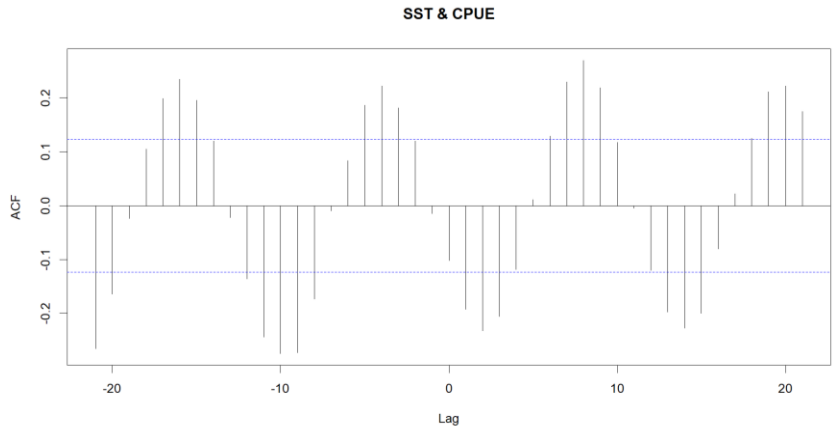


Figura 12. Función de correlación cruzada para las variables captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y temperatura superficial del mar (SST), de la serie temporal estandarizada de *D. gigas.*

6. DISCUSIÓN

Este es el primer estudio que reúne toda la información geográfica disponible para determinar la distribución presente y futura de la especie *Dosidicus gigas,* además de incluir 18 variables ambientales modeladas bajo diferentes escenarios de cambio climático global. También es importante el diagnóstico sobre la abundancia de la especie en Chile y su relación con procesos climáticos de escala global. Los resultados indican primero que todo, que la distribución modelada para el presente de *D. gigas* tanto en el hemisferio norte como en el sur, se encuentra muy asociado al sistema de corrientes de California y al sistema de corrientes de Humboldt, costas ricas en nutrientes y productividad primaria.

Es el primer trabajo en esta especie que demuestra la importancia de los sistemas de surgencias, como refugios ambientales, ante un escenario de cambio climático global. El modelamiento predictivo futuro y bajo distintos escenarios, es posible observar que el rango geográfico se contrae y se desplaza hacia zonas de aguas con temperaturas más frías, con mayor oxígeno disuelto y a la vez más productivo. Asimismo, para la determinación de la abundancia, se observó que la temperatura promedio no es una variable explicativa por sí sola, de hecho al parecer, las fluctuaciones de la abundancia de *D. gigas* corresponderían a procesos endógenos de la población y que la variable temperatura tiene una participación secundaria para la explicación de la captura por unidad de esfuerzo.

a) Distribución de *Dosidicus gigas* en el océano Pacífico

De acuerdo a los modelos realizados por otros investigadores en la especie *D. gigas* en escenarios actuales y con datos ambientales pasados, la disminución del hábitat de la especie también estaría asociada a escenarios de aumento de temperatura. Por ejemplo, el trabajo más reciente de Feng et al. (2022), mencionaron que se exploró la respuesta de los patrones de distribución de jibia ante eventos climáticos globales como la Oscilación Decadal del Pacifico, y la respuesta fue que la presencia del calamar predominó ante regímenes fríos de

ODP, pero disminuye ante escenarios de aguas más cálidas, lo que muestra el importante rol de los eventos climáticos en la determinación del hábitat de las especies. Por otra parte, Yu y Chen (2018) lograron determinar que, en el caso de la distribución de la jibia en Perú, también hay una reducción del hábitat y un cambio de rango hacia el sureste del país, como resultado del calentamiento del océano y, aunque estos resultados deben tomarse con cautela debido a que los mecanismos explicativos no están del todo claras, varios autores mencionan que la temperatura superficial del mar es la variable más importante a la hora de modelar, pero no sería la única de importancia (Hu et al. 2010, Wang et al. 2014 y Yi et al. 2014). Estas conclusiones concuerdan con lo obtenido en esta investigación, ya que al igual que ellos, los resultados indicaron que la temperatura y cuatro combinaciones distintas de variación serían los factores de mayor peso a la hora de estimar el hábitat adecuado para *D. gigas.* Yu et al (2016), incluyeron otras variables ambientales en su modelo para determinar la distribución, las cuales fueron temperatura superficial del mar, clorofila-a y la anomalía de la altura de la superficie del mar y concluyeron que durante eventos El Niño, el hábitat óptimo para la jibia se redujo, como consecuencia del debilitamiento de afloramientos de aguas ricas en nutrientes y cálidas. Al contrario, ante eventos La Niña, la jibia aumentó su rango de distribución ya que hay mejores condiciones ambientales para vivir. En el Golfo de California, Robinson et al (2013) consideraron que las ocurrencias estacionales de *D. gigas* en el Sistema de la Corriente del norte de California estarían impulsadas por fenómenos climáticos variables como ENOS y el calentamiento global, lo que también confirma que las variaciones de temperatura asociados a eventos climáticos de importancia global pueden delimitar o definir el rango geográfico de la especie en estudio.

Las variaciones climáticas y ambientales pueden influir fuertemente en la expansión y contracción del rango de hábitat de calamares omastréfidos en el océano mundial (Anderson y Rodhouse, 2001), y la variabilidad ambiental a gran escala tiene una influencia en los ambientes locales, forzando respuestas rápidas en la población de los calamares (Rodhouse, 2013), lo que incluso ha llevado a

plantear la hipótesis de que las poblaciones de cefalópodos podrían actuar como indicadores del cambio ambiental, o de las condiciones del ecosistema (Boyle y Rodhouse, 2005). Uno de los motivos indirectos para el cambio de distribución, pero vinculado con las variaciones ambientales, serían las que están relacionadas a la fluctuación en la abundancia de las presas presentes en el hábitat de la especie en estudio. Por ejemplo, Nevárez-Martínez et al. (2008) indicaron sobre la posibilidad de que la distribución de *D. gigas* este en función de la distribución de los peces pelágicos menores, especies asociadas a ambientes templados, y por tanto, vulnerables a las anomalías positivas de la temperatura, sobre todo en sistemas de surgencias o de mayor producción (Luch-Belda et al. 1989, 1991, 1992, Nevárez-Martínez et al. 2000). De hecho, Feng et al (2022) mencionan en sus conclusiones, que las respuestas de los patrones de hábitat de la jibia bajo múltiples antecedentes climáticos aun no son del todo claro, ya que son muchos los factores bióticos y abióticos los que afectan a la dinámica poblacional de las especies, por lo que esto se debe considerar para su integración.

Por otra parte, un punto relevante a considerar son las diferencias metodológicas entre este estudio a los demás mencionados (Yu et al. 2016, Yu y Chen 2018, Yu et al. 2021). La determinación del modelo de distribución en este trabajo fue realizada con el método de Máxima entropía (MAXENT), el cual da como resultado un mejor rendimiento del modelamiento para datos de presencia, esto en comparación con los enfoques alternativos, ya que compara el patrón de distribución real de especies con puntos de fondo de distribución de máxima entropía (es decir, la que está más dispersa o la más cercana a la uniformidad) (Phillips et al. 2004, 2006). Las ventajas de MAXENT sobre otros modelos de nicho pueden ser que solo se necesitan datos de ocurrencia, junto con información ambiental para el área de estudio, pueden ser datos continuos o categóricos y se pueden incorporar interacciones entre diferentes variables (Phillips et al. 2006).

Otro factor relevante a considerar es que con el modelo de máxima entropía es posible determinar no solo la distribución idónea actual de una especie, sino que

también permite modelar y predecir hacia el futuro, lo que mejoraría la planificación y el manejo respecto a especies que se pueden ver amenazadas por el cambio climático global. Por el contrario, el modelo de índice de idoneidad del hábitat (HSI, por sus siglas en inglés) usado por los demás autores consiste en calcular el hábitat idóneo para especies de flora o fauna a partir de una o más variables relevantes, pero con una baja proporción de datos de distribución (Zajac et al. 2015), lo que podría aumentar la incertidumbre respecto a los resultados; de hecho, para todos los casos de estudio presentados se utilizaron datos de esfuerzo de pesca o CPUE y se asumió que estas variables de pesca era proporcional a la distribución del calamar en el rango de condiciones ambientales y se modeló para la situación actual o para determinar las variaciones en la distribución respecto a las estaciones del año o eventos ENOS.

b) Abundancia de *Dosidicus gigas* en Chile

De acuerdo con los resultados sobre la abundancia de jibia y su relación con la temperatura, estos fueron determinados solo en Chile debido a la escasa información disponible de capturas mensuales y anuales para toda la costa del Océano Pacífico y que además se encuentre georreferenciada. En este contexto, es posible señalar que la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) no presentó diferencias significativas entre las regiones estudiadas, por lo que la abundancia no está determinada por la distribución geográfica; sino que por el contrario los resultados demuestran que la variabilidad de la abundancia observada sería atribuible principalmente a un factor temporal y secundariamente a la fluctuación de temperatura. Cabe destacar que los datos utilizados de CPUE están limitados a la zona de captura de la pesquería artesanal de jibia en Chile, ubicada en la zona centro sur de Chile (Belmar et al. 2020). Ahora bien, respecto a las diferencias observadas entre años, el análisis indica claramente una disminución de la CPUE desde el año 2018, la cual se ha mantuvo a través de los años posteriores. En esta línea es importante mencionar que durante el 2018 se declaró la presencia de evento Niño “débil”, lo que generó anomalías térmicas, siendo estas de +0.65°C y

el cual se fue debilitando durante el año (Grendi et al. 2019) y ese evento pudo haber contribuido a esta disminución. Paya (2019) va más allá, y sugiere que la disminución de la abundancia a partir del 2018, sería un efecto acumulativo de los eventos ENOS registrados entre el 2015-2016 y el del 2018. Además, menciona que el efecto no fue percibido de inmediato ya que la corriente de Humboldt es más fuerte hacia la costa chilena, lo que permitió de cierta manera atenuar el impacto de El Niño y así prolongar por más tiempo los niveles de productividad.

Tal como menciona Bazzino (2009), el efecto asociado del Niño o la Niña, genera una respuesta sobre la disponibilidad y abundancia de los recursos, así como cambios en los patrones migratorios, estrés fisiológico, variación del tamaño de los individuos y agregación de cardúmenes. En la misma línea, Keyl et al. (2011), sugieren que los factores ambientales y el tamaño corporal están relacionadas, puesto que se observó en Perú (entre el 1991 y el 2007) que durante los eventos El Niño la tasa de crecimiento mensual fue baja y con una menor longevidad de los individuos.

Según el modelo aditivo generalizado realizado, se pudo determinar que existe una pequeña significancia para la TSM como agente determinante de la CPUE, la cual no es tan importante y es explicada por un porcentaje de 5.6%, siendo el tiempo un factor más interesante y primordial para definir las variaciones de abundancia en la costa de Chile (CPUE explicada por un 27%). En efecto, según la autocorrelación parcial realizada, la dinámica poblacional del calamar se define de carácter endógeno y no estaría influenciada completamente por efecto de la variación de la temperatura superficial del mar, aunque sí se podría utilizar como referencia ante eventos climáticos como ENSO para predecir el comportamiento de la jibia. Ibáñez et al (2016) describen de manera precisa como las fluctuaciones demográficas son complejas y que son consecuencia de la interacción entre factores endógenos (densidad-dependencia) y exógenos (densidad-independientes) y que, para estudiar tales interacciones, se requiere de un conocimiento más profundo de los sistemas ecológicos y la variabilidad climática.

Ciertamente falta incorporar mayor cantidad de información ambiental, para determinar efectivamente de qué manera la variabilidad climática en su conjunto afecta todo el rango de distribución de las especies, como también la abundancia, pero este trabajo aporta desde la incorporación e integración de mayor cantidad de variables climáticas, además de ser el primero en predecir el rango geográfico de *Dosidicus gigas* en todo el Océano Pacífico. Los estudios que se centran en los cambios a largo plazo en las poblaciones de calamar son escasos debido a la disponibilidad limitada de datos independientes de la pesca. Sin embargo, los calamares juegan un papel importante como depredador y presa en las cadenas alimentarias marinas y también se han convertido en un objetivo cada vez más importante para las pesquerías (van der Kooij et al. 2016).

7. CONCLUSIONES

- En un escenario de cambio climático global, el rango geográfico de la especie *Dosidicus gigas* disminuiría y se desplazaría hacia el sureste en el hemisferio sur y hacia el noreste en el hemisferio norte, hacia aguas de menor temperatura.

- La temperatura superficial del mar sería la variable de mayor relevancia en el diagnóstico del hábitat propicio para *Dosidicus gigas*.

- La variación de la abundancia de *Dosidicus gigas* a nivel local estaría principalmente establecida por una dinámica poblacional de carácter endógeno y la temperatura superficial del mar tendría un rol secundario. Sin embargo, la fluctuación de temperatura podría dar luces sobre eventuales cambios ambientales de carácter global y sus consecuencias en un periodo de tiempo menor.

8. REFERENCIAS

Alegre, A., Ménard, F., Tafur, R., Espinoza, P., Argüelles, J., Maehara, V., Flores, O., Simier, M. and Bertrand, A. (2014). Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system. PLoS ONE 9, e85919.

Anderson, C.I.H. and Rodhouse, P.G. (2001). Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. Fisheries Research. 54 (1): 133–143.

André, J., Haddon, M. y Pecl, G. (2010). Modelling climate-change-indiced nonlinear thresholds in cephalopods populations dynamics. Global Change Biology, 16:2866-2875.

Anguita, C., Gelcich, S., Aldana, M., and Pulgar, J. (2020). Exploring the influence of upwelling on the total allowed catch and harvest of a benthic gastropod manager under a territorial user rights for fisheries regime along the Chilean coast. Ocean and coastal Management. 195.

Aravena G, Broitman B, Stenseth, N.C. (2014). Twelve Years of Change in Coastal Upwelling along the Central-Northern Coast of Chile: Spatially Heterogeneous Responses to Climatic Variability. PLoS ONE 9(2): e90276.

Argüelles, J., Tafur, R., Taipe, A., Villegas, P., Keyl, F., Dominguez, N., and Salazar, M. (2008). Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters, 1989–2004. Progress in Oceanography, 79(2-4): 308-312.

Arkhipkin, A., Rodhouse, P., Pierce, G., Sauer, W., Sakai, M., Allcock, L., Arguelles, J., Bower, J., Castillo, G., Ceriola, L. et al. (2015). World Squid Fisheries. Reviews in Fisheries Science & Aquaculture 23: 92–252.

Assis, J., Tyberghein,L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrao, E. and De Clerck, O. (2018). Bio-ORACE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. Global Ecology and biogeography 27(3): 227-284.

Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E., Rothery, P. (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. Nature 432: 100–103.

Bakun, A., Black, B.A., Bograd, S.J., Miller, A.J., Rykaczewski, R.R. and Sydeman, W.J. (2015). Anticipated effects of climate change on coastal upwelling ecosystems. Current Climate Change. Reports. 1, 85–93.

Bazzino Ferreri, G.A. (2009). Calamar gigante (Dosidicus gigas) y cambio climático: adaptaciones y vulnerabilidad, p. 473-482. En: E. Rivera-Arriaga, I. Azuz-Adeath, L. Alpuche Gual y G.J. Villa lobos-Zapata (eds.). Cambio Climático en México un Enfoque Costero-Marino. Universidad Autónoma de Campeche Cetys- Universidad, Gobierno del Estado de Campeche. 944 p.

Belmar, K., González, J., Gálvez, P., Garcés, E., Muñoz, G. y Troncoso, M. (2020). Monitoreo de la pesquería de jibia (*Dosidicus gigas*) en las regiones de Coquimbo, Valparaíso y Biobío, Año 2019 (Informe Técnico Final. Convenio de Desempeño 2019, Subsecretaría de Economía y EMT). Valparaíso, Chile: IFOP.

Berryman, A. and Turchin, P. (2001). Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. OIKOS 92: 265-270.

Borrega, R. y Lavado, J.F. (2016). Influencia del cambio climático en la distribución de los cervunales de la Península Ibérica. En: Tecnologías de la información geográfica en el análisis espacial. Aplicaciones en los sectores público, empresarial y universitario. Autor: Ana Nieto Masot. Ed. Universidad de Extremadura, Grupo de investigación de desarrollo sostenible y planificación territorial. España.

Boyle, PR. and Boletzky, Sv. (1996). Cephalopod populations: definition and dynamics. Philos Trans R Soc Lond B 351: 985–1002

Boyle, P. and Rodhouse, P. (2005). Cephalopods ecology and fisheries. Blackwell Science, Oxford.

Bozinovic, F. and Cavieres, L.A. (2019). La vulnerabilidad de los organismos al cambio climático: rol de la fisiología y la adaptación. Santiago, Chile, Ediciones CAPES-UC.

Brander, K., Blom, G., Borges, M., Erzini, K., Henderson, G, MaccKenzie, B., Mendes, H, Ribeiro, J. and Santos, R. (2003). Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature? ICES Marine Sciences Symposium 219:261–270.

Brochier, T., Lett, C., Fréon, P. (2011). Investigating the “northern Humboldt paradox” from model comparisons of small pelagic fish reproductive strategies in eastern boundary upwelling ecosystems. Fish and Fisheries. 12: 94–109.

Bruno, C., Cornejo, C., Reira, R. and Ibáñez, C. (2021). What is on the menu? Feeding, consumption and cannibalism in exploited stocks of the jumbo squids *Dosidicus gigas* in south-central Chile. Fisheries research 233: 105722.

Caddy, J. and Rodhouse, P. (1998). Cephalopod and groundfish landings: evidence for ecological change in global fisheries? Reviews in Fish Biology and Fisheries, 8(4): 431-444.

Castillo, K., Ibáñez, C., González, C., y Chong, J. (2007). Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1978 en distintas zonas de pesca frente a Chile central durante el otoño de 2004. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42(2): 149-156.

Cahuin, S., Cubillos, L., Níquen, M. and Escribano, R. (2009). Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. Estuarine, Coastal Shelf Science 84:591–597.

Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E. and Niquen, C.M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. Science 299: 217–221.

Chavez, F.P.and Messié, M. (2009). A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. Progress in Oceanography 83 (1-4): 80–96.

Chen, X. J., and Zhao, X. H. (2005). Catch distribution of jumbo flying squid and its relationship with SST in the offshore waters of Chile. Marine Fisheries 27: 173–176.

Chen, X. J., Li, J. H., Yi, Q., Liu, B. L., Yang, M. X., and Lu, H. J. (2012). Preliminary study on fisheries biology of *Dosidicus gigas* in the waters near the equator of eastern Pacific Ocean. Oceanology, Limnology Sin. 43: 1233–1238.

Clarke, R. and Paliza, O. (2000). The Humboldt Current squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). Revista de Biología Marina y Oceanografía, 35(1): 1-39.

Cochrane, K., De Young, C., Soto D. and Bahri, T. (2009). Climate change implications for fisheries and aquaculture, FAO Fisheries and aquaculture technical paper 530: 212.

Csirke, J., Alegre, A., Argüelles, J., Guevara-Carrasco, R., Mariátegui, L., Segura, M., et al. (2015). “Main biological and fishery aspects of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Peruvian Humboldt Current System,” in 3rd meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, Port Vila, Vanuatu (Vol. 28).

Dawe, E. G., Hendrickson, L. C., Colbourne, E. B., Drinkwater, K. F. and Showell, M. A. (2007). Ocean climate effects on the relative abundance of short-finned (*Illex illecebrosus*) and long-finned (*Loligo pealeii*) squid in the northwest Atlantic Ocean. Fisheries Oceanography, 16(4): 303-316.

Doubleday, Z., Prowse, A., Arkhipkin, A., Pierce, G., Semmens, J., Steer. M., Leporati, SC., Lourenco, S., Quetglas, A., Sauer, W. and Gillanders, B. (2016). Global proliferation of cephalopods. Current biology 26: R387-R407.

Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon, S., Karl, T. and Mearns, L. (2000). Climate Extremes: Observations, Modeling and Impacts. Science 289: 2068-2074.

Fang, X., Yu, W., Chen, X. and Zhang, Y. (2021). Response of abundance and sitribution of Humboldt Squid (Dosidicus gigas) to short – lived eddies in the Eastern Equatorial Pacific Ocean from april to june 2017. Frontier in Marine Science 8:1482.

Feng, Z., Yu, W., and Chen, X. (2022). Synchronous spatio-temporal changes in potencial habitats of *Trachurus murphyi* and *Dosidicus gigas* off Chile in relation to regime shift of Pacific Decadal oscillation. Journal Marine Systems. 233.

Gálvez, P., Sateler, J., Olivares, J., Moyano, G., Belmar, K., San Juan, R., Garcés, E., y González, J. (2019). Seguimiento de las Pesquerías Demersales y aguas profundas 2018. Informe Final, Convenio de desempeño 2018. Subsecretaría de Economía y empresas de menor tamaño.

Garrido, S., Silva, A., Marques, V., Figueiredo, I., Bryére, P., Mangin, A., Santos, A.M.P. (2017). Temperature and food-mediated variability of European Atlantic sardine recruitment. Progress in Oceanography 159: 267–275.

Golikov, A., Sabirov, R., Lubin, P. and Jørgensen, L. (2013). Changes in distribution and range structure of Arctic cephalopods due to climatic changes of the last decades. Biodiversity 14: 24–35.

Golikov, A., Sabirov, R., Lubin, P., Jørgensen, L. and Beck, IM. (2014). The northernmost record of *Sepietta oweniana* (Cephalopoda: Sepiolidae) and comments on boreo-subtropical cephalopod species occurrence in the Arctic. Marine Biodiversity Records 7:e58.

Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux, P., O'Reilly, J.E. and Casey, N.W. (2003). Ocean primary production and climate: global decadal changes. Geophysical Research Letters 30 (15): 1809.
Grendi, C., Bustamante, A., Salinas, C. y Cifuentes, U. (2019). Condiciones bio-oceanográficas y evaluación del stock desovante de anchoveta entre la XV y II regiones, 2019. Boletín N°08. Convenio de desempeño 2018, Instituto de Fomento Pesquero.
Halpin, P.M., Strub, P.T., Peterson, W.T. and Baumgartner, T.R. (2004). An overview of interactions among oceanography, marine ecosystems, climatic and human disruptions along the eastern margins of the Pacific Ocean. Revista Chilena de Historia Natural 77: 371–409.
Heneghan R.F, Galbraith E, Blanchard J.L et al (2021). Disentangling diverse response to climate change among global marine ecosystem models. Progress in Oceanography 198: 1020659.
Hollingworth, C. (2000). Ecosystem effects of fishing. ICES Journal Marine Science. 57:465.
Hoving, H., Gilly, W., Markaida, U., Benoit-Bird, K., -Brown, Z., Daniel, P., Field, J.C., Parassenti, L., Liu, B. and Campos, B. (2013). Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. Global Change Biology 19: 2089-2103.
Hu, Z.M., Chen, X.J., Zhou, Y.Q., Qian, W.G., Liu, B.L. (2010). Forecasting fishing ground of Dosidicus gigas based on habitat suitability index off Peru. Acta Oceanology Sin. 32 (5): 67–75.
Ibáñez, C., González, C. and Cubillos, L. (2004). Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. Investigaciones Marinas 32(2): 113-120.
Ibáñez, C., Cubillos, L., Tafur, E., Argüelles, J., Yamashiro, C., and Poulin, E. (2011). Genetic diversity and demographic history of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Humboldt Current System. Marine Ecology Progress Series, 431: 163– 171.
Ibáñez, C.and Ulloa, P. (2014). Fishery development and marketing of squids *Dosidicus gigas* (Cephalopoda, Ommastrepidae) in Chile. Amici Molluscarum 22(2):7-14.
Ibáñez, C., Sepúlveda, R., Ulloa, P., Keyl, F. y Pardo-Gandarillas, M.C. (2015). The biology and the ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean Waters: a review. Latin American Journal of Aquatic Research 43(3): 402-414.
Ibáñez, C., Argüelles, J., Yamashiro, C., Sepúlveda, R., Pardo-Gandarillas, MC. and Keyl, F. (2016). Population dynamics of the squids *Dosidicus gigas* (oegopsida: ommastrephidae) and *Doryteuthis gahi* (myopsida: loliginidae) in northern Peru. Fisheries Research 173: 151–158.
Ibáñez, C., Riera, R., Leite, T., Díaz-Santana-Iturrios, M., Rosa, R. and Pardo-Gandarillas, M.C. (2021). Stomach content analysis in cephalopods: past research, current challenges, and future directions. Reviews in Fish Biology Fisheries 31:505-522.
IPCC (2007). Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
IPCC (2014). Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 págs.
Iriarte, J.L. and González, H.E. (2004). Phytoplankton size structure during and after the 1997/1998 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt Current System. Marine Ecology Progress Series 269: 83–90.
Jackson, G. and Domeier, M. (2003). The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off southern California. Marine Biology 142: 925–935.
Jacobson, L.D., De Oliveira, J.A.A., Barange, M., Félix-Uraga, R., Hunter, J.R., Kim, J.Y., Ñiquen, M., Porteiro, C., Rothschild, B.J., Sanchez, R.P., Serra, R., Uriarte A. and Wada, T. (2001). Surplus production, variability and climate change in the great sardine and anchovy fisheries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 1891–1903.
Jereb, P. and Roper, C. (2010). Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. In: Jereb P, Roper CFE (eds) Myopsid and oegopsid squids, vol 4. FAO Species catalogue for Fishery Purposes, FAO, Rome.
Keyl, F., Argüelles, J., Mariátegui, L., Tafur, R., Wolff, M., and Yamashiro, C. (2008). A hypothesis on range expansion and spatiotemporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean. CalCOFI Reports 49: 119–128.

Keyl, F., Arguelles, J. and Tafur, R. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squids (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis. 2011. ICES journal of Marine Science 68(3):507-518.

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J. M., Hare, S.R., Ottersen, G., Perry, R.I., Roy, C., Van Der Lingen, C.D. and Werner, F. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. Journal of Climate, 19: 5009–5030.

Letelier, J., Pizarro, O. and Núñez, S. (2009). Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. Journal of geophysical research. 114: 1-16.

Li, Y., Gong, Y., Zhang, Y.Y. and Chen, X.J. (2017). Inter-annual variability in trophic patterns of jumbo squid (Dosidicus gigas) off the exclusive economic zone of Peru, implications from stable isotope values in gladius. Fisheries Research 187: 22–30.

López, S., Meléndez, R. and Barría, P. (2009). Feeding of the shortfin mako *Isurus oxyyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamniformes:Lamnidae) in the Southeastern Pacific. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 44(2):439-451.

López, S., Melénez, R. and Barría, P. (2010). Preliminary diet analysis of the clue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 45, S1:745-749.

Lluch-Belda, D., J. M. Crawford, T. Kawasaki, A. D. MacCall, R. H. Parrish, R. H. Schwartzlose y P. E. Smith. (1989). Worldwide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. S. African Journal Marine Science 8: 195-205.

Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C.A. Salinas-Zavala y R. Schwartzlose. (1991). Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California current system. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report 32: 105-111.

Lluch-Belda, D., R. A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock y J. M. Crawford. (1992). Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fisheries Oceanography. 1(4): 339-347.

Mackas, D.L., Strub, P.T., Thomas, A., Montecino, V. (2006). Eastern regional ocean boundaries pan-regional overview. In: Robinson, A.R., Brink, K. (Eds.). The Sea, vol. 14a. Harvard University Press, Cambridge, Massachussetts, 21–60.

McKinnell, S., Brodeur, R., Hanawa, K., Hollowed, A., Polovina, J. and Zhang, C. (2001) Pacific climate variability and marine ecosystem impacts. Program Oceanography 49:1–6.

Markaida, U. and Sosa-Nishizaki, O. (2004). Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. Journal Marine Biology Ass. U.K, 83: 1-16.

McFarlane, G.A., Smith, P.E., Baumgartener, T.R., Hunter, J.R. (2002). Climate variability and Pacific sardine populations and fisheries. American Fisheries Society Symposium 32: 195–214.

Melzner, F., C. Bock and Pörtner H.O. (2006). Critical temperatures in the cephalopod Sepia officinalis investigated using in vivo 31P NMR spectroscopy. Journal of Experimental Biology 209: 891–906.

Montecino, V., Strub, P., Chavez, F., Thomas, A., Tarazona, J., and Baumgartner, T. (2005). Chapter 10 Bio-physical Interactions off Western South America. The Sea. In: Robinson, A.R., Brink, K.H. (Eds.). Harvard University Press, Cambridge,pp. 329–390.

Montecino, V. and Lange, C. (2009). The Humboldt Current System: ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. Progress in Oceanography 83: 65-79.

Moyano, G., Plaza, G., Cerna, F. and Muñoz, A. (2021). Local and global environmental drivers of growth chronologies in a demersal fish in the south-eastern Pacific Ocean. Ecological Indicators 131: 108151.

Nevárez-Martínez, M. O., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, A. Balmori-Ramírez, M. A. Cisneros-Mata and Morales-Azpeitia, R.. (2000). Biomass and distribution of the jumbo squid (Dosidicus gigas d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, Mexico. Fisheries Research 49: 129-140.

Nevárez-Martínez, M., Morales-Bojórquez, E. y Rivera-Parra, G. I. (2008). La pesquería del calamar gigante Dosidicus gigas (d´Orbigny, 1835) del Golfo de California y su relación con la variabilidad ambiental. p. 129 -140. En: Variabilidad Ambiental y Pesquerías de México. López-Martínez. J. (Ed.), Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, México 216 p.

Nigmatullin, C., Nesis, KN. and Arkhipkin, A. (2001). A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fisheries Research 54: 9-19.

Pardo-Gandarillas, M., Duarte, F., Chong, J. y Ibáñez, C. (2007). Dieta de tiburones juveniles *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) en la zona litoral centro-sur de Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42(3): 365-369.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. and Torres, F. Jr. (1998) Fishing down marine food webs. Science 279:860–863.

Pauly, D. and Cheung, W. (2017). Sound physiological knowledge and principles in modelling shrinking of fishes under climate change. Global Change Biology 24:e15–e26.

Payá, I. (2019). Correlations between environmental variability and abundance, availability, individual size and body condition of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*). SPRFMO. 7th Meeting of The Scientific Committee. La Havana.

Pecl, G. and Jackson, G. (2008). The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. Reviews in Fish Biology Fisheries 18:373-385.

Perry, R. and Ommer, R. (2003) Scale issues in marine ecosystems and human interactions. Fisheries Oceanography 12: 513-522.

Perry, A., Low, P., Ellis, J. and Reynolds, J. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science magazine, 308: 1912-1914.

Pierce, G., Valavanis, V., Guerra, A., Jereb, P., Orsi-Relini, L., Bellido, J., Katara, I., Piatkowski, U., Pereira, J., Balguerias, E., et al. (2008). A review of cephalopod–environment interactions in European Seas. Hydrobiologia, 612: 49–70.

Phillips, S., Dudik, M., Schapire, R. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. ICML´04: Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning.

Phillips, S., Anderson, R. and Schapire, R. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231–259.

Portner, H. O. (1994). Coordination of metabolism, acid-base regulation and haemocyanin function in cephalopods. In Portner, H. O., R. K. O'Dor & D. L. Macmillan (eds), Physiology of Cephalopod Molluscs: Lifestyle and Performance Adaptations. Gordon & Breach, Basel: 131–148.

Poulin, E., Palma, A.T., Leiva, G., Hernández, E., Martínez, P., Navarrete, S.A. y Castilla, J.C. (2002b). Temporal and spatial variation in the distribution of epineustonic competent larvae of *Concholepas concholepas* along the central coast of Chile. Marine Ecology Progress Series 229: 95–104.

Poulin, E., Palma, A.T., Leiva, G., Narváez, D., Pacheco, R., Navarrete, S.A. y Castilla, J.C. (2002a). Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: the case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. Limnology and Oceanography 47: 1248–1255.

Ramos, J., Pecl, G., Moltschaniwskyj, N.A., Strugnell, J., León, R. and Semmens, J. (2014). Body size, growth and life span: Implications for the Polewards Range Shift of *Octopus tetricus* in south-eastern Australia. Plos One 9(8):e103480.

Rijnsdorp, A., Peck, M., Engelhard, G., Möllmann, C. and Pinnegar. J. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. ICES Journal of Marine Science, 66: 1570–1583.

Robinson, C. J., Gómez-Gutiérrez, J., and de León,D. A. S. (2013). Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll a (1998–2012). Fisheries Research, 137: 97–103.

Rodhouse, P., and Nigmatullin, C. (1996). Role as Consumers. Philosophical Transactions: Biological Sciences, 351(1343): 1003-1022.

Rodhouse, P. (2013). Role of squid in the Southern Ocean pelagic ecosystem and the possible consequences of climate change. DeepSea Res. Pt. II: 95: 129–138.

Rosa, R. and Seibel, B. (2008). Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105: 20776-20780.

Rosa, R. and Seibel, B. (2010). Metabolic physiology of the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*: implications for vertical migration in a pronounced oxygen minimum zone. Progress in Oceanography 86: 72-80.

Ruiz-Cooley, R.I., Balance, L.T. and McCarthy, M.D. (2013). Range expantion of the jumbo squid in the NE Pacific: δ15N decrypts multiple origins, migration and habitat use. PLoS ONE 8:e59651

Santillán Rodríguez, V., Chacón, G. (2013). Aplicación de sistemas de información geográfica (SIG) para la elaboración de modelos zoogeográficos: un estudio de caso. Universidad del Azuay. pp. 31-39.

Santos, A.M.P., Nieblas, A.E., Verley, P., Teles-Machado, A., Bonhommeau, S., Lett, C., Garrido, S., Peliz, A. (2018). Sardine (Sardina pilchardus) larval dispersal in the Iberian upwelling system, using coupled biophysical techniques. Program in Oceanography 162: 83–97.

Sarmiento, J.L., Slater, R., Barber, R., Bopp, L., Doney, S.C., Hirst, A.C., Kleypas, J., Matear, R., Mikolajewicz, U., Monfray, P., Orr, J., Soldatov, V., Spall, S.A. and Stouffer, R. (2005). Response of ocean ecosystems to climate warming. Global Biogeochemical Cycles 18: 23 pp.

Schmittner, A. (2005). Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. Nature 434, 628–633.

Seibel, B., Häfker, N., Trübenbach, K., Zhang, J., Tessier, S., Pörtner, H., Rosa, R. and Storey, K. (2014). Metabolic suppression during protracted exposure to hypoxia in the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, living in an oxygen minimum zone. Journal of Experimental Biology 217: 2555-2568.

Stewart, J., Hazen, E., Bograd, S., Byrnes, J., Foley, D., Gilly, W., Robinson, B., and Field, J. (2014). Combined climate and prey mediated range expansión of Humboldt squids (*Dosidicus gigas*), a large marine predator in the California Current System. Global Change Biology 20(6):1832-1843.

Sunday, J., Pecl, G., frusher, S., Hobday, A., Hill, N., Holbrook, N., Edgar, G., Stuart-Smith, R., Barrett, N., Wernberg, T., et al. (2015). Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. Ecology Letters 18(9):944-953.

Taipe, A., Yamashiro, C., Mariategui, L., Rojas, P. y Roque, C. (2001). Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the peruvian coast between 1991 and 1999. Fisheries Research 54(1):21-32.

Teixeira, C.M., Gamito, R., Leitao, F., Murta, A.G., Cabral, H.N., Erzini, K. and Costa, M.J. (2016). Environmental influence on commercial fishery landings of small pelagic fish in Portugal. Regional environmental change 16: 709–716.

Thiel, M., Macaya, E., Acuña, E., Arntz, W., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P., Castilla, JC. Castro, L., Cortés, M., et al (2007). The Humboldt current system of northern and central Chile oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. Oceanography and marine biology: an annual review 45: 195–344.

Thompson, R.M., Beardall, J., Beringer, J., Grace, M. and Sardina, P. (2013). Means and extremes: Building variability into community-level climate change experiments. Ecology Letters 16: 799–806.

Tian, Y. (2007). Long-tem changes in the relative abundance and distribution of spear squid, Loligo bleekeri, in relation to sea water temperature in the south-western Japan Sea during the last three decades. GIS/Spatial Annual Fisheries Aquatic Science 3, 27–46.

Tian, Y. (2009). Interannual–interdecadal variations of spear squid Loligo bleekeri abundance in the southwestern Japan Sea during 1975–2006: Impact of the trawl fishing and recommendations for management under the different climate regimes. Fisheries Research 100:78–85.

Van der Kooij, J., Engelhard, G. and Righton, D. (2016). Climate change and squid range expansion in the North Sea. Journal of biogeography 43: 2285-2298.

Wang, J.T., Gao, F., Lei, L., Guan, W.J., Zhou, J.W., Ye, S.J., Chen, X.J. (2014). Modeling of fishing grounds for *Dosidicus gigas* based on BP neural network in southeast Pacific. Marine Fisheries 36 (2): 131–137

Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O and Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. Nature 416: 389–395.

Wieters, E.A., Kaplan, D.M., Navarrete, S.A., Sotomayor, A., Largier, J., Nielsen, K.J. and Véliz, F. (2003). Alongshore and temporal variability in chlorophyll a concentration in Chilean nearshore waters. Marine Ecology Progress Series 249: 93–105.

Wolff, E., Fung, I., Hoskins, B., Mitchell, JFB, Santer, B., Shepherd, J., Shine, K., Solomon, S., Trenberth, K., Walsh, J., and Wuebbles, D. (2020). Climate Change: Evidence & Causes update 2020. The Royal Society & US Academy of Sciences.

Wood, C. and McDonald, D. (1997). Eds., Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish (Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1997).

Xavier, J., Allcock, L., Cherel, Y., Lipinski, M., Gomes-Pereira, J., Pierce, G., Rodhouse, P., Rosa, R., Shea, L., Strugnell, J., et al. (2014). Future challenges in cephalopod research. Journal of the marine biological association of the U K 95: 999–1015.

Xavier, J., Peck, L., Fretwell, P. and Turner, J. (2016). Climate change and polar range expansions: could cuttlefish cross the artic?. Marine biology 163:178.

Yáñez, E., Barbieri, M.A., Silva, C., Nieto, K., and Espíndola, F. (2001). Climate variability and pelagic fisheries in Northern Chile. Progress in Oceanography 49:581–596.

Yáñez, E., Barbieri, MA., Ponce, F., Donoso, M., Canales, C., Toro, R. and Acevedo, J. (2003). Monitoreo y evaluación de la pesquería chilena de pez espada. In: Yánez E (ed). Actividad Pesquera y de Acuicultura en Chile, pp. 143-156. Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.

Yáñez, E., Plaza, F., Sanchez, F., Silva, C., Barbieri, M.A. y Bohm, G. (2017). Modelling climate change impacts on anchovy and sardine landings in northern Chile using ANNs. Latin American Journal of Aquatic Research 45(4): 675-689.

Yi, Q., Chen, X.J., Yu, W., Liu, B.L., Li, J.H., Fang, Z. (20. A comparison of habitat of *Dosidicus gigas* in the fishing ground off Chile and Peru based on information gain technique. Journal Shanghai Ocean University 23 (2): 272–278.

Yu, W., Yi, Q., Chen, X. and Chen, Y. (2016). Modelling the effects of climate variability on habitat suitability of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, in the Southeast Pacific Ocean off Peru. ICES Journal of Marine Science, 73(2): 239–249.

Yu, W. and Chen, X. (2018). Ocean warming-induced range-shifting of potential habitat for jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean off Peru. Fisheries Research 204:137–146.

Yu, W., Wen, J., Chen, X. Gong, Y. and liu, B. (2021). Trans-pacific multidecadal changes of habitat patterns of two squid species. Fisheries Research 233:105762.

Zeidberg, L.D. and Robison, B.H. (2007). Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. Proceedings of the National Academy if Sciences 104:12948–12950.

Zajac, Z., Stith, B., Bowling, A., Langtimm, C.A. and Swain, E. (2015). Evaluation of habitat suitability index models by global sensitivity and uncertainty analyses: a case study for submerged aquatic vegetation. Ecology Evolution 5(13): 2503–2517.

9. ANEXOS

Bibliografía utilizada para seleccionar los datos de presencia de *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico.

Alegre, A., Ménard, F., Tafur, R., Espinoza, P., Argüelles, J., Maehara, V., Flores, O., Simier, M. and Bertrand, A. (2014). Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system. PLoS ONE 9, e85919.

Argüelles, J., Lorrain, A., Cherel, Y., Graco, M., Tafur, R., Alegre, A., Espinoza, P., Taipe, A., Ayón, P. and Bertrand, A. (2012). Tracking habitat and resource use for the jumbo squid Dosidicus gigas: a stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. Marine Biology 159:2015-2116.

Camarillo-Coop, S., Salinas-Zavala, C., Manzano-Sarabia, M. and Aragón-Noriega, E. (2010). Presence of Dosidicus gigas paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1-8.

Camarillo-Coop, S., Salinas-Zavala, C., Lavaniegos, B. and Marakida, U. (2013). Food in early life stages of Dosidicus gigas (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1-8.

Chen, X., Li, J., Liu, B., Chen, Y., Li, G., Fang, Z. and Tian, S. (2013). Age, growth and Population structure of jumbo flying squid, Dosidicus gigas, off the Costa Rica Dome. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 93(2):567-573.

Gong, Y., Li, Y., Chen, X., Gao, X. and Chen, L. (2018). Gladius growth pattern and increment of jumbo squid (Dosidicus gigas) in the tropical Pacific Ocean. Aquaculture and Fisheries 3:156-162.

Gong, Y., Wang, Y., Chen, L., Li, Y., Chen, X. and Liu, B. (2021). Microplastics in different tissues of a pelagic squid (Dosidicus gigas) in the northern Humboldt Current ecosystem. Marine Pollution Bulletin 169:112509.

Hoving, H., Gilly, W., Markaida, U., Benoit-Bird, K., -Brown, Z., Daniel, P., Field, J.C., Parassenti, L., Liu, B. and Campos, B. (2013). Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. Glob. Chang. Biol. 19: 2089-2103.

Ibáñez, C., Sepúlveda, R., Ulloa, P., Keyl, F. y Pardo-Gandarillas, M.C. (2015). The biology and the ecology of the jumbo squid Dosidicus gigas (Cephalopoda) in Chilean Waters: a review. Lat. Am. J. Aquat. Res 43(3): 402-414.

Ibáñez, C. and Cubillos, L. (2007). Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid Dosidicus gigas (d'Orbigny, 1835) off central-south Chile. Scientia marina 71(1):123-128.

Ibarra-García, L., Camarillo-Coop, S. and Salinas-Zavala, C. (2014). Cannibalism assessment of jumbo squid Dosidicus gigas from the Gulf of California. Hidrobiología 24(1):51-56.

Li, Y., Gong, Y., Zhang, Y.Y., Chen, X.J. (2017). Inter-annual variability in trophic patterns of jumbo squid (Dosidicus gigas) off the exclusive economic zone of Peru, implications from stable isotope values in gladius. Fish. Res. 187, 22–30.

Liu, B., Chen, X., Lu, H., Chen, Y. and Qian, W. (2010). Fishery biology of the jumbo flying squid Dosidicus gigas off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. Scientia Marina 74(4):687-695.

Liu, B., Chen, X., Chen, Y., Lu, H. and Qian, W. (2011). Trace elements in the statoliths of jumbo flying squid off the Exclusive Economic Zones of Chile and Peru. Marine Ecology Progress Series 429:93-101.

Liu, B., Chen, X. and Yi, Q. (2011). A comparison of fishery biology of jumbo flying squid, Dosidicus gigas outside three Exclusive Economic Zones in the Eastern Pacific Ocean. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 31(3):523-533.

Liu, B., Chen, X., Chen, Y. and Tian, S. (2013). Geographic variation in statolith trace elements of the Humboldt squid, Dosidicus gigas, in high seas of Eastern Pacific Ocean. Marine Biology 160:2853-2862.

Liu, B., Xu, W., Chen, X., Huan, M. and Liu, N. (2020). Ontogenetic shifts in trophic geography of jumbo squid, Dosidicus gigas, inferred from stable isotopes in eye lens. Fisheries Research 226:105507.

Mejía-Rebollo, A., Salinas-Zavala, C., Quiñonez-Velásquez, C. and Markaida, U. (2008). Age, growth and maturity of jumbo squid (Dosidicus gigas d'orbigny, 1835) off the western coast of the Baja California Peninsula. CalCOFI 49.

Miller, T., Bosley, K., Shibata, J., Brodeur, R., Omori, K. and Emmett, R. (2013). Contribution of prey to Humboldt squid Dosidicus gigas in the northern California Current, revealed by stable isotope analyses. Mar Ecol Prog Ser 477:123-134.

Rosas Luis, R. (2007). Descripción de la alimentación del calamar gigante Dosidicus gigas d´orbigny, 1835 en la costa occidental de la peninsula de Baja California. Tesis de Master en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 84 pp.

Ruiz-Cooley, R.I., Villa, E. and Gould, W. Ontogenetic variation of δ13C and δ15N recorded in the gladius of the jumbo squid Dosidicus gigas: geographic differences. Mar Ecol Prog Ser 399: 187-198.

Ruiz-Cooley, R.I., Balance, L.T. and McCarthy, M.D. (2013). Range expantion of the jumbo squid in the NE Pacific: δ15N decrypts multiple origins, migration and habitat use. PLoS ONE 8:e59651.

Shukhgalter, O. and Nigmatullin, C. (2001). Parasitic helminths of jumbo squid Dosidicus gigas (Cephalopoda: Ommastrephidae) in open waters of the central east Pacific. Fisheries Research 54: 95-110.
Staaf, D., Ruiz-Cooley, R.I. Elliger, C., Lebaric, Z., Campos, B., Markaida, U. and Gilly, W. Ommastrephid squids Sthenoteuthis oualaniensis and Dosidicus gigas in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures. Mar Ecol Prog Ser 418: 165-178.
Stewart, J., Hazen, E., Bograd, S., Byrnes, J., Foley, D., Gilly, W., Robinson, B., and Field, J. (2014). Combined climate and prey mediated range expansión of Humboldt squids (*Dosidicus gigas*), a large marine predator in the California Current System. Global Change Biology.
Xu, W., Chen, X., Liu, B., Chen, Y., Huan, M., Liu, N. and Lin, J. (2019). Inter-individual variation in trophic history of Dosidicus gigas, as indicated by stable isotopes in eye lenses. Aquaculture and Fisheries 4:261-267.
Waluda, C., Yamashiro, C. and Rodhoouse, P. (2006). Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for Dosidicus gigas in the Peru Current: An analysis of remotely sensed data. Fisheries Research 79:56-63.