



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

**VARIACIÓN DE ESTRATEGIAS NUTRICIONALES DE ESPECIES  
SIMPÁTRICAS DE LOBOS MARINOS RESIDENTES EN EL PERÚ EN RELACIÓN  
A FACTORES CLIMÁTICOS**

**VARIATION OF NUTRITIONAL STRATEGIES OF SYMPATRIC SPECIES OF  
RESIDENT PINNIPEDS IN PERU IN RELATION TO CLIMATIC FACTORS**

PROYECTO DE INVESTIGACIÓN

**AUTORA**

MARIA FERNANDA VELA HUAMAN

**ASESORA**

SUSANA CARDENAS ALAYZA

**LIMA-PERÚ**

2023

**ASESORA DE TRABAJO DE INVESTIGACIÓN**

**ASESORA**

Dra. [Susana Cardenas Alayza](#)

ORCID: 0000-0002-8828-9552

## **Variación de estrategias nutricionales de especies simpátricas de lobos marinos residentes en el Perú en relación a factores climáticos**

En el Perú, habitan dos especies de lobos marinos: *Arctocephalus australis* (lobo marino fino) y *Otaria byronia* (lobo marino chusco). Estas dos especies, en algunos sitios a lo largo de su distribución, pueden coexistir de manera simpátrica gracias a mecanismos de segregación trófica tales como la partición de recursos, y áreas y horarios de alimentación diferenciados. El consumo de diferentes abundancias relativas de las mismas presas podría implicar estrategias nutricionales distintas. Sin embargo, la disponibilidad de las presas del Sistema de la Corriente de Humboldt podría ser afectada por el cambio climático expresado por olas de calor marinas y los recurrentes fenómenos de El Niño-Oscilación del Sur intensificados por el creciente calentamiento global. Por ello, la hipótesis del presente estudio postula que la variación en la disponibilidad de presas a causa del calentamiento del océano desencadenará estrés nutricional en las especies simpátricas de lobos marinos en Perú. Con el fin de evaluar la hipótesis del estudio, se plantea primero evaluar la calidad nutricional de la dieta de los lobos marinos a partir de la estimación del aporte calórico de nutrientes (lípidos, proteínas). Para realizarlo se deberá primero identificar otolitos de peces, picos de cefalópodos y cefalotórax de crustáceos en las muestras fecales de lobos marinos colectadas (durante fases frías y cálidas) y se calculará el aporte diferencial energético en base a la frecuencia de aparición de las partes duras según el tipo de presa consumida. Luego de haber calculado el aporte energético, se estimará la variación en base a un modelo predictivo de disponibilidad de presas de acuerdo a escenarios climáticos. Con esta información se construirá una matriz que permita evaluar la variación calórica y de composición de nutrientes disponibles para ambas especies de lobo marino según el escenario climático. Entender la variación del aporte energético disponible durante fases cálidas y frías aplicado a modelos climáticos predictivos permitirá conocer las posibles respuestas de los depredadores al calentamiento global.

### **Estado del arte**

#### **1. Estrategias de forrajeo de los lobos marinos y su relación con la calidad nutricional**

Los lobos marinos que coexisten en simpatría, como es el caso de las especies estudiadas *Arctocephalus australis* y *Otaria byronia*, emplean estrategias que les permiten utilizar los mismos recursos y área geográfica para desarrollarse sin incrementar la competencia entre ambas especies. Esta estrategia, denominada

como partición de recursos, se da debido a variaciones en el consumo de presas y el uso de hábitats dentro de la misma zona geográfica. En los siguientes párrafos se ejemplifica cómo esta estrategia es aplicada por los lobos marinos en nuestro territorio

Los lobos marinos en Perú se alimentan principalmente de tres presas: múnida (*Pleuroncodes monodon*), cefalópodos y peces pero en diferentes proporciones. El lobo fino tiene como componente principal de su dieta a los peces ( $\approx 57\%$ ), siendo la anchoveta (*Engraulis ringens*) el mayor pez consumido, y cefalópodos ( $\approx 31\%$ ); caso contrario al lobo chusco quien tiene como componente principal a la munida ( $\approx 92\%$ ) (1).

En el estudio de Denuncio et al. (2021) se hipotetiza que las diferencias en la proporción consumida entre los lobos marinos simpátricos residentes en el Perú influyen en el aporte energético y calidad nutricional que les brinda cada presa. Según Denuncio et al. (2021) presas con mayor abundancia de proteínas y lípidos brindan más energía al lobo marino y son más beneficiosas energéticamente; como es el caso de la anchoveta, presa alta en contenido proteico. Además, la preferencia de los lobos marinos por presas específicas depende de sus requerimientos energéticos tales como mayor desplazamiento, mayor profundidad de buceo, entre otros comportamientos (2).

Para evitar la competencia interespecífica e intraespecífica se da la diferenciación de áreas de alimentación. A pesar de que existe una superposición de las zonas de alimentación, los lobos marinos muestran mecanismos de segregación espacial, incluso entre machos y hembras de la misma especie (2,3,4). Ambos sexos en lobo chusco utilizan un área total más extendida respecto al área del lobo fino. Por ejemplo, existe una diferencia de más de 5000 km entre el área utilizada por hembras del lobo chusco ( $14\,450.21\text{ km}^2$ ) y las hembras del lobo fino ( $9166.06\text{ km}^2$ ) (3). Además del área, también hay variaciones en el tiempo de desplazamiento al buscar alimento. Los machos de lobo fino realizan viajes de 8 días aproximadamente y recorren 298.03 km mientras que los lobos chuscos machos realizan viajes de 2 días aproximadamente para recorrer 178.52 km (3).

Caso similar al que ocurre con la diferenciación de las áreas de alimentación, existe una diferenciación de horarios de alimentación y estas pueden variar a nivel intra e interespecífico. Las hembras del lobo fino tienen preferencia por forrajear en horarios de poca luz (de madrugada o de anochecida) y las hembras de lobo chusco

forrajean en horarios de luz (desde que amanece hasta que anochece) mostrando un patrón invertido entre ambas especies, demostrando segregación en los horarios de alimentación (3).

## 2. Generalidades de los factores climáticos

El Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), el ecosistema marino que contempla la mayor parte del mar peruano se basa en un sistema de afloramiento costero o también conocido como sistema de surgencia, proceso el cual trae aguas frías ricas en nutrientes hacia la capa superficial (zona fótica) para dar inicio a redes tróficas productivas (5). Este sistema tiene efectos en los procesos biológicos como la estimulación de la biomasa de plancton (6) y en los procesos químicos, conocidos como ciclos biogeoquímicos, relacionados con la exportación de materia orgánica que se disuelve y acumula en los sedimentos marinos (7)

El SCH se ve afectado por diversos factores climáticos que pueden alterar la red trófica. La variabilidad climática tiene un efecto en los ciclos biogeoquímicos afectando la disponibilidad de nutrientes y, por ende, afectando la distribución y calidad de las presas de los lobos marinos (7).

A continuación, presentaremos tres factores climáticos que servirán en este estudio para evaluar cómo afectan a la disponibilidad de presas y en consecuencia, estrés nutricional en los lobos marinos residentes en el Perú.

El primero, es un fenómeno frecuente en la región que afecta a nivel oceánico y atmosférico, el Niño Oscilación Sur (ENOS). Este fenómeno tiene tres fases: El Niño que es una fase cálida, La Niña que es una fase fría y la fase neutral (8). El Niño, fase en la cual nos centraremos en el estudio, se refiere al calentamiento de la superficie del océano (9,10). Durante esta fase, disminuye la productividad del ecosistema marino afectando la red trófica.

Otro factor climático influyente son las olas de calor marinas que ocurren cuando se calientan grandes masas de agua y aumenta la presión oceánica causando una reducción del oxígeno en la capa superficial del océano (11,12). A diferencia del ENOS, las olas de calor marinas duran periodos más cortos, de entre 10 a 40 días (13).

El último factor a considerar es el calentamiento global, este fenómeno hace referencia al aumento de temperaturas y cambios a nivel climatológico como alteraciones en la circulación de vientos e incidencia de precipitaciones que se ven influenciadas por el aumento de la acumulación de gases de efecto invernadero y procesos naturales (14). El calentamiento global causa un aumento del nivel del mar, alterando los hábitats de las especies de los ecosistemas marinos e incrementando la temperatura del océano en la capa superficial (entre 2-4°C) (15) y modificando el hábitat donde se distribuyen las especies (causando efectos negativos en la biodiversidad) (16).

Según datos del IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), organización mundial encargada de realizar reportes del cambio climático, se proyecta que el efecto calentamiento global aumentará en los próximos años y esto influenciará negativamente a los factores climáticos como ENOS y las olas de calor marinas (17). Por tanto, los factores climáticos pueden relacionarse agravando los impactos que estos generan: las olas de calor marinas, a causa del calentamiento global, pueden aumentar su duración, frecuencia e intensidad (13).

### **3. Efecto de las variables ambientales en las estrategias de forrajeo de los lobos marinos**

Los lobos marinos se ven afectados por las variaciones en su ecosistema y como este altera la distribución de sus presas. Un estudio realizado en depredadores superiores, concluyó que las especies que experimentan los efectos de las olas de calor marinas pierden sus hábitats y aumentan sus desplazamientos en busca de zonas donde existan condiciones preferidas por las presas (18). Sin embargo, hasta la fecha, no se ha relacionado cómo los efectos de la variación en los factores climáticos en el SCH (El Niño, las olas de calor marinas y el calentamiento global a causa del cambio climático) afectan la disponibilidad de aporte energético de las presas disponibles en el futuro para depredadores superiores marinos. Tampoco se han realizado proyecciones de los impactos del cambio climático con enfoque en consumidores terciarios, los cuales son claves dentro de la red trófica para mantener el equilibrio de los ecosistemas marinos. Para explorar ello, primero se debe conocer cómo cada especie presa se ajusta a los cambios ambientales adoptando diferentes estrategias de supervivencia. A continuación, se presentan algunas de las evidencias disponibles sobre las principales presas documentadas que forman parte

importante de la dieta de los lobos marinos en Perú: la múnida, la anchoveta peruana y los calamares.

La múnida (*Pleuroncodes monodon*) es reconocido como un indicador de aguas frías costeras ya que las condiciones costeras frías favorecen la densidad de este crustáceo (19). Por ello, esta especie es negativamente afectada por el ENOS y tiene diferentes estrategias reproductivas frente a las variaciones de temperatura. Durante épocas calientes (i.e., El Niño) se produce un gran número de huevos de pequeño tamaño, mientras que lo contrario ocurre en época de aguas frías (La Niña) donde se producen pocos huevos de gran tamaño (20). En condiciones cálidas, si bien se registra desovamiento, se sabe por estudios experimentales que el contenido lipídico de las larvas disminuye a medida que se restringe el alimento (21).

Otra presa importante del lobo marino es la anchoveta (*Engraulis ringens*). Debido a que esta es una especie de pez de interés comercial para nuestro país y con un alto índice de abundancia en el SCH, se ha estudiado con mayor énfasis el efecto del cambio climático sobre ella. Oliveros-Ramos et al. (2023) utilizaron modelos acoplados (22,23) para analizar los impactos de diversos escenarios de emisiones de carbono (RCP) y los efectos proyectados del cambio climático en la futura población de la anchoveta (23). Se proyecta que para todos los escenarios analizados (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.5) la biomasa de la anchoveta disminuirá por debajo del límite del punto de referencia biológico (4 a 6 millones de toneladas métricas (23), demostrándose una futura tendencia negativa en la biomasa de este recurso hidrobiológico. Para un mejor análisis el estudio agrupó los escenarios en dos trayectorias: pesimista y optimista. La trayectoria optimista predice que habrá una reducción en la biomasa de la anchoveta a una tasa de 14% por década, sin cambios en la distribución espacial. Mientras que, en la trayectoria pesimista, la reducción de la biomasa es de un 22% por década y con tendencia a la extinción hacia el año 2060 (23).

La reducción de la biomasa de población de la anchoveta no será el único efecto pronosticado, se espera también una reducción del hábitat para esta especie. Se pronostica que la anchoveta tendrá que realizar un desplazamiento hacia zonas más costeras y debido a las condiciones cálidas allí encontradas ocurrirá una disminución de la calidad nutricional del pez (23).

Otro factor que está relacionado con la calidad nutricional es el desarrollo larval del individuo ya que afecta directamente al contenido proteico. En un experimento controlado en laboratorio con larvas de anchoveta (*Engraulis encrasicolus*) se concluyó que las larvas no soportan regímenes de inanición por más de 6 días ya que progresivamente disminuye el contenido proteico del individuo impidiendo que se sigan desarrollando y mueren. Esto a su vez afecta el índice de reclutamiento, proporción de larvas que sobreviven el estadio y se convierten en anchoveta adultos (24).

La última presa a estudiar son los cefalópodos, debido a que existe un vacío de conocimiento acerca de qué especies son consumidas por los lobos marinos en el Perú, solo podemos presentar los efectos del cambio climático a nivel de orden Teuthida (calamares). En un meta análisis enfocado en cefalópodos, se demostró que el efecto del calentamiento de los océanos puede afectar negativamente sus tasas de supervivencia, tiempo de desarrollo y generar un estrés metabólico (25). Además, simulaciones de viabilidad poblacional en calamares evaluaron que las causas principales de mortalidad durante el estadio larval son la falta de alimento y la depredación (26). Estas aumentan considerablemente cuando hay limitación en la disponibilidad de nutrientes, lo cual se exagera en periodos cálidos en el SCH reduciendo así el reclutamiento de la población de adultos reproductores (26).

Por otro lado, las variaciones de temperatura en el océano tienen efectos directos en la zona mínima de oxígeno haciendo que varíe y se pierda oxígeno en las capas superficiales del océano, esto reduce considerablemente el área habitable para algunas especies (ej. anchoveta y calamar) y los obliga a desplazarse buscando zonas donde existan las condiciones mínimas para sobrevivir (% de oxígeno, alimento disponible, entre otros factores) (27) o mueran por no soportar las condiciones del medio que anteriormente habitaban (no se desplazan o encuentran nuevas zonas habitables) (9,18). En el caso de la múnida, ésta puede adaptarse a las condiciones del medio por lo que su biomasa no se ve afectada debido a estos factores (20), esta especie puede soportar condiciones de hipoxia a lo largo de la columna de agua. Sin embargo, esto tiene efectos en el contenido lipídico absorbido durante su etapa larval (menor % de proteína absorbida en condiciones de hipoxia respecto a condiciones normales) por lo que se puede decir que esta especie puede sobrevivir en condiciones alteradas pero su calidad nutricional se ve afectada (24).

En resumen, los efectos observados, a causa de los factores climáticos, que comparten las tres presas estudiadas son la depredación de larvas, reducción en el



reclutamiento de adultos reproductores, disminución de la biomasa, y pérdida de hábitat, generalmente asociado a la reducción del espacio habitable que cumple con las condiciones para la sobrevivencia y reproducción (23-26).

#### **4. Antecedentes y alcances de la proyección climática sobre las presas**

La proyección climática es una herramienta que se viene usando desde la década de 1970 para poder analizar las variaciones del clima y tiene como propósito recrear escenarios futuros con el fin de ser utilizados como base para la toma de decisiones en torno a la mitigación o adaptación al cambio climático (29,30). El modelado climático correlaciona datos espaciales y variables ambientales, que varían de acuerdo al modelo respecto a la resolución de los datos espaciales tales como la convección atmosférica, temperatura superficial del mar, salinidad del mar, entre otros factores para predecir sus posibles efectos en las condiciones de vida (28-30). Si este modelado se relaciona con el ambiente marino se puede predecir los efectos que tendrá a nivel de red trófica en los ecosistemas acuáticos (28).

Los modelos de distribución de especies son ampliamente utilizados para medir el efecto de las variables ambientales sobre estas y recientemente se están aplicando también para medir el efecto del cambio climático en la distribución de especies (31). Sin embargo, la limitación de estos modelos recae en que la data biológica usada está limitada a la distribución de la especie y variación de abundancia y no considera relaciones más complejas en el ecosistema como competencia inter e intraespecífica, canibalismo, mortalidad natural, entre otros, lo que puede resultar en predicciones erradas y sobre estimar o desestimar los efectos en la distribución de especies (31).

Es por eso que este estudio plantea utilizar una combinación de modelos para poder generar las proyecciones a futuro, empezando desde un modelo general de circulación (GCM) el cual proveerá de información acerca de los procesos físicos de la atmósfera, océano y la tierra mostrando el efecto del cambio climático. Luego se empleará un modelo climático (IPSL) y biogeoquímico (PISCES) a escala regional donde se pueda evaluar las características específicas del SCH, tales como los nutrientes y la zona mínima de oxígeno (23). Debido a que los modelos previamente mencionados tienen una amplia resolución (global), se deberá hacer un re escalado

para obtener una mejor proyección de las zonas costeras a lo largo del SCH (22) con el modelo CROCO-PISCES. Finalmente, se utilizará un modelo trófico multiespecífico, OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine Ecosystems), para poder evaluar el efecto en la biomasa de las presas elegidas (múnida, cefalópodos y anchoveta) y su relación con la red trófica (depredador/presa), además de considerar el ciclo de vida de cada especie (condición que no se consideran en un modelo de distribución de especies) (22).

### **Estrategia de abordaje**

Para abordar el problema previamente mencionado se plantea primero, acceder a una base de datos de composición de la dieta de los lobos marinos en Perú en las décadas de los 1980s, 1990s, 2000s, y 2020s. Se seleccionarán las fechas del estudio para poder asociar las diferencias de biomasa a las fases frías (El Niño) y fases cálidas (La Niña). Luego, se calculará el aporte energético para cada periodo y presa de lobo marino a partir de data histórica proveniente del IMARPE utilizando índices reproductivos (i.e. índice gonadosomático) y mediante el análisis de contenido de grasa. Finalmente, se utilizará una combinación de modelos para construir un modelo predictivo de disponibilidad de presas: un modelo general de circulación (GFDL-ESM2M), un modelo Climático (IPSL-CM5A), un modelo físico-biogeoquímico re escalado (CROCO-PISCES) y un modelo trófico multiespecies (OSMOSE).

Este nuevo modelo permitirá construir una matriz del aporte energético disponible de las presas para así evaluar el panorama nutricional de ambas especies de lobo marino afectados por factores climáticos: El Niño, olas de calor y calentamiento global.

### **Referencias bibliográficas**

1. Cárdenas-Alayza S, Torres DA, Gutiérrez D, Tremblay Y. Resource partitioning as a mechanism for trophic segregation in sympatric otariids from the productive upwelling Peruvian Humboldt Current System. *Austral Ecol.* 2022;47(4):775–90
2. Denuncio P, Gana JCM, Giardino GV, Rodríguez DH, Machovsky-Capuska GE. Prey composition and nutritional strategies in two sympatric pinnipeds. *J Exp Mar Bio Ecol.* 2021;545.

3. Cárdenas-Alayza S, Adkesson MJ, Gutiérrez D, Demarcq H, Tremblay Y. Strategies for segregation during foraging in sympatric otariids of the Peruvian upwelling Humboldt Current System. *Mar Ecol Prog Ser.*2022;702:153–70
4. Cárdenas-Alayza S, Adkesson MJ, Edwards MR, Hirons AC, Gutiérrez D, Tremblay Y, Franco-Trecu V. Sympatric otariids increase trophic segregation in response to warming ocean conditions in Peruvian Humboldt Current System. *PLoS One.* 2022;17(8).
5. Hammond ML, Jebri F, Srokosz M, Popova E. Automated detection of coastal upwelling in the Western Indian Ocean: Towards an operational “Upwelling Watch” system. *Front Mar Sci.* 2022;9.
6. Moreno AR, Martiny AC. Ecological Stoichiometry of Ocean Plankton. *Annu Rev Mar Sci.* 3 de enero de 2018;10(1):43-69.
7. Hedges JI. Global biogeochemical cycles: progress and problems. *Mar Chem.* 1992;39(1-3):67-93.
8. El Niño-Southern Oscillation and Tropical/Extratropical Interactions [Internet]. IPCC. [cited 2023 Sep 10]. Available from: [https://archive.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/ar4/wg1/en/ch3s3-6-2.html](https://archive.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/ch3s3-6-2.html)
9. Gutiérrez D, Bertrand A, Wosnitza-Mendo C, Dewitte B, Purca S, Peña C, Chaigneau A, Tam J, Graco M, Echevin V, Grados C, Fréon P, Guevara-Carrasco R. Sensitivity of the Peruvian upwelling system to climate change and ecological implications. *RPGA.* 2011. 3:1-24
10. Carstensen D, Laudien J, Sielfeld W, Oliva ME, Arntz WE. Early larval development of *Onchocerca* response to El Niño temperature and salinity conditions. *J Shellfish Res.* 2010;29(2):361-8.
11. Wyatt AM, Resplandy L, Marchetti A. Ecosystem impacts of marine heat waves in the northeast Pacific. *Biogeosciences.* 2022;19(24):5689–705
12. Pietri A, Colas F, Mogollon R, Tam J, Gutierrez D. Marine heatwaves in the Humboldt current system: from 5-day localized warming to year-long El Niños. *Sci Rep.* 2021;11(1)
13. Carrasco D, Pizarro O, Jacques-Coper M, Narváez DA. Main drivers of marine heat waves in the eastern South Pacific. *Front Mar Sci.*2023;10.
14. Belic D. Global warming and greenhouse gases. *Facta Univ Ser.* 2006;4(1):45-55.
15. Bernal PA. Consequences of global change for oceans: A review. *Clim Chang.* 1991;18(2-3):339-59.
16. Fields PA, Graham JB, Rosenblatt RH, Somero GN. Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends Ecol Amp Evol.* 1993;8(10):361-7.

17. IPCC, 2023: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 1-34, doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001
18. Welch H, Savoca MS, Brodie S, Jacox MG, Muhling BA, Clay TA, Cimino MA, Benson SR, Block BA, Conners MG, Costa DP, Jordan FD, Leising AW, Mikles CS, Palacios DM, Scott A, Thorne LH, Watson JT, Holser RR, Dewitt L, Bograd SJ, Hazen EL. Impacts of marine heatwaves on top predator distributions are variable but predictable. *Nat Commun.* 2023;14(1).
19. Informe de las Condiciones Oceanográficas y Biológicas Pesqueras Diciembre 2018 [Internet]. IMARPE. [citado 2023 Nov 29]. Disponible en: [http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/informes/imarpe\\_gti\\_mens\\_diciembre2018.pdf](http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/informes/imarpe_gti_mens_diciembre2018.pdf)
20. Flores A, Wiff R, Ahumada M, Queirolo D, Apablaza P. Coping with El Niño: phenotypic flexibility of reproductive traits in red squat lobster determines recruitment success. *ICES J Mar Sci.* 2021;78(10):3709–23
21. Espinoza C, Guzmán F, Bascur M, Urzúa Á. Effect of starvation on the nutritional condition of early zoea larvae of the red squat lobster *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Munididae). *Invertebr Reprod Amp Dev.* 2 de abril de 2016;60(2):152-60.
22. Morell A, Shin YJ, Barrier N, Travers-Trolet M, Halouani G, Ernande B. Bioen-OSMOSE: A bioenergetic marine ecosystem model with physiological response to temperature and oxygen. *Prog Oceanogr.* 2023:103064.
23. Oliveros-Ramos R, Shin Y-J. Future climate change impacts on anchoveta (*Engraulis ringens*) in the Northern Peru Current Ecosystem. *bioRxiv.* 2023
24. Yandi I, Altinok I. Irreversible starvation using RNA/DNA on lab-grown larval anchovy, *Engraulis encrasicolus*, and evaluating starvation in the field-caught larval cohort. *Fish Res.* Mayo de 2018;201:32-7.
25. Borges FO, Sampaio E, Santos CP, Rosa R. Climate-change impacts on cephalopods: A meta-analysis. *Integr Comp Biol.* 2023;0:1–26
26. Sinerchia M, Field AJ, Woods JD, Vallerga S, Hinsley WR. Using an individual-based model with four trophic levels to model the effect of predation and competition on squid recruitment. *ICES J Mar Sci.* 18 de diciembre de 2011;69(3):439-47.
27. Sims DW, Genner MJ, Southward AJ, Hawkins SJ. Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proc R Soc Lond Ser B.* 2001;268(1485):2607-11.
28. Stock CA, Alexander MA, Bond NA, Brander KM, Cheung WW, Curchitser EN, Delworth TL, Dunne JP, Griffies SM, Haltuch MA, Hare JA, Hollowed AB, Lehodey P,

- Levin SA, Link JS, Rose KA, Rykaczewski RR, Sarmiento JL, Stouffer RJ, Schwing FB, Vecchi GA, Werner FE. On the use of IPCC-class models to assess the impact of climate on Living Marine Resources. *Prog Oceanogr.* 2011;88(1-4):1-27.
29. Dowlatabadi H, Morgan MG. Integrated assessment of climate change. *Science.* 1993;259(5103):1813-932.
30. Moullec F, Barrier N, Drira S, Guilhaumon F, Hattab T, Peck MA, Shin YJ. Using species distribution models only may underestimate climate change impacts on future marine biodiversity. *Ecol Model.* 2022;464:1-11.
31. Miller J. Species Distribution Modeling. *Geogr Compass.* 2010;4(6):490-509.