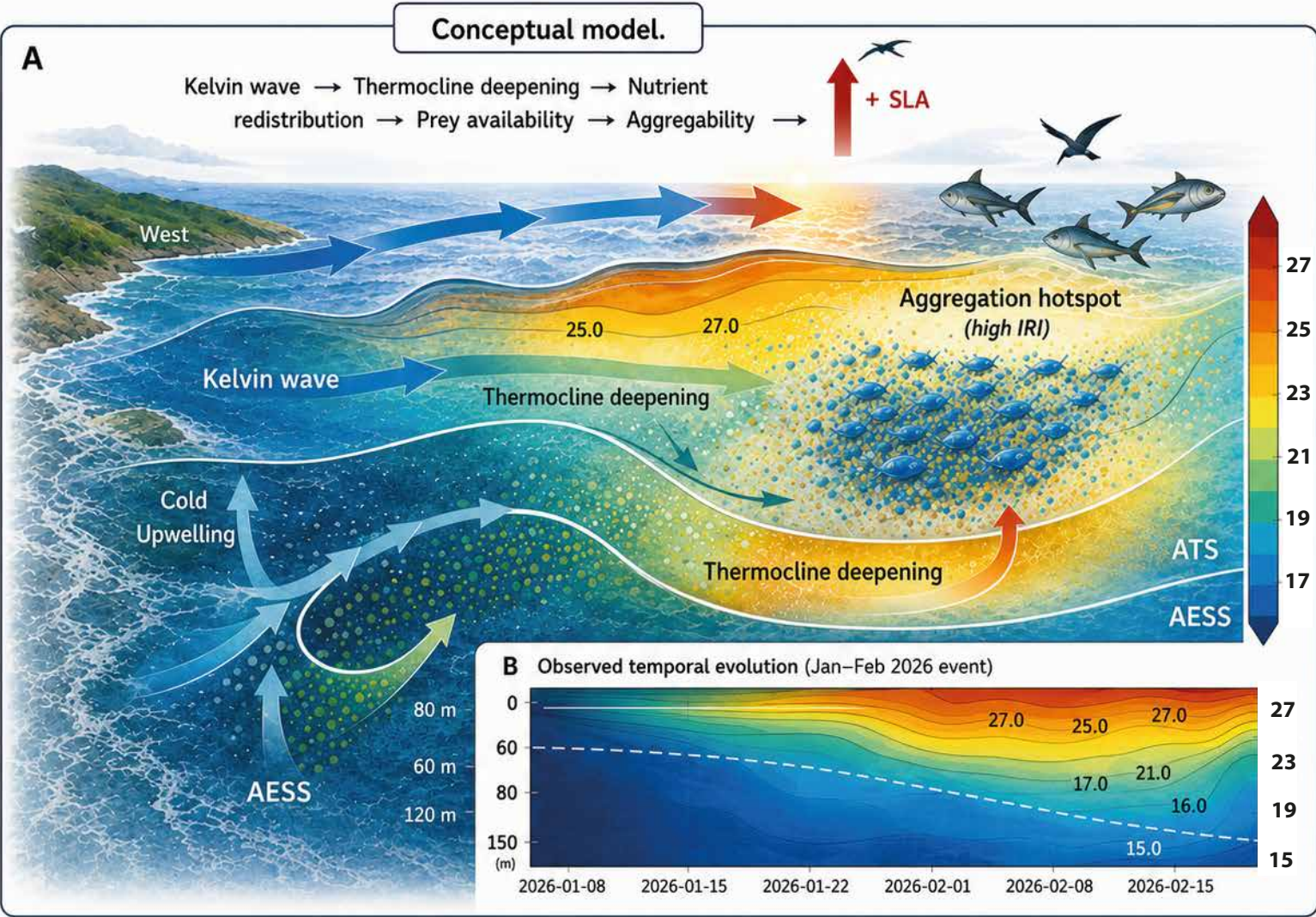
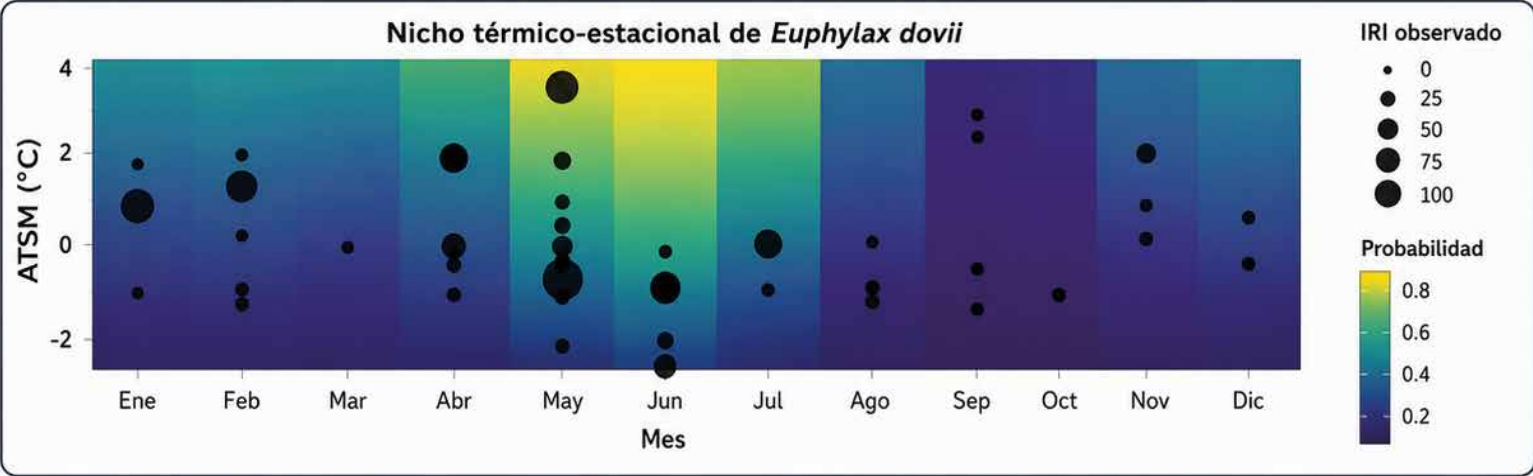


CONTROLES OCEANOGRÁFICOS DE AGREGACIONES MASIVAS EN *EUPHYLAX DOVII*: EVIDENCIA DE DINÁMICAS DEPENDIENTES DEL RÉGIMEN Y FORZAMIENTO REMOTO POR ONDAS DE KELVIN ECUATORIALES

INFO-EF-2026-002



A. Kelvin wave → Thermocline deepening → Nutrient redistribution → Prey availability → Aggregation



Controles oceanográficos de agregaciones masivas en *Euphyllax dovii*: evidencia de dinámicas dependientes del régimen y forzamiento remoto por ondas de Kelvin ecuatoriales

Telmo de la Cuadra¹, Patricia Macías¹, Kevin Tapia¹ y Julio Prado¹

¹ Instituto Público de Investigación de Acuicultura y Pesca, tdelacuadra@institutopesca.gob.ec, pmacias@institutopesca.gob.ec, ktapia@institutopesca.gob.ec y jprado@institutopesca.gob.ec

RESUMEN

Se han reportado eventos de agregación masiva del cangrejo pelágico *Euphyllax dovii* en las aguas costeras del Pacífico tropical oriental; sin embargo, los factores ambientales que influyen en su ocurrencia aún no se comprenden completamente. Este estudio analiza las condiciones oceanográficas asociadas con eventos de agregación históricos a lo largo de la costa ecuatoriana, utilizando un marco multivariado que integra la temperatura superficial del mar (TSM), las anomalías de temperatura (ATSM) y la precipitación, junto con un Índice de Importancia Relativa (IRI) estandarizado. Se aplicaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM) y Análisis de Componentes Principales (PCA) para evaluar la relación entre la variabilidad ambiental y la intensidad de la agregación.

Los resultados indican que los eventos de agregación presentan un patrón estacional débil y una señal térmica moderada, con una respuesta no lineal a las anomalías de temperatura. La mayoría de los valores altos de IRI se concentraron entre mayo y julio, coincidiendo con la intensificación estacional de la productividad costera. Sin embargo, un evento significativo observado durante enero-febrero de 2026 sugiere la presencia de una ventana de agregación secundaria no directamente vinculada a la estacionalidad local. Este evento se interpreta como una respuesta a forzamientos oceanográficos remotos, probablemente asociados con la propagación de ondas Kelvin ecuatoriales de hundimiento, que inducen anomalías positivas del nivel del mar, profundizan la termoclina y potencian el acoplamiento vertical entre las masas de agua superficiales y subsuperficiales, promoviendo incrementos transitorios en la disponibilidad de nutrientes y recursos tróficos.

El análisis multivariado reveló que los eventos de agregación de alta intensidad ocurren bajo configuraciones ambientales distintas ubicadas en la periferia del estado medio del sistema, lo que respalda la existencia de respuestas ecológicas no lineales a la variabilidad ambiental. Estos hallazgos son consistentes con un marco de agregación dependiente del régimen, en el que la intensidad de la agregación se desencadena bajo estados oceanográficos específicos en lugar de a lo largo de gradientes ambientales continuos. Además, el uso del hábitat por parte de la especie puede interpretarse como dependiente del estado (o condición en que se encuentre la especie), donde la ocupación de ambientes pelágico-costeros depende de la configuración dinámica del sistema oceanográfico, y condiciones locales similares pueden dar lugar a respuestas ecológicas contrastantes según el contexto ambiental más amplio.

En general, los resultados resaltan la importancia de integrar mecanismos de forzamiento locales y remotos, así como enfoques no lineales y multivariados, para mejorar la comprensión y predicción de la dinámica de agregación en sistemas marinos altamente variables. Estos hallazgos proporcionan una base científica para el desarrollo de indicadores de alerta temprana dentro de marcos oceanográficos operacionales, como el Sistema de Alerta, Predicción y Observación (SAPO), contribuyendo a un mejor monitoreo y gestión de la variabilidad de los ecosistemas en escenarios impulsados por el cambio climático.

Palabras claves: *Euphyllax dovii*, agregaciones masivas, variabilidad térmica del mar, Ondas Kelvin Ecuatoriales, Productividad Costera.



INTRODUCCIÓN

Las agregaciones de organismos marinos pelágicos son eventos observados, que se definen como el agrupamiento temporal de organismos con alguna finalidad biológica: reproductiva, alimenticia, migración, entre otras; que son influenciados por condiciones climáticas predecibles o de otro origen (Ritz et al., 2011; Hearn et al., 2020). Son una respuesta evolutiva donde los invertebrados se adaptan para maximizar su éxito reproductivo y de supervivencia (Molloy et al. 2012). Para el caso concreto de los crustáceos decápodos, dichas agregaciones son esporádicas, pueden ocurrir por diversas razones y, en algunos casos, sus causas son poco conocidas (Hearn et al., 2020).

La especie *Euphyllax dovii* (jaiba mora) ha sido encontrada anteriormente en el Pacífico tropical oriental desde Bahía de Manzanillo (México) hasta Talcahuano (Chile), en aguas costeras y oceánicas hasta 120°O al oeste, incluyendo las islas de Galápagos (Ecuador), Malpelo (Colombia) e Isla del Coco (Costa Rica) (Garth y Stevenson, 1966; Jerde, 1970).

El primer registro formal de agregación masiva de *Euphyllax dovii* se puede encontrar en Garth (1946), trabajo que hace referencia a un evento frente a la isla del Coco ocurrido en 1938, en el cual los pescadores utilizaron dicho organismo como cebo para la pesquería de atunes; indicando que éstos llegan hasta las islas Galápagos durante el fenómeno de El Niño, movidos por la corriente cálida proveniente de Panamá.

Posteriormente Garth (1948) registró entre el 23 al 25 de marzo de 1941 una agregación en la superficie, cerca de la isla Malpelo, Colombia, mencionando que el agua se encontraba en completa calma, sin viento; donde capturó dos ejemplares, junto con peces y otros organismos, para realizar el registro formal.

Jiménez & Martínez (1982) registraron un evento en la costa norte de Ecuador, ocurrido en 1981, señalando que la captura total obtenida, estuvo compuesta en un 89% por *E. dovii*, y que la temporada de pesca podría haber estado influenciada por efectos de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO). Hearn et al. (2020), observaron una agregación de *E. dovii* en la isla del Coco, Costa Rica, en mayo de 2015, compuesta de ejemplares de ambos sexos, pero no de hembras ovígeras.

Martínez (1983) registró la presencia de esta especie durante casi todos los meses del año en los que se realizaron cruceros de investigación. El autor señalaba que, en ese entonces, se consideraba a este organismo como un indicador del Fenómeno de "El Niño"; sin embargo, entre diciembre de 1983 y principios de 1984, es decir, en ausencia de dicho fenómeno, se detectó una proliferación masiva en las costas del Ecuador.

El *Euphyllax dovii* puede ser muy abundante y dominar la comunidad bentónica a lo largo del lecho marino a poca profundidad en algunas zonas, por ejemplo, la plataforma continental frente a Colombia (Norse y Estevez, 1977). En esta región, constituye una parte importante de la dieta de especies de peces comerciales en el Pacífico Oriental, como el atún aleta amarilla, llegando a representar hasta el 25 % del volumen del contenido estomacal en algunos casos (Juhle, 1953; Perrin, Warner, Fiscus y Holts, 1970). La especie presenta fototropismo positivo y cumple un ciclo migratorio circadiano, durante el día se alimenta en la columna de agua y en la noche se resguarda en la plataforma continental (Garth & Stephenson, 1966).

Se ha observado que la *Euphyllax dovii* realiza movimientos horizontales diarios, especialmente durante la noche, para buscar alimento o refugio. Estos movimientos pudieran ser influenciados por factores como la marea, las corrientes y la disponibilidad de alimento. En algunas áreas se ha observado que este organismo realiza migraciones horizontales estacionales, probablemente relacionadas con la búsqueda de hábitats adecuados para la reproducción o la alimentación.

Norse & Fox-Norse (1977), señalaron que la fijación de los huevos realizada por las hembras grávidas, ha representado un problema importante en la evolución de los crustáceos decápodos, y los dos géneros de cangrejos portúnidos observados hasta aquel momento, no pueden fijar sus huevos a menos que las hembras puedan enterrarlos parcialmente en sedimentos blandos.

Esto sugiere que las hembras de *E. dovii* apareadas deben migrar a aguas poco profundas de la plataforma continental para encontrar los sedimentos necesarios para el desove. El alto costo energético de nadar mientras se transportan los huevos y la presencia de abundante alimento para las larvas serían factores que favorecen la permanencia de las hembras en aguas de la plataforma continental hasta que se completa la eclosión.

En general, la aparición de agregaciones masivas de *Euphyllax dovii* se ha asociado previamente con condiciones oceanográficas anómalamente cálidas en el Pacífico tropical oriental, particularmente durante el inicio de los eventos de El Niño, cuando la columna de agua se vuelve más homogénea y la estructura de la termoclina se debilita (Hearn et al., 2020). Aunque ningún estudio directo ha vinculado explícitamente estas agregaciones con las ondas de Kelvin ecuatoriales, los patrones observados son consistentes con los efectos físicos conocidos de estas ondas, que modulan el nivel del mar, la estratificación y la dinámica de nutrientes en toda la región.

Dichos procesos pueden generar reorganizaciones físicas de las masas de agua y redistribución trófica, lo que podría desencadenar un comportamiento de agregación oportunista. Además, dada la naturaleza pelágica de la especie y su asociación con la disponibilidad de alimento (Norse y Fox-Norse, 1977), es probable que estas agregaciones representen puntos críticos localizados de biomasa que pueden desempeñar un papel significativo en las redes tróficas pelágicas, actuando como campos de presas para niveles tróficos superiores, incluidos los peces pelágicos y otros depredadores marinos.

El objetivo del presente estudio fue describir la ocurrencia previa de sucesos de agregación de *E. dovii*, y analizar potenciales factores que habrían ocasionado el evento de enero-febrero de 2026 frente a las costas continentales de Ecuador.

METODOLOGÍA

Para poder entender la interacción entre la jaiba mora (*Euphyllax dovii*), su papel en el ecosistema, y los motivos que provocaron las agregaciones de dicho organismo frente a las costas de Ecuador durante el primer trimestre del 2026, se realizó una adaptación del Índice de Importancia Relativa (IRI); el cual fue propuesto originalmente para integrar componentes numéricos, volumétricos y de frecuencia de ocurrencia (Hart et al., 2002). El presente estudio, fue ajustado a la naturaleza heterogénea e histórica de la información disponible, ya que los datos pesqueros utilizados provienen de múltiples campañas y diferentes fuentes de información (cruceros de investigación, registros artesanales y observaciones cualitativas), abarcando distintas escalas temporales, áreas y artes de pesca, lo que impidió la aplicación directa del IRI clásico basado en número de individuos. En consecuencia, el componente numérico fue reemplazado por la captura por unidad de esfuerzo (CPUE, $\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$), utilizada como medida estandarizada de abundancia relativa, mientras que el componente volumétrico (%V) se incorporó únicamente cuando fue explícitamente reportado como porcentaje de la captura total en cada campaña.

El Índice de Importancia Relativa (IRI) fue calculado como:

$$\text{IRI} = (\% \text{CPUE} + \% \text{V}) \times \% \text{F}$$

donde %CPUE representa la contribución porcentual de la captura por unidad de esfuerzo de cada evento respecto al total de CPUE cuantitativos registrados en el conjunto del estudio, excluyendo explícitamente registros de ausencia y presencias sin cuantificación. El componente volumétrico (%V) fue incorporado únicamente cuando dicha información estuvo disponible; en ausencia de este dato se asignó un valor nulo, evitando la introducción de supuestos no verificables que pudieran generar sobreestimaciones en el índice (Chang et al., 2025).

La frecuencia porcentual de ocurrencia (%F) fue calculada como la proporción de eventos con presencia confirmada de la especie respecto al total de eventos analizados. Este valor fue aplicado de manera constante a todos los registros con presencia, mientras que los eventos de ausencia mantuvieron un valor de IRI igual a cero.

Los registros cualitativos de presencia sin información cuantitativa de captura no fueron transformados en valores mínimos artificiales de CPUE, con el fin de evitar la introducción de datos arbitrarios y la doble contabilización de la ocurrencia dentro del índice. En estos casos, la presencia de la especie quedó representada exclusivamente a través del componente de frecuencia (%F), en coherencia con el diseño conceptual del IRI, que distingue entre la magnitud de la captura y la regularidad de ocurrencia.

Finalmente, los valores de IRI fueron normalizados en una escala de 0 a 100 respecto al valor máximo observado, lo que permitió facilitar su interpretación y establecer categorías comparativas de importancia relativa dentro del conjunto de registros analizados. (tabla 1).

Tabla 1. Categorías basadas en el Índice de Importancia Relativa (IRI)

Categoría de importancia relativa	Valor IRI
Ausente	0
Insignificante	$0 < IRI < 25$
Significante	$25 \leq IRI < 50$
Abundante	$50 \leq IRI < 75$
Muy abundante	$IRI \geq 75$

Este enfoque metodológico reconoce explícitamente las limitaciones inherentes a la integración de información histórica proveniente de distintas fuentes, escalas y metodologías de muestreo, pero permite una síntesis cuantitativa coherente y conservadora de la importancia relativa de la especie en el área de estudio. De esta manera, el IRI adaptado constituye una herramienta robusta para evaluar patrones generales de importancia ecológica y pesquera de la jaiba mora, evitando la sobreinterpretación de registros cualitativos y manteniendo la trazabilidad y transparencia de los supuestos adoptados.

- Para trabajar la componente ambiental se utilizó cuatro fuentes de información diferente. Para el cálculo de las masas de agua se utilizaron datos de temperatura y salinidad del programa Variabilidad Climática del Instituto Público de Investigación de Acuicultura y Pesca (IPIAP). La temperatura superficial del mar (TSM) corresponde a datos mensuales ubicados en el Set de Datos ubicado en el servidor “ERDAS” de Hadley Centre Sea Ice and Sea Surface Temperature (erdHadISST) descargado a través del Programa de la National Oceanic and Atmospheric Administration de NOAA CoastWatch; mientras que la TSM de los años 2025 a 2026 fue tomada del modelo global cmems_mod_glo_phy-thetao_anfc del servicio operativo europeo de observación y monitoreo del océano (Copernicus Marine Service). Los datos de precipitaciones fueron proporcionados por el Instituto de Meteorología e Hidrología (INAMHI), y corresponden a series de tiempo mensual registradas en los aeropuertos de Guayaquil y Manta.

La composición porcentual de las masas de agua fue obtenida por medio del triángulo de mezcla (Mamayev, 1975), utilizando los índices definidos por Cucalón (1983) y De la Cuadra & Prado (en prensa).

La construcción del modelo GAM se hizo utilizando los principios y recomendaciones señalados en Wood (2025). Los datos de ingreso al modelo estuvieron limitados a las ocasiones en las que se reportó la presencia de *Euphyllax dovii* (jaiba mora). Los valores exactamente iguales (repetidos) tanto en el Índice Relativo de Importancia (IRI) como en los datos de temperatura superficial del mar y anomalías, fueron suprimidos de la base de datos construida para este análisis, para evitar la pseudoreplicación estadística. En consecuencia, los datos utilizados en el modelo corresponden a 63 registros de los cuales solo hubo 10 eventos de agregación masiva.

RESULTADOS

Al analizar la Temperatura Superficial del Mar (TSM) de forma histórica, se observó que la jaiba mora fue registrada a lo largo de un rango relativamente amplio de temperaturas, tanto en fases de incremento como de disminución térmica a lo largo del tiempo (Figura 1). Por otro lado, el análisis temporal del Índice de Importancia Relativa (IRI) en relación con las anomalías térmicas superficiales mostró que la presencia y la importancia relativa de la jaiba mora no se restringen exclusivamente a periodos de anomalías positivas.

En particular, en la Zona Sur se registraron múltiples eventos de presencia de la especie durante fases caracterizadas por anomalías térmicas negativas, lo que indica que la ocurrencia de la jaiba mora no responde de manera lineal a las desviaciones térmicas superficiales respecto a la climatología mensual (Figura 1, paneles superior izquierdo y superior derecho).

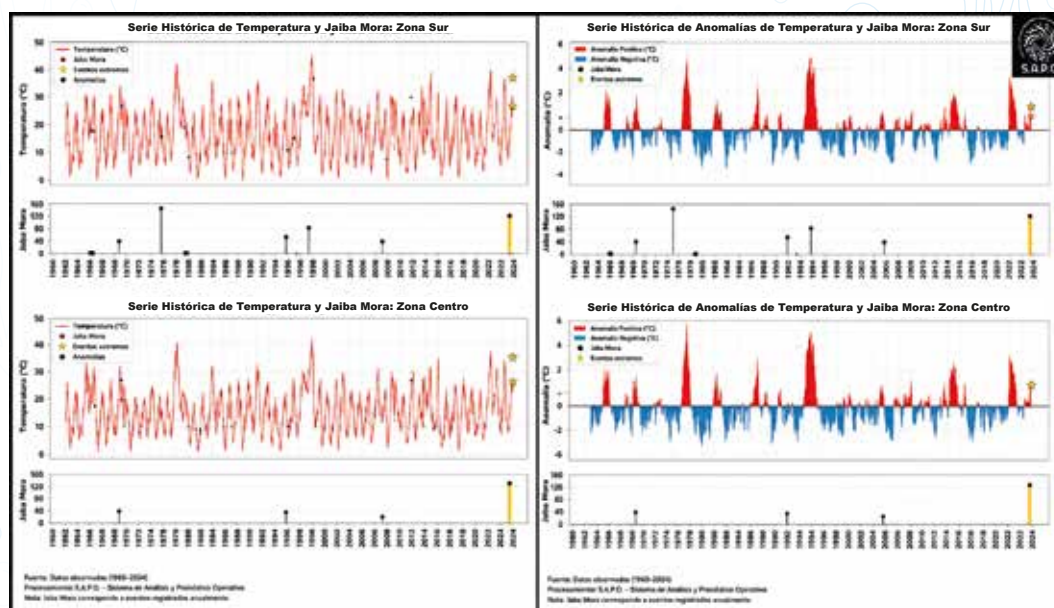


Figura 1. Series de Tiempo de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y su anomalía (ATSM), junto con eventos de aparición de la jaiba mora (*E. Dovii*).

RELACIÓN *E.DOVII* Y EL AMBIENTE

Al correlacionar las diferentes series de tiempo disponibles encontramos: (1) IRI vs TSM, las agregaciones de *E. dovii* podrían ser más probables en aguas más cálidas, pero la relación no es fuerte; (2) cuando la temperatura está por encima de lo normal (anomalía positiva), el IRI aumenta; (3) IRI vs PrecGquil, la línea es completamente horizontal, lo que indica que no hay relación aparente entre la precipitación en Guayaquil y el IRI; y (4) la pendiente de la relación precipitación en Manta es ligeramente positiva, pero la incertidumbre es muy grande (banda gris), por lo tanto no se puede concluir una relación clara (Figura 2). En consecuencia, las agregaciones del *Euphyllax dovii* estarían más asociadas a condiciones oceanográficas cálidas y anomalías térmicas, mientras que la precipitación continental parece tener poca influencia directa.

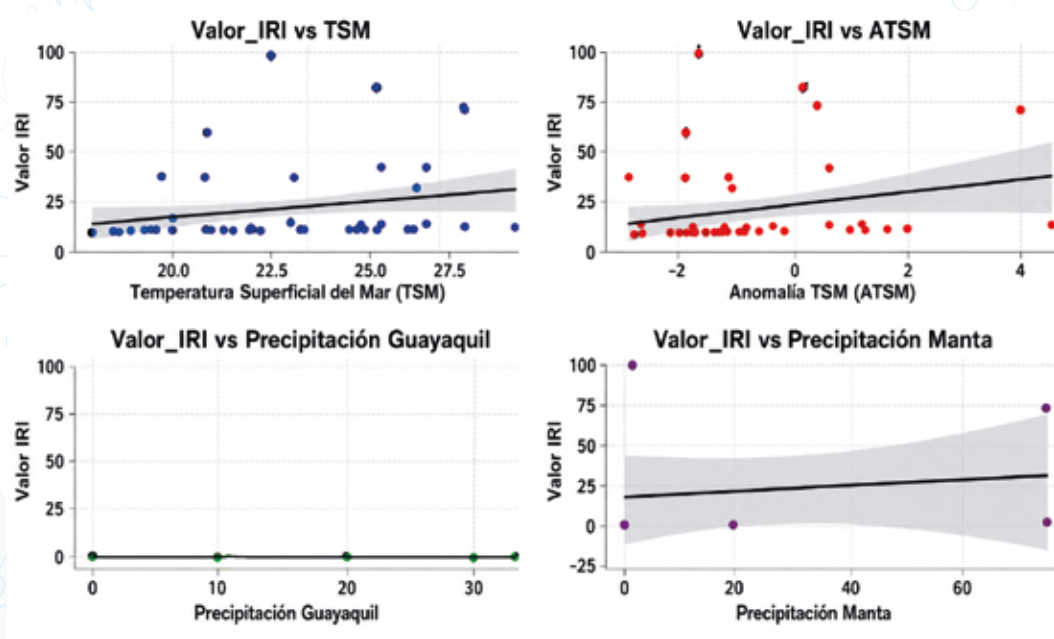


Figura 2. Relación entre el índice de Importancia Relativa (IRI) y parámetros ambientales como la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y la precipitación.

APARICIÓN DE *E.DOVII* DURANTE ENERO-FEBRERO 2026

El *Euphylax dovii* (jaiba mora), es una especie oportunista pelágica que puede ser encontrada en la columna de agua y en el fondo. Por dicha característica es frecuentemente asociada con frentes térmicos, zonas de mezcla, filamentos de surgencia y convergencias superficiales; es decir que responde a procesos dinámicos del océano. En el Pacífico oriental suele aparecer en aguas con productividad intermedia, frentes entre el Agua Tropical Superficial (ATS) y el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), zonas con zooplancton abundante; por ello se esperaría que la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y Anomalía de Temperatura Superficial del Mar (ATSM), expliquen solo parte del patrón. Como oportunista pelágico puede desplazarse rápidamente respondiendo a eventos de mesoescala como remolinos, ondas Kelvin, pulsos de surgencia e intrusión de masas de agua.

Un análisis de masas de agua, determinó un cambio en su estructura, Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS) ingresando con fuerza a fines de diciembre 2025, así como un reemplazo del Agua de la Cuenca Colombiana (ACC) por Agua Tropical Superficial (ATS) (Figura 3).

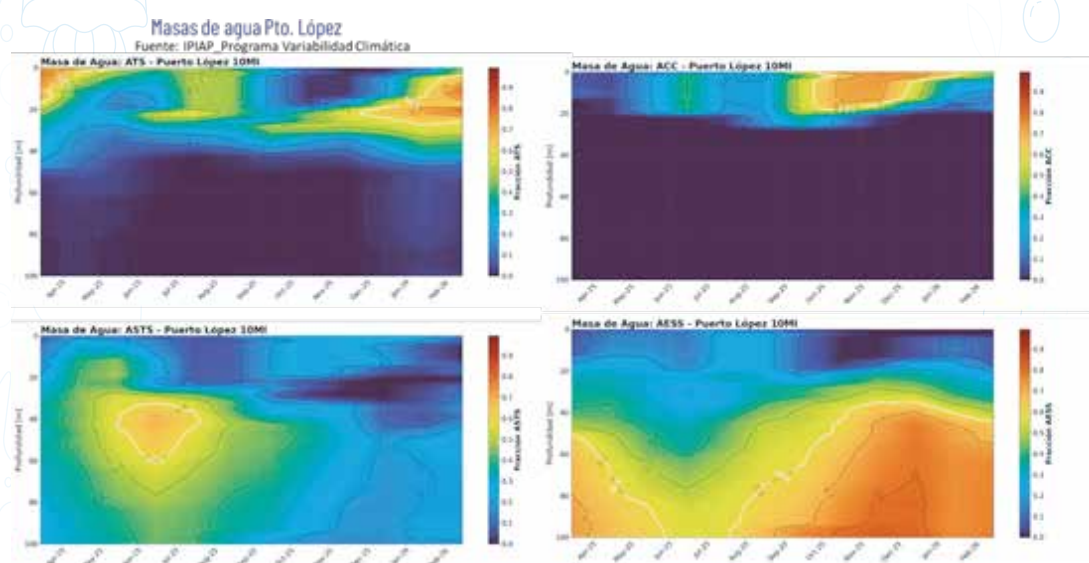


Figura 3. Distribución de las Masas de Agua. Se observa el incremento del AESS a nivel subsuperficial y el cambio de dominancia de ATS en la superficie (IPIAP, 2026).

A partir del 08 de febrero de 2026, un pulso de onda Kelvin alcanzó las costas Sudamericanas. Dicha onda profundizó la estructura térmica subsuperficial frente al Ecuador, particularmente la base de la termoclina (la isoterma de 15°C), reduciendo la estratificación vertical subsuperficial, pero levantó la isoterma de 20°C, y con ello comprimió las isotermas cálidas ocasionando una estratificación superficial más fuerte, creando una posible ventana ecológica de redistribución de nutrientes en la capa subsuperficial (Figura 4).

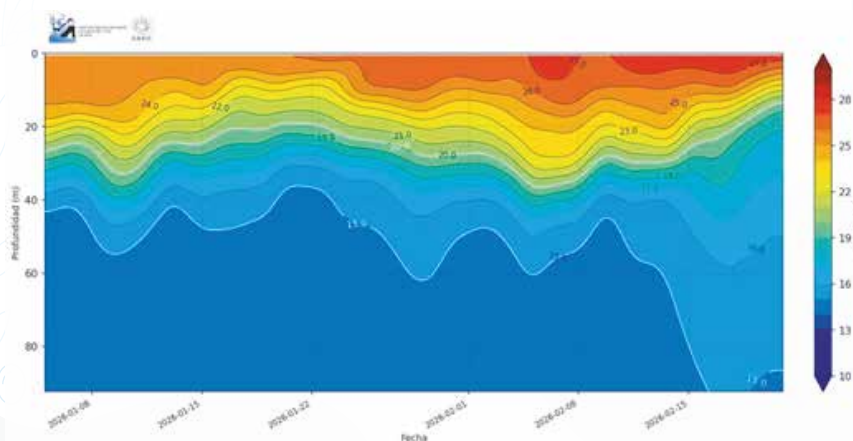


Figura 4. Diagrama Hovmöller de la temperatura del mar frente al Ecuador. La profundización de la isoterma de 15°C delata el paso de la onda Kelvin (IPIAP, 2026).

MODELO GAM

Con la finalidad de explicar la Variabilidad del índice de Importancia Relativa (IRI) de la Jaiba mora (*Euphyllax dovii*) en función de las condiciones oceanográficas, se utilizó un modelo aditivo generalizado (GAM; Hastie y Tibshirani 1986, 1990), el cual es un modelo de regresión cuya media o parámetro de ubicación de la variable de respuesta depende de una suma de funciones suaves de covariables (Wood, 2025).

La formulación del modelo GAM en R es la siguiente:

$$\text{Evento} = S(\text{ATSM}) + S(\text{Mes}, \text{bs} = \text{"cc"})$$

Donde:

bs= "cc" significa cyclic cubic spline, que sirve para modelar estacionalidad.

Resultados del modelo:

Si Intercepto = -1.9872, $p = 1/(1+e^{1.9872}) = 0.12$ o su equivalente en porcentaje (12%); entonces el evento es relativamente "raro" en la serie temporal.

Varianza explicada (R^2) = 0.0997 ~ 10%, lo cual es relativamente común cuando los eventos son "raros".

Deviance explicada = 20%, lo cual es más relevante que el R^2 ~ El modelo explica 20% de la variabilidad en la ocurrencia del evento, normal en ecología marina, porque muchos factores no observados influyen.

La aplicación de un GAM a los datos disponibles (Figura 5), sugiere que la probabilidad de ocurrencia de eventos elevados del índice relativo de importancia (IRI) posee una relación positiva moderada con las anomalías de temperatura superficial del mar. Asimismo, se identificó una señal estacional no lineal que indica variaciones intraanuales en la ocurrencia de dichos eventos. Aunque los efectos individuales presentan significancia marginal ($p < 0.10$), el modelo explica aproximadamente el 20% de la desviación total, lo cual sugiere que las condiciones térmicas y la estacionalidad contribuyen parcialmente a la variabilidad observada en la dominancia relativa de la Jaiba Mora. De acuerdo a la literatura, una desviación total entre 10 y 30% es un buen resultado para una especie oportunista pelágica.

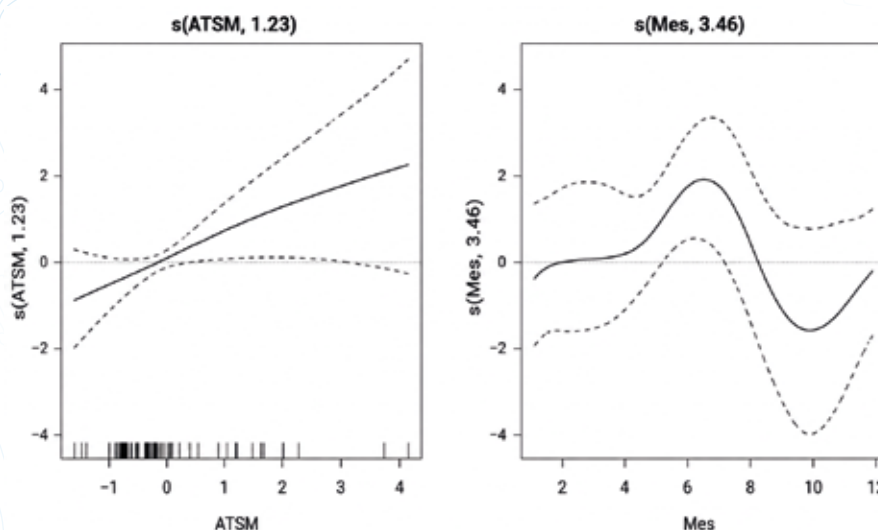


Figura 10. Modelo Aditivo Generalizado (GAM), que explica aproximadamente el 20% de la desviación total asociada a la ocurrencia de eventos elevados del índice relativo de importancia (IRI), lo cual sugiere que las anomalías de temperatura superficial del mar y la estacionalidad contribuyen parcialmente a la variabilidad observada en la dominancia relativa de la Jaiba Mora (*Euphyllax dovii*).

La abundancia de jaiba mora entonces puede depender fuertemente de la productividad trófica del ecosistema. En sistemas costeros del Pacífico oriental tropical, la producción primaria (fitoplancton) controla la biomasa del zooplancton y macroinvertebrados bentónicos. Estos organismos constituyen parte importante de la dieta de muchos portunidos y braquiuros costeros. Los procesos que afectan este factor son los eventos de surgencia costera, fertilización por mezcla vertical, e intrusión de masas de agua ricas en nutrientes, como lo ocurrido a partir de enero 2026.

En este sentido, la desviación relativamente baja explicada por el modelo GAM (~20%) mostrada en la figura 5, es consistente con el comportamiento ecológico de *Euphyllax dovii*, un cangrejo portunido oportunista pelágico que habita el Pacífico tropical oriental. A diferencia de los crustáceos bentónicos, esta especie exhibe alta movilidad y puede agregarse en estructuras oceanográficas de mesoescala (escalas espaciales de 10 a 100 km y duraciones de semanas a meses), como frentes térmicos, remolinos y zonas de convergencia.

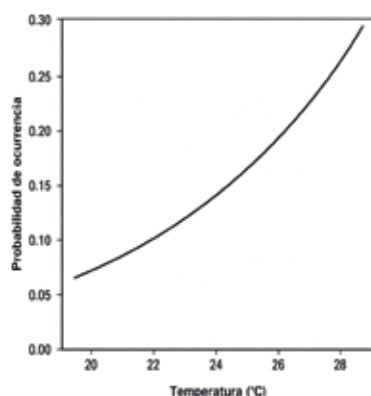


Figura 6. Probabilidad de Ocurrencia tipo monótona creciente. El modelo no identifica un nicho térmico completo, sino solo una tendencia dentro del rango observado. Esto sugiere que, dentro del rango observado (~20–29°C), la especie *Euphyllax dovii* no ha alcanzado su límite térmico superior, y por tanto el “óptimo térmico” real podría estar fuera del rango de datos

La probabilidad de ocurrencia mostró una relación monótona creciente con la temperatura de la superficie del mar, lo que indica que la probabilidad de agregación aumenta progresivamente en todo el rango térmico observado, sin evidencia de un óptimo definido (Figura 6). Este patrón sugiere que la temperatura actúa como un factor modulador en lugar de un factor limitante, y que el nicho térmico real de la especie solo se refleja parcialmente en los datos disponibles. Este comportamiento es consistente con el uso del hábitat dependiente del estado, donde la idoneidad ambiental surge de la interacción entre las condiciones térmicas y el contexto oceanográfico más amplio (Figura 6).

NICHO TÉRMICO ESTACIONAL

Dado que no existe una pesquería dirigida a la Jaiba Mora, el índice IRI representaría la probabilidad de interacción con las artes de pesca.

De esta manera, si: $IRI \approx F(\text{abundancia local} + \text{accesibilidad} + \text{actividad pesquera})$; entonces de antemano sabemos que las variables oceanográficas no explicarán toda la variabilidad. Dicho de otra manera, el IRI calculado mide la importancia ecológica relativa en la captura, no la abundancia poblacional.

Los registros históricos indican picos en los años 1976, 1981, 1995, 1998, 2007, y 2026, los cuales estarían asociados a calentamiento oceánico y transiciones ENSO. Esto sugiere más bien un comportamiento no lineal, lo que se refleja en la poca significancia del modelo lineal aplicado inicialmente; por lo que la jaiba mora probablemente actúe como una especie oportunista modulada por múltiples factores ambientales. En este contexto, la temperatura superficial del mar podría ser interpretada como un componente habilitante dentro de un sistema multivariable que favorece la aparición episódica de la especie, y no la causa directa.

El análisis de regresión lineal realizado entre la anomalía de temperatura superficial del mar (ATSM) y el índice de importancia relativa (IRI) de la jaiba mora, evidenció además una tendencia positiva entre ambas variables; sin embargo, la relación no resultó estadísticamente significativa ($p = 0.147$; $R^2 = 0.034$).

Este resultado contribuye al pensamiento, que si bien las condiciones térmicas cálidas podrían actuar como un factor ambiental facilitador, la ocurrencia de proliferaciones masivas de esta especie estaría modulada por un conjunto más amplio de procesos oceanográficos y ecológicos, incluyendo la disponibilidad trófica, la dinámica de transporte costero y la estructura de la columna de agua. En este sentido, la proliferación de jaiba mora en la costa ecuatoriana pareciera responder además a condiciones estacionales favorables, lo que sugiere que el fenómeno forma parte de la variabilidad ambiental interanual del ecosistema costero del Pacífico oriental.

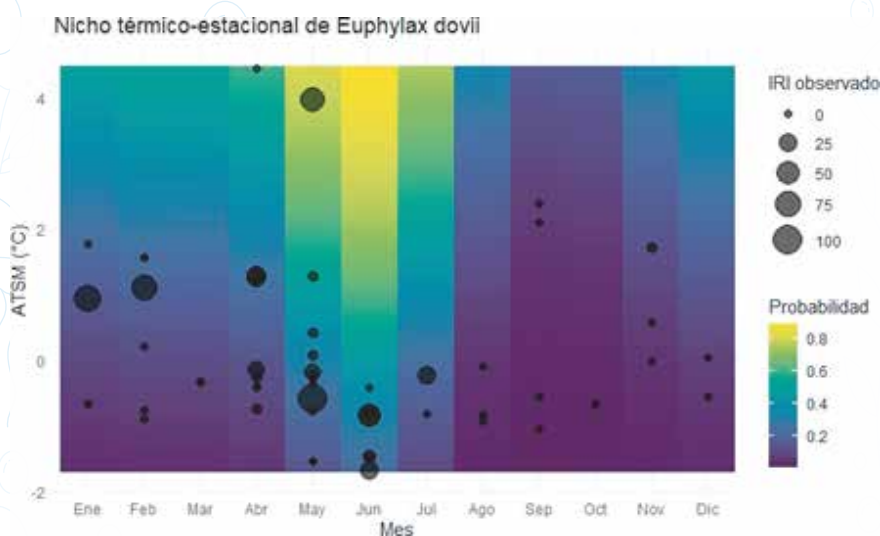


Figura 7. Heatmap de probabilidad, mostrando el nicho térmico-estacional de *Euphyllax dovii*. Los eventos grandes (IRI alto) se encuentran concentrados en el período mayo – julio, con ATSM entre -1.5 y $+2$ °C. El nicho ambiental modelado es una representación cuantitativa del conjunto de condiciones ambientales donde una especie tiene mayor probabilidad de ocurrir, estimada mediante un modelo GAM a partir de datos observados.

El nicho térmico estacional modelado revela tres patrones principales: (1) un núcleo principal del nicho de probabilidad alta en los meses de mayo-junio y una ATSM entre 2 y 4 °C; (2) condiciones marginales que aparecen en abril y julio con ATSM moderadas, lo que sugiere transiciones oceanográficas; y (3) una zona desfavorable con probabilidades bajas de agosto a noviembre, que son independientes de la ATSM, lo que indica que la estacionalidad pesa más que la temperatura en ese período (Figura 7).

Soberón y Miller (2009) referenciando a Hutchinson (1957), señalan que el nicho de una especie es el conjunto de condiciones ambientales que permiten que una población tenga tasas de crecimiento positivas en ausencia de competencia, depredación o enfermedades. Por lo que el nicho térmico-estacional sería una parte importante del nicho ambiental en este caso de la jaiba mora, pero no es el único factor que definiría su nicho ambiental, ya que existen otros factores como: humedad, salinidad, pH, disponibilidad de alimento, hábitat, e interacciones con otras especies.

ANÁLISIS DE PCA

Con la finalidad de identificar gradientes ambientales que estructuren los datos y explicar cómo se relacionan con la intensidad del IRI asociado a las agregaciones de *Euphyllax dovii*, se obtuvo un PCA de individuos (Figura 8), donde cada punto representa una observación registrada en la base de datos (una combinación de año-mes-condiciones ambientales).

El PCA sugiere que las agregaciones fuertes de *Euphyllax dovii* ocurren cuando el sistema oceánico se encuentra en un estado ambiental particular, distinto del estado promedio. Esto puede estar asociado a: anomalías térmicas, cambios en la productividad, reorganización de masas de agua. En el Pacífico oriental esto puede relacionarse con procesos asociados a El Niño/Oscilación del Sur.

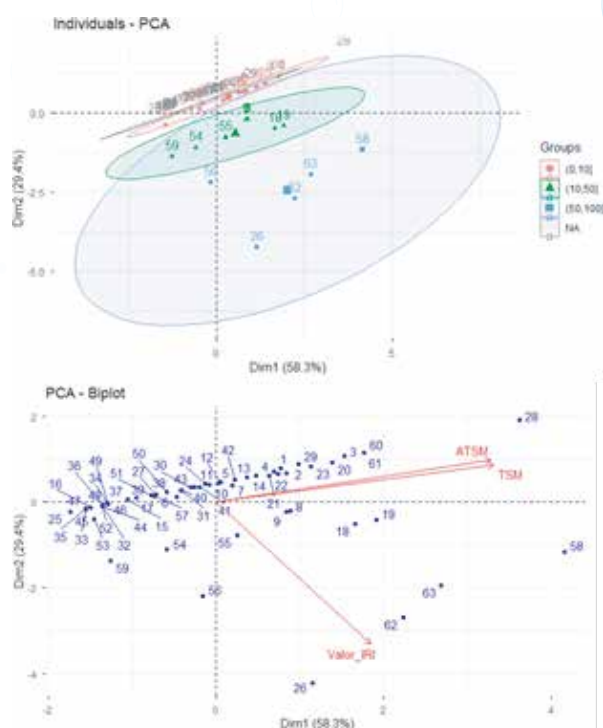


Figura 8. Análisis PCA. Superior: PCA individual. Inferior: PCA-Biplot

El análisis de componentes principales (PCA) mostrado en la figura 8, evidenció que la variabilidad del sistema estuvo dominada por un gradiente térmico definido por la temperatura superficial del mar (TSM) y su anomalía (ATSM), los cuales explicaron conjuntamente la mayor proporción de la varianza total (Dim1 = 58.3%; Dim2 = 29.4%).

Ambos descriptores mostraron una fuerte asociación positiva, configurando un eje ambiental que discrimina condiciones frías/neutras de estados cálidos y anómalos. En este espacio multivariado, los valores elevados del índice de importancia relativa (IRI) de *Euphyllax dovii* se ubicaron predominantemente en el extremo asociado a condiciones térmicas positivas, aunque con una clara componente en el segundo eje que sugiere una respuesta no estrictamente lineal.

La proyección de los datos, junto con la diferenciación de las elipses de confianza según categorías de IRI, revela una estructuración del sistema en estados ambientales discretos, donde los eventos de agregación masiva (IRI > 50) presentan una mayor dispersión y desplazamiento hacia regiones periféricas del espacio ambiental.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos evidencian que las agregaciones masivas de *Euphyllax dovii* en el Pacífico tropical oriental no responden a un único forzamiento ambiental, sino a la interacción no lineal de variables físicas que operan a diferentes escalas espaciales y temporales. La señal térmica moderada identificada, junto con la débil estacionalidad observada, sugiere que la ocurrencia de estos eventos no puede explicarse únicamente por la variabilidad climática local, sino que está condicionada por configuraciones específicas del sistema oceanográfico.

La estructura vertical de la temperatura revela una variabilidad temporal significativa en la profundidad de la termoclina, incluyendo eventos de profundización pronunciados a principios de 2026. El desplazamiento descendente de las isotermas, en particular la isoterma de 15 °C que alcanza profundidades de ~80–90 m, es consistente con el paso de ondas Kelvin ecuatoriales descendentes. Se sabe que estos procesos físicos modifican la estratificación y el acoplamiento vertical en la capa superior del océano, lo que podría influir en la distribución de nutrientes y los patrones de agregación biológica. La coincidencia entre estas condiciones oceanográficas y los eventos de agregación observados respalda la hipótesis de que mecanismos de forzamiento remoto influyen en el comportamiento de *Euphyllax dovii*.

La concentración de eventos de alto IRI entre mayo y julio coincide con el periodo de intensificación de la productividad costera en el Pacífico oriental, asociado a procesos de surgencia y mezcla vertical que incrementan la disponibilidad de nutrientes en las masas de agua. Este patrón es consistente con el carácter oportunista de la especie, previamente descrito como un organismo pelágico con capacidad de responder rápidamente a incrementos en la disponibilidad de alimento (Norse & Fox-Norse, 1977). En este contexto, las agregaciones pueden interpretarse como una estrategia ecológica orientada a maximizar la eficiencia energética bajo condiciones favorables, en concordancia con teorías de selección de hábitat y optimización trófica (Morris, 2003).

No obstante, la ocurrencia de eventos fuera del periodo estacional principal, como el registrado en enero-febrero de 2026, evidencia la influencia de forzamientos oceanográficos remotos. Estudios previos han documentado la asociación entre agregaciones de *Euphylax dovii* y condiciones cálidas anómalas durante eventos tipo El Niño, caracterizadas por la profundización de la termoclina y una mayor homogeneidad de la columna de agua (Hearn et al., 2020).

Dado que estos eventos están dinámicamente forzados por la propagación de ondas ecuatoriales tipo Kelvin (Philander, 1990), es razonable inferir que los mecanismos físicos asociados —incluyendo anomalías positivas del nivel del mar, modificaciones en la estratificación y cambios en el transporte vertical de nutrientes— pueden generar condiciones propicias para la formación de agregaciones masivas.

En este sentido, aunque la evidencia directa que vincula agregaciones de esta especie con ondas Kelvin es aún limitada, los patrones observados en este estudio son consistentes con la cadena mecanística ampliamente documentada en sistemas tropicales: forzamiento remoto → reorganización de la estructura oceanográfica → cambios de productividad → respuesta biológica (Barange et al., 2010).

Este enfoque permite interpretar las agregaciones como respuestas emergentes a perturbaciones del sistema, más que como respuestas directas a variables individuales.

El análisis multivariado (PCA) respalda esta interpretación, al evidenciar que los eventos de alta intensidad se ubican en regiones periféricas del espacio ambiental, alejadas del centroide del sistema. Este patrón indica que las agregaciones masivas ocurren bajo condiciones oceanográficas poco frecuentes o extremas, lo cual es consistente con la teoría de cambios de régimen (regime shifts) en ecosistemas marinos (Scheffer et al., 2001). Bajo este marco conceptual, el sistema puede reorganizarse en estados funcionalmente distintos cuando se superan umbrales críticos, generando respuestas ecológicas abruptas.

En consecuencia, los resultados sugieren que las agregaciones de *Euphylax dovii* pueden interpretarse como un fenómeno de “regime-dependent aggregation”, en el cual la intensidad de la respuesta depende del estado del sistema más que de gradientes ambientales continuos. De manera complementaria, el uso del hábitat por la especie se ajusta a un esquema de “state-dependent habitat use”, donde la ocupación del espacio pelágico-costero está condicionada por la configuración dinámica del entorno oceanográfico (Morris, 2003; Potts et al., 2014). Esto implica que condiciones térmicas similares pueden generar respuestas ecológicas contrastantes dependiendo del contexto físico-biológico, lo que explica la dispersión observada en los modelos estadísticos y la limitada capacidad explicativa de enfoques lineales.

Desde una perspectiva trófica, las agregaciones masivas de *Euphylax dovii* podrían desempeñar un rol relevante como concentradores de biomasa en el sistema pelágico, actuando como “parches de alimento” para niveles tróficos superiores.

En ecosistemas marinos, este tipo de estructuras espaciales ha sido identificado como un mecanismo clave de transferencia de energía, facilitando la interacción entre niveles tróficos y contribuyendo a la formación de “hotspots” de actividad biológica (Barange et al., 2010). En este contexto, la ocurrencia de agregaciones no solo refleja condiciones ambientales favorables, sino que también puede tener implicaciones ecológicas más amplias en la dinámica del ecosistema.

Finalmente, estos hallazgos resaltan la necesidad de adoptar enfoques integrados para la comprensión y predicción de eventos ecológicos en sistemas altamente variables. En particular, la incorporación de forzamientos remotos, interacciones no lineales y métricas multivariadas resulta fundamental para mejorar la capacidad predictiva de sistemas de monitoreo como el Sistema de Alerta, Predicción y Observación (SAPO). La identificación de configuraciones ambientales favorables y la proximidad a umbrales críticos podría constituir una herramienta clave para anticipar eventos de agregación masiva bajo escenarios de variabilidad climática y cambio global.

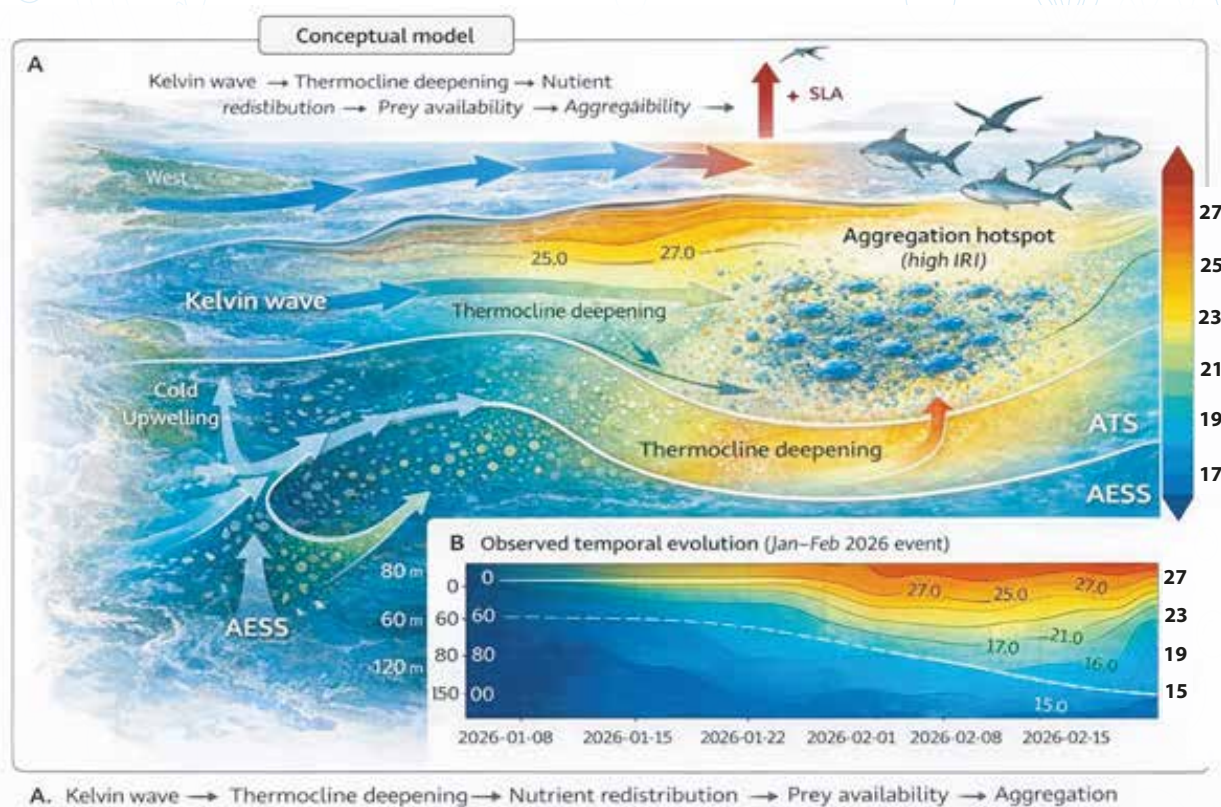


Figura 9. Marco conceptual y observacional de los factores oceanográficos asociados a los eventos de agregación de *Euphyllax dovii* en el Pacífico tropical oriental. (A) Representación esquemática de la propagación de ondas Kelvin ecuatoriales descendentes y sus efectos en la profundización de la termoclina, la estratificación vertical y la redistribución de nutrientes, lo que conduce a una mayor disponibilidad de presas y a la formación de puntos críticos de agregación (IRI alto). (B) Evolución temporal observada de la estructura de temperatura vertical durante el evento de enero-febrero de 2026, destacando el desplazamiento descendente de las isoterms y la profundización de la termoclina, consistentes con el forzamiento de las ondas Kelvin.

CONCLUSIONES

La ocurrencia de agregaciones masivas de *Euphyllax dovii* en la costa ecuatoriana está caracterizada por una señal estacional débil y una respuesta térmica moderada y no lineal, con un periodo principal de ocurrencia entre mayo y julio, asociado a la intensificación de la productividad costera. No obstante, la identificación de un evento significativo fuera de este periodo, durante enero-febrero de 2026, evidencia que la dinámica de agregación no depende exclusivamente de la estacionalidad local, sino que puede ser modulada por forzamientos oceanográficos remotos.

En conjunto, los resultados demuestran que las agregaciones ocurren bajo configuraciones ambientales específicas que se apartan del estado medio del sistema, lo que indica que la respuesta ecológica de la especie no es continua a lo largo de gradientes ambientales, sino que está asociada a cambios de régimen. En este sentido, la dinámica observada es consistente con un esquema de agregación dependiente del régimen (regime-dependent aggregation) y uso del hábitat dependiente del estado (state-dependent habitat use), en el cual la ocupación del espacio pelágico-costero responde a la configuración integrada del sistema oceanográfico más que a variables individuales.

Estos hallazgos destacan la importancia de integrar forzamientos locales y remotos en la comprensión de procesos ecológicos en sistemas altamente variables, y proporcionan una base conceptual para el desarrollo de indicadores operativos orientados a la detección de condiciones favorables para agregaciones masivas en el marco de sistemas de monitoreo como el SAPO.

BIBLIOGRAFÍA

Barange, M., Coetzee, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., ... Agostini, V. (2010). Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography*, 86, 251–260.

Brad deYoung, Manuel Barange, Gregory Beaugrand, Roger Harris, R. Ian Perry, Marten Scheffer and Francisco Werner (2008). Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. Review. Cell Press. Elsevier Ltd. All rights reserved. doi:10.1016/j.tree.2008.03.008.

Hastie T, Tibshirani R. (1986). Generalized additive models (with discussion). *Stat. Sci.* 1(3):297–318

Hastie T, Tibshirani R. (1990). Generalized Additive Models. Boca Raton, FL: Chapman & Hall.

Hearn, A., Steiner, T. & Arauz, R. (2020). A brief massive aggregation of pelagic swimming crabs *Euphylax dovii* (Decapoda: Portunidae) at Cocos Island, Costa Rica coincides with onset of El Niño event. *Revista de Biología Tropical*, 68(Suppl. 1), S289-S295.

Hearn, A., et al. (2020). Mass aggregations of pelagic crab *Euphylax dovii* associated with oceanographic anomalies. *Revista de Biología Tropical*, 68(Suppl. 5), 289–300.

Hutchinson, G.E. (1957). Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22, 415 (1957).

Jiménez R. y J. Martínez (1982). Presencia masiva de *Euphylax dovii* Estimpson (Decápoda, Brachiura, Portunidae) en aguas ecuatorianas. *Revista de Ciencias del Mar y Limnología* Vol 1 No. 2.

IPIAP (2026). Características Oceanográficas y Pesqueras frente al Ecuador. Instituto Público de Investigación de Acuicultura y Pesca. Presentación realizada el 05 de marzo de 2026 en el marco de la reunión técnica del CN-ERFEN.

Mamayev, O. (1975). Temperature-Salinity of World Ocean Waters (Vol. 11). (F. R. J. Burton, Trad.) Amsterdam, Netherlands: Elsevier Oceanography Series.

Martínez (1983). Registro de Jaiba Mora en aguas oceánicas y costeras de Ecuador durante 1983-1984. Nota Científica. *Revista de Ciencias del Mar y Limnología*, vol 2 No.1.

Morris, D.W. (1988). Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evol Ecol* 2, 253–269 (1988). <https://doi.org/10.1007/BF02214286>.

Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136, 1–13.

Norse, E.A. & V. Fox-Norse (1977a). Studies on portunid crabs from the Eastern Pacific. II. Significance of the unusual distribution of *Euphylax dovii*. *Marine Biology*, 40, 374-376.

Norse, E. A., & Fox-Norse, K. (1977b). Studies on the biology of the pelagic crab *Euphylax dovii*. *Marine Biology*, 40, 1–9.

Philander, S. G. (1990). El Niño, La Niña, and the Southern Oscillation. Academic Press.

Potts, J. R., et al. (2014). Predicting local and non-local effects of resources on animal space use. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 148–157.

Ritz, D.A., Hobday, A. J., Montgomery, J. C. & Ward, A. J. W. (2011). Social Aggregation in the pelagic zone with special reference to fish and invertebrates. *Advances in Marine Biology*, (60), 161-227.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.

Scheffer Marten (2010). Alternatives States in Ecosystems. In *Trophic Cascades: Predators, Prey, and The Changing Dynamics of Nature*. John Terborgh and James A. Estes, Eds.

Soberón, J. and Miller C.P. (2009). Evolución de los Nichos Ecológicos. *Miscelánea Matemática* 49: 83-99

Wood, S. (2025). Generalized Additive Models. *Annual Review of Statistics and Its Application*. <https://doi.org/10.1146/annurev-statistics-112723-034249>.