






BIOLOGICAL PARAMETERS OF THE LARGE JELLYFISH *Chrysaora plocamia* IN CENTRAL PERUVIAN COAST, A TEN-YEAR STUDY

PARÁMETROS BIOLÓGICOS DE LA MEDUSA *Chrysaora plocamia* EN LA COSTA CENTRAL DE PERÚ, UN ESTUDIO DE 10 AÑOS

Javier Quiñones^{1*}  Alberto Lorenzo²  Ana Alegre Norza Sior³ 

¹ Instituto del Mar del Perú, Oficina de Investigaciones en Depredadores Superiores, Callao, Perú.

² Instituto del Mar del Perú, Laboratorio Costero de Pisco, Perú.

³ Instituto del Mar del Perú, Dirección General de Investigaciones de Recursos Pelágicos, Área Funcional de Recursos Transzonales y Altamente Migratorios, Callao, Perú.

*Corresponding author E-mail: jquinones@imarpe.gob.pe

Recibido: 24-07-2023, Aceptado: 22-07-2024, Publicado: 29-07-2024

ABSTRACT

We report size structure, seasonal abundance, and overwinter of the Scyphozoa *Chrysaora plocamia* in Peru. Size structure was determined at the seasonal (2007-2009 and 2012-2018) and monthly (2016-2017) scales in the Pisco area (13°42'S – 14°08'S). Abundance was determined employing two methods: 1) By-catch biomass (kg jellyfish 1000 m⁻³) in the artisanal purse-seine fishery (2016-2017), and 2) seasonal occurrence area (km²) in the water column (2004-2007) in Bahía Independencia. Overwinter was determined by year-round presence/absence. We found a continuous size increase through time, from juvenile during winter, reaching the highest sizes during fall. The same pattern was also observed at monthly scales (Generalized Additive Model - GAM $edf=8.96$). *C. plocamia* abundances in both methods showed a steep increase from spring to summer, then decreased in fall and almost disappear in winter. Principal component analysis indicates that most of the variation was explained by *C. plocamia* size and sea surface temperature. Correspondence analysis revealed that large jellyfish sizes were associated to summer and fall. Two mass die-offs events were recorded in early winter 2012 and 2018. We conclude that *C. plocamia* follows the classic Metagenetic Life Cycle. Still, the presence of very few adults during winter would be a tiny fraction of the local population. KEYWORDS: jellyfish, seasonal size and occurrence, winter survival, Pisco, Peru

RESUMEN

Se reporta la estructura de tallas, abundancia estacional y sobrevivencia invernal de la scyphomedusae *Chrysaora plocamia* en Perú. Las tallas se determinaron a escalas estacionales (2007-2009 y 2012-2018) y mensuales (2016-2017) en el área de Pisco (13°42'S – 14°08'S). Las abundancias se establecieron utilizando dos métodos: 1) Biomasa de capturas incidentales (kg medusa 1000 m⁻³) en la pesquería de cerco artesanal (2016-2017) y 2) Áreas de ocurrencia estacional (km²) en la columna de agua (2004-2007) en bahía Independencia. La sobrevivencia invernal, se determinó por presencia/ausencia en la columna de agua en invierno. Registramos un aumento progresivo de las tallas a través del tiempo, desde juveniles en invierno hasta las mayores tallas en otoño. A escalas mensuales, se registró el mismo patrón (GAM $edf = 8,96$). Las abundancias presentaron un fuerte aumento de primavera a verano, disminuyendo en otoño, casi desapareciendo en invierno. El análisis de componentes principales indica que la mayor parte de la variación fue explicada por el tamaño de *C. plocamia* y la temperatura de la superficie del mar. El análisis de correspondencia mostró que las mayores tallas estuvieron correlacionadas con el verano y el otoño. Un par de eventos de muerte masiva se registraron a comienzos del invierno de 2012 y 2018. Concluimos que *C. plocamia* sigue el clásico ciclo de vida Metagenético (MLC). Sin embargo, la presencia de pocos adultos durante el invierno representaría una pequeña fracción de la población local.

PALABRAS CLAVE: medusas, tallas y ocurrencia estacional, sobrevivencia invernal, Pisco, Perú

COMO REFERENCIAR ESTE ARTÍCULO (APA 7ed): Quiñones, J., Lorenzo, A. & Norza Sior, A. A. (2024). Biological parameters of the large jellyfish *Chrysaora plocamia* in central Peruvian coast, a ten-year study. *Bol Inst Mar Perú*, 39(2), e409. <https://doi.org/10.53554/boletin.v39i2.409>

1. INTRODUCTION

Despite a great proportion of the jellyfish research community emphasizes a generally increasing trend in jellyfish outbreaks (ATTRILL *et al.*, 2007; BROTZ *et al.*, 2012; CONDON *et al.*, 2013), there is no still conclusive evidence, it is fundamental to increase investigations in biotic and abiotic characteristics of evolutionarily diverse taxa to disentangle this concern (LUCAS & DAWSON, 2014). While some scyphomedusae species exhibit similar interannual abundances, some others can fluctuate enormously over the years (GRAHAM *et al.*, 2001; QUIÑONES *et al.*, 2015). The study of several features of scyphozoan jellyfish such as life cycles, and population dynamics can provide more evidence for a better understanding of jellyfish abundance fluctuations (SCHIARITI *et al.*, 2008; DAWSON *et al.*, 2015). Besides population genetic data, population biology facts are key factors for better understanding jellyfish bloom dynamics and their life history (PALOMARES & PAULY, 2008; DAWSON *et al.*, 2015). The life history of most scyphozoan jellyfishes is poorly known. The Metagenetic Life Cycle (MLC), shows the alternation between sexually reproductive medusa in the water column, and sessile asexual polyps in the benthos (AGASSIZ, 1860), which is commonly observed in many scyphozoans, and other medusozoans with few exceptions (ARAI, 1997; MORANDINI *et al.*, 2016). Recently an alternative multi-modal cycle instead of MLC was proposed, using as an example the scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in the northern Chilean Coast (CEH *et al.*, 2015). In the present work, we present novel information on *C. plocamia* from the Peruvian coast, from several field samplings (2007 - 2018) to improve understanding of these species dynamics.

Chrysaora plocamia is one of the largest scyphozoan jellyfish in South American waters, reaching sizes up to 1 m of bell diameter in central Peru (MIANZAN *et al.*, 2014). Presents a broad distribution in South America, encompassing several marine ecosystems, such as the Humboldt Large Marine Ecosystems (HLME) in the Eastern Pacific and the Patagonian Shelf in the Atlantic (MIANZAN *et al.*, 2014). *C. plocamia* is the dominant jellyfish species in

1. INTRODUCCIÓN

Gran parte de la comunidad científica dedicada al estudio de las medusas destaca una tendencia general al aumento en los brotes de medusas (ATTRILL *et al.*, 2007; BROTZ *et al.*, 2012; CONDON *et al.*, 2013) aunque aún no existen pruebas concluyentes al respecto. Por lo tanto, resulta crucial intensificar las investigaciones sobre las características bióticas y abióticas de taxones evolutivamente diversos para esclarecer esta cuestión (LUCAS & DAWSON, 2014). Mientras algunas especies de medusas escifozoas muestran abundancias interanuales similares, otras pueden experimentar fluctuaciones significativas a lo largo de los años (GRAHAM *et al.*, 2001; QUIÑONES *et al.*, 2015). El estudio de varios aspectos de las escifomedusas, como sus ciclos de vida y dinámica poblacional, puede proporcionar evidencia adicional para comprender mejor estas variaciones en la abundancia de medusas (SCHIARITI *et al.*, 2008; DAWSON *et al.*, 2015). Además de los datos genéticos poblacionales, los aspectos de la biología poblacional son fundamentales para comprender la dinámica de las floraciones de medusas y su ciclo de vida (PALOMARES & PAULY, 2008; DAWSON *et al.*, 2015). Aún se conoce poco sobre el ciclo de vida de la mayoría de las medusas escifozoas. El Ciclo de Vida Metagenético (CVM), que implica alternancias entre medusas reproductoras sexuales en la columna de agua y pólipos asexuales sésiles en el fondo marino (AGASSIZ, 1860), es común en muchas escifozoas y otros medusozoos, con pocas excepciones (ARAI, 1997; MORANDINI *et al.*, 2016). Se ha propuesto recientemente un ciclo multimodal alternativo en lugar del CVM, usando como ejemplo a la escifomedusa *Chrysaora plocamia* en la costa norte de Chile (CEH *et al.*, 2015). En el presente trabajo, se aporta información novedosa sobre *C. plocamia* en la costa peruana, basada en múltiples muestreos de campo realizados entre 2007 y 2018, con el fin de mejorar la comprensión de la dinámica de esta especie.

Chrysaora plocamia es una de las escifomedusas más grandes que habitan en aguas sudamericanas, alcanzando tamaños de hasta 1 metro de diámetro de campana frente a la costa central peruana (MIANZAN *et al.*, 2014). En América del Sur tiene una amplia distribución abarcando varios ecosistemas marinos, como el Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt (GEMCH) en el Pacífico Oriental y la Plataforma Patagónica

the Northern Humboldt Upwelling System (NHUS) (MIANZAN *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2018), it extends further up to southern Chile (BRAVO *et al.*, 2011; PALMA *et al.*, 2011). However, their abundances are higher in the NHUS off Peruvian waters compared to southern Chilean waters (MIANZAN *et al.*, 2014). They are patchily distributed from Paita (05°05'S) (QUIÑONES *et al.*, 2018) down to the Magellan region (~55°S) in the southern extreme of South America (PALMA *et al.*, 2014). The species is also common in Atlantic waters (MIANZAN & CORNELIUS, 1999; MORANDINI & MARQUES, 2010), where large blooms can be registered in Northern Patagonia (MIANZAN *et al.*, 2005), where their occurrence is relatively common between 42° and 46°S in Chubut Province (Argentina) (SCHIARITI *et al.*, 2018).

On the Pacific side, their occurrence seems to be more frequent since the early 2000's (MIANZAN *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2015). There is increasing information regarding this species' occurrence, impact on fisheries, response to environmental variability, diet composition, spatial distribution, and life cycles (QUIÑONES *et al.*, 2013; RIASCOS *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2015; CEH *et al.*, 2015; QUIÑONES *et al.*, 2018). Nevertheless, long time-series of specific information is lacking, to cover the gaps in its population dynamics. The present study deals with the life history and population dynamics of *C. plocamia*, highlighting size structure at seasonal and monthly scales, seasonal abundance, and winter survival. This jellyfish species presents one of the largest outbreaks in the Pacific Ocean, where densities in Peru, register up to 43 kg 1000 m⁻³ during El Niño (EN) years and up to 8 kg 1000 m⁻³ during neutral years (QUIÑONES *et al.*, 2015; QUIÑONES *et al.*, 2018). Besides, consistent hotspots constrain *C. plocamia* aggregations towards coastal waters during neutral years (QUIÑONES *et al.*, 2018). Moreover, the pelagic medusa phase on the Peruvian coast lasts at least 9-10 months, from mid-winter (ephyra) until late fall or early winter of the next year (large adults). All these features allow to obtain continuous samples through time in order to describe the main features of their population dynamics and life history, that will help to determine its life cycle.

en el Atlántico (MIANZAN *et al.*, 2014). *C. plocamia* es la especie de medusa dominante en el Sistema de Surgencia del Norte de la Corriente de Humboldt (SSNCH) (MIANZAN *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2018), extendiéndose hasta el sur de Chile (BRAVO *et al.*, 2011; PALMA *et al.*, 2011), aunque su abundancia es mayor en aguas peruanas en comparación con el sur de Chile (MIANZAN *et al.*, 2014). Su distribución es irregular desde Paita (05°05'S) (QUIÑONES *et al.*, 2018) hasta la región de Magallanes (~55°S) en el extremo sur del continente (PALMA *et al.*, 2014). También es común en aguas del Atlántico (MIANZAN & CORNELIUS, 1999; MORANDINI & MARQUES, 2010), donde pueden registrarse grandes floraciones en la Patagonia Norte (MIANZAN *et al.*, 2005), siendo relativamente frecuente entre 42° y 46°S en la Provincia de Chubut (Argentina) (SCHIARITI *et al.*, 2018).

Desde principios de la década del 2000, su presencia parece incrementarse en el Pacífico (MIANZAN *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2015). Se ha observado un aumento en la información sobre la ocurrencia de esta especie, su impacto en las pesquerías, la respuesta a la variabilidad ambiental, la composición de su dieta, la distribución espacial y los ciclos de vida (QUIÑONES *et al.*, 2013; RIASCOS *et al.*, 2014; QUIÑONES *et al.*, 2015; CEH *et al.*, 2015; QUIÑONES *et al.*, 2018). No obstante, persisten lagunas temporales significativas en la información específica necesaria para cubrir las brechas en su dinámica poblacional. Este estudio aborda la historia de vida y la dinámica poblacional de *C. plocamia*, enfatizando la estructura de tamaños a escalas estacionales y mensuales, así como la abundancia estacional y la supervivencia invernal. Esta especie de medusa presenta uno de los mayores brotes en el Océano Pacífico, alcanzando densidades de hasta 43 kg 1000 m⁻³ durante los años de El Niño (EN) y hasta 8 kg 1000 m⁻³ en años neutrales (QUIÑONES *et al.*, 2015; QUIÑONES *et al.*, 2018). Además, algunos parches de masas de aguas cálidas durante los años neutros, limitan las agregaciones de *C. plocamia* hacia aguas costeras (QUIÑONES *et al.*, 2018). La fase pelágica de la medusa en la costa peruana dura al menos 9-10 meses, desde mediados del invierno (éfira) hasta finales del otoño o principios del invierno del año siguiente (adultos grandes). Todas estas características permiten obtener muestras continuas a lo largo del tiempo para describir las principales características de su dinámica poblacional e historia de vida, lo que contribuirá a entender mejor su ciclo de vida.

2. MATERIALS AND METHODS

Study area. Specimens of *Chrysaora plocamia* were collected in the Pisco province (13°42'S – 14°08'S), located approximately 220 km southward of Lima, the capital city of Peru. Sampling was carried out in five places, the artisanal piers of San Andrés (13°44'S, 76°13'W), La Puntilla (13°49'S, 76°15'W), Paracas (13°49'S, 76°14'W), Lagunillas (13°53'S, 76°18'W), and Laguna Grande (14°08' 76°16'W) (Fig. 1). The last two places are located within the Paracas National Reserve (PNR), the most important marine reserve in the country. Additionally, to the mentioned artisanal piers, the surrounding areas (~500 m on each side), such as rocky shores and sandy beaches were also surveyed.

Size structure samplings. To study the seasonal size structure, we used a ten-year time series (2007-2009 and 2012-2018), using information from various sources: 1) By-catch in the pelagic research cruises carried out by the Instituto del Mar del Peru (IMARPE); 2) By-catch in the Pisco artisanal purse seine fishery, and 3) Stranding events occurring in the Pisco province. Only information between 13°30'S and 14°30'S was considered. We measured the maximum bell diameter to the lowest millimeter in each sampled jellyfish individual.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Los especímenes de *Chrysaora plocamia* fueron recolectados en la provincia de Pisco (13°42'S – 14°08'S), ubicada aproximadamente a 220 km al sur de Lima, la capital de Perú. El muestreo se llevó a cabo en cinco sitios: los muelles artesanales de San Andrés (13°44'S, 76°13'O), La Puntilla (13°49'S, 76°15'O), Paracas (13°49'S, 76°14'O), Lagunillas (13°53'S, 76°18'O) y Laguna Grande (14°08'S, 76°16'O) (Fig. 1). Los dos últimos se encuentran dentro de la Reserva Nacional de Paracas (RNP), la más importante del país. Además de los muelles artesanales mencionados, se estudiaron las áreas circundantes (~500 m a cada lado), incluyendo costas rocosas y playas de arena.

Muestreros de estructura de tamaño. Para estudiar la estructura de tamaño estacional, se empleó una serie temporal de diez años (2007-2009 y 2012-2018), utilizando datos de varias fuentes: 1) Capturas incidentales en los cruceros de investigación de recursos pelágicos realizados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE); 2) Capturas incidentales en la pesquería artesanal de cerco de Pisco; y 3) Eventos de varamiento en la provincia de Pisco. Se consideró únicamente información entre las latitudes 13°30'S y 14°30'S. Se midió el diámetro máximo de la campana con precisión al milímetro para cada ejemplar de medusa muestreado.

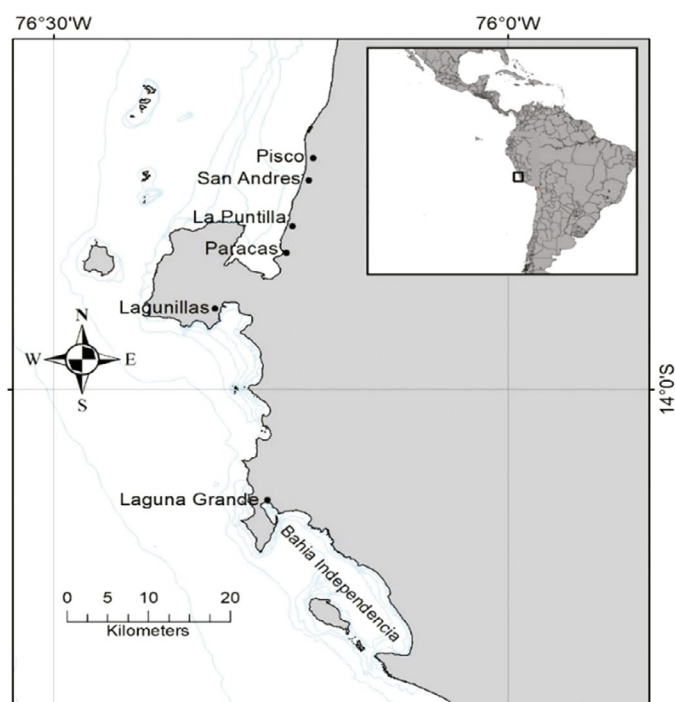


Figure 1. Map of the study area, located in the Pisco Province in Southern – Central Peru, the black dots indicate the places where *Chrysaora plocamia* was sampled, the completely surveyed area was within 50 km

Figura 1.- Mapa del área de estudio, localizada en la provincia de Pisco. Los puntos negros indican los lugares donde se muestreó *Chrysaora plocamia*. El área estudiada abarcó 50 km

To study the monthly size structure, we measured 423 individuals of *C. plocamia* from December 2016 to April 2017, biometrics were focused on two specific geographical areas located within the PNR: Paracas (13°50'S, 76°15'W) and the port of Lagunillas (13°53'S, 76°18'W), both located just at 10 km apart. These locations were chosen since it is an important *C. plocamia* hotspots where this species occurrence is very frequent (QUIÑONES, 2008). Thus, we use this information to determine the monthly growth throughout the "jellyfish season", using only fresh-stranded individuals and alive individuals in shallow coastal areas, we measure all fresh and complete individuals. When juvenile and ephyra were registered, individuals up to 3 mm diameter were considered ephyra (G. Tiseo, Pers Comm).

Jellyfish abundance and overwinter determination. We analyze the Pisco artisanal purse seine fleet targeting anchoveta (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842). The total fishing area of this local fishery is less than 250 km², located between 13°36'S to 13°46'W, just 20 km long, and from 0.5 to 20 km offshore. In this small area, a complete year from October 2016 until September 2017 was daily registered for *C. plocamia* bycatch, expressed in kg jellyfish 1000 m⁻³. A total of 3382 landing operations were analyzed, for a total of 152 fishing vessels. Bycatch biomass of *C. plocamia* was standardized to net filtered volume (kg 1000 m⁻³). The filtered volume (m³) was estimated for each vessel. The nets worked on the surface, the average height of the nets was 30 m. In the water nets only work effectively in the first 20 m of the water column, catches less than 1 kg were considered a zero value. The filtered volume was estimated assuming that the net forms a cylinder, as presented in equation (1). The radius of the net was obtained from the perimeter of the net (m) as seen in equation (2). The net perimeter ranges from 160 to 396 m in length and from 28 to 32 m in height.

$$\text{Filtered volume (m}^3\text{)} = (\pi \times r^2) \times \text{net height} \quad (1)$$

$$r = r = \left(\frac{\text{Net perimeter}}{2} \right) \div \pi \quad (2)$$

In addition, we carried out seasonal scuba-diving sightings in four years (2004-2007). This information was obtained opportunistically

Para el estudio de la estructura de tamaño mensual, se midieron 423 individuos de *C. plocamia* desde diciembre de 2016 hasta abril de 2017. Se centró la biometría en dos áreas geográficas específicas dentro de la RNP: Paracas (13°50'S, 76°15'O) y el puerto de Lagunillas (13°53'S, 76°18'O), separadas por solo 10 km. Estas localidades fueron seleccionadas debido a su importancia crítica para *C. plocamia*, donde la especie se encuentra con alta frecuencia (QUIÑONES, 2008). Se utilizó esta información para determinar el crecimiento mensual durante la "temporada de medusas", midiendo únicamente individuos recién varados y vivos en áreas costeras poco profundas, y se registraron todos los individuos frescos y completos. Los individuos de hasta 3 mm de diámetro se consideraron éfiras (G. Tiseo, comunicación personal).

Abundancia de medusas y determinación de la sobrevivencia invernal. Se analizó la flota artesanal de cerco de Pisco, dedicada a la pesca de anchoveta (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842). El área total de pesca de esta flota es inferior a 250 km², ubicada entre las coordenadas 13°36'S y 13°46'O, con una longitud de solo 20 km y de 0,5 a 20 km mar adentro. Se registró diariamente la captura incidental de *C. plocamia* desde octubre de 2016 hasta septiembre de 2017, expresada en kg medusa 1000 m⁻³. Se analizaron 3382 operaciones de desembarque, involucrando a 152 embarcaciones pesqueras. La biomasa de captura incidental de *C. plocamia* se estandarizó al volumen filtrado por la red (kg 1000 m⁻³) y para cada embarcación, se estimó el volumen filtrado (m³). Las redes trabajaron en la superficie, cuyas alturas en promedio son de 30 m. En el agua, las redes solo funcionan efectivamente en los primeros 20 m de la columna de agua, a las capturas menores de 1 kg se consideraron con valor cero. Se estimó el volumen filtrado para cada embarcación asumiendo que la red forma un cilindro, utilizando la ecuación (1), donde el radio de la red se obtuvo a partir de su perímetro según la ecuación (2), los rangos del perímetro variaron de 160 a 396 m y la altura de 28 a 32 m.

$$\text{Volume Filtrado (m}^3\text{)} = (\pi \times r^2) \times \text{altura a la red} \quad (1)$$

$$r = \left(\frac{\text{Perímetro de la red}}{2} \right) \div \pi \quad (2)$$

Además, durante cuatro años (2004-2007), se efectuaron avistamientos estacionales al efectuar buceo autónomo. Estos datos se obtuvieron

during the research surveys carried out by IMARPE in Bahía Independencia (14°09'-14°19'S). Each survey consisted of approximately 200 scuba diving sampling points, to evaluate the biomass of commercial bivalves. When the scientific diver was ascending slowly towards the surface, *C. plocamia* was counted, if present, in the entire water column. We gather the information at a seasonal scale: the number of jellyfish sightings per station, the geographical position, and the total extension (km²) of the jellyfish occurrence. We use all the mentioned surveys carried out during wintertime to determine the presence of *C. plocamia*, to determine the persistence of alive individuals during winter months. Senescent jellyfish on the sea floor was observed by scuba divers.

Environmental context - El Niño Coastal Index (ICEN)

El Niño Coastal Index (ICEN) is based on Sea Surface Temperature (SST) anomalies eastward El Niño region 1 + 2 (90°W - 80°W, 0° - 10°S). ICEN is calculated by the means of monthly average SST during a 70-year time series (1950–2020) measured at five coastal stations along the Peruvian coast. <http://www.met.igp.gob.pe/datos/icen.txt>. Therefore, ICEN represents the best estimation of the coastal SST variation in Peru, being positively correlated with other El Niño indexes (TAKAHASHI *et al.*, 2014). Because El Niño is an interannual time scale event, a 3-month moving average is applied to reduce high-frequency fluctuations. Different thresholds are characterized for categories of temperature anomalies (warm and cold with different magnitudes) that would apply for each month. Therefore, it would be in the presence of El Niño or La Niña on the coast when abnormally warm or cold conditions, respectively and according to ICEN, will be presented for at least three consecutive months (TAKAHASHI *et al.*, 2014)

Statistical analysis

Normal distribution analysis

The Kolmogorov-Smirnov (KS) test was used to contrast the null hypothesis of normal distribution of the residuals *X* of the analyzed model (LILLIEFORS, 1967). This test was applied on the standardized residuals of the linear model between size (cm) of the scyphozoan jellyfish (*C. plocamia*) and time (days):

cuando se efectuaban evaluaciones de moluscos bivalvos comerciales, llevadas a cabo por IMARPE en bahía Independencia (14°09'-14°19'S); cada evaluación, efectuó, aproximadamente, 200 puntos de muestreo de buceo con equipo autónomo. Durante el lento ascenso del buzo científico, al avistarse a *C. plocamia*, se contabilizó su presencia en toda la columna de agua. Se recopilieron datos a escala estacional sobre el número de avistamientos de medusas por estación de muestreo, su posición geográfica y la extensión total (km²) con presencia de medusas. Todas las evaluaciones llevadas a cabo en invierno, fueron utilizadas para determinar la presencia persistente de individuos vivos, observando medusas senescentes en el fondo marino.

Contexto medioambiental – Índice Costero El Niño (ICEN)

El ICEN se basa en las anomalías de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) al este de la región El Niño 1 + 2 (90°O - 80°O, 0° - 10°S). Este índice se calcula promediando mensualmente la TSM durante una serie temporal de 70 años (1950-2020) en cinco estaciones costeras a lo largo de la costa peruana (<http://www.met.igp.gob.pe/datos/icen.txt>). El ICEN proporciona una estimación precisa de la variación de la TSM costera en Perú y está positivamente correlacionado con otros índices de El Niño (TAKAHASHI *et al.*, 2014). Dado que El Niño es un evento de escala temporal interanual, se aplica un promedio móvil de tres meses para reducir las fluctuaciones de alta frecuencia. Se establecen diferentes umbrales para las categorías de anomalías de temperatura (cálidas y frías con diferentes magnitudes), lo que permite determinar la presencia de El Niño o La Niña en la costa basándose en condiciones anormalmente cálidas o frías, respectivamente, según el ICEN, durante al menos tres meses consecutivos (TAKAHASHI *et al.*, 2014).

Análisis estadísticos

Análisis de la distribución normal

Se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS) para contrastar la hipótesis nula de distribución normal de los residuos *X* del modelo analizado (LILLIEFORS, 1967). Esta prueba se aplicó a los residuos estandarizados del modelo lineal entre el tamaño (cm) de la escifomedusa (*C. plocamia*) y el tiempo (días):

H0: The analyzed model follows a normal distribution.

H1: The analyzed model does not follow a normal distribution.

Contrast statistic:

$$D = \sup |\hat{F}_n(X_i) - F_0(X_i)|$$

Where:

X_i : is the i -th value observed in the sample (whose values have been previously ordered from lowest to highest).

$\hat{F}_n(X_i)$: is an estimator of the probability of observing values less than or equal to X_i .

$F_0(X_i)$: is the probability of observing values less than or equal to X_i when H0 is true.

Spearman correlation

The Spearman rank-order correlation coefficient is a non-parametric measure of the strength and direction of association that exists between two variables measured on at least an ordinal scale. It is denoted by the symbol ρ (rho). The test is used for either ordinal variables or for continuous data that has failed the necessary assumptions, such as normal distribution data or homogeneity of variance. This method was used for correlations between the size (cm), ICEN index, and Sea Surface Temperature (SST) (SPEARMAN, 1904).

Nonlinear regression

Complementarily, we use Generalized Additive Model (GAM) to determine the relationship between the jellyfish size and time in days. The GAM is defined as a semi-parametric method using smooth functions, allowing determining the shape of the relationship between variables (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990; WOOD, 2006), for this reason, this study seeks to find these possible relationships according to the following formula:

$$Y_i = \beta_0 + \sum_{j=1}^p f_j(x_i) + \varepsilon_i$$

$$\text{Log}(E(\text{Size})) = \beta_0 + f_1(\text{Days}) + \varepsilon_1$$

H0: El modelo analizado sigue una distribución normal.

H1: El modelo analizado no sigue una distribución normal.

Estadístico de contraste:

$$D = \sup |\hat{F}_n(X_i) - F_0(X_i)|$$

Donde:

X_i : es el i -ésimo valor observado en la muestra (cuyos valores han sido previamente ordenados de menor a mayor).

$\hat{F}_n(X_i)$: es un estimador de la probabilidad de observar valores menores o iguales a X_i .

$F_0(X_i)$: es la probabilidad de observar valores menores o iguales a X_i cuando H0 es verdadera.

Correlación de Spearman

El coeficiente de correlación por rangos de Spearman es una medida no paramétrica de la fuerza y dirección de la asociación que existe entre dos variables medidas al menos en una escala ordinal. Se denota con el símbolo ρ (rho). La prueba se utiliza tanto para variables ordinales como para datos continuos que no cumplen con los supuestos necesarios, como la distribución normal o la homogeneidad de la varianza. Este método se utilizó para las correlaciones entre el tamaño (cm), el índice ICEN y la Temperatura Superficial del Mar (TSM) (SPEARMAN, 1904).

Regresión no lineal

El Modelo Aditivo Generalizado (MAG) se utilizó de forma complementaria para determinar la relación entre el tamaño de las medusas y el tiempo en días. El MAG se define como un método semiparamétrico que utiliza funciones suaves, permitiendo determinar la forma de la relación entre las variables (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990; WOOD, 2006). Por esta razón, este estudio busca encontrar estas posibles relaciones según la siguiente fórmula:

$$Y_i = \beta_0 + \sum_{j=1}^p f_j(x_i) + \varepsilon_i$$

$$\text{Log}(E(\text{Tamaño})) = \beta_0 + f_1(\text{Días}) + \varepsilon_1$$

Where:

Y_i = Response variable (size in cm)

β_0 = Intercept

f_j = Smoothing function of the covariates

x_i = Covariate or predictor variables (days)

ϵ_i = Residual or error

The GAM is a special type of semi-parametric regression that supports the typical non-normality of data and is very useful for analyzing large amounts of information (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990). All calculations were performed using the R program, with the *mgcv* (WOOD, 2020), *statmod* (SMYTH, 2020), and *tweedie* (DUNN, 2020) packages.

Multivariate analysis

The Principal Component Analysis (PCA) is a useful technique to reduce the dimensionality of a data set, it is important because it seeks the classification of less correlated groups in terms of least squares, it aims to transform a set of variables, which components are characterized by being unrelated to each other, as a measure of the amount of information incorporated in a component. In other words, the higher the variance is, the greater the amount of information about each component is incorporated. These associations can allow explaining, for example, resource-environment relationships (PEARSON, 1901; HOTELLING, 1933, 1936). In this work, we employed Principal Component Analysis to investigate the size (cm), ICEN and SST relationships.

We perform the Correspondence Analysis (CA) to study the relationships between qualitative variables: Seasons (summer, fall, winter, spring) in contrast to quantitative variables from PCA. We applied the statistical methodology using the R program (R version 3.6.3 for Windows), using the Package *ade4* version 1.7-15 (DRAY *et al.*, 2020).

The Classification and Regression Tree (CART) was employed to analyze the relationship between the continuous variable size composition (cm) and the predictor variables such as 1) austral seasons:

Donde:

Y_i = Variable de respuesta (tamaño en cm)

β_0 = Intercepto

f_j = Función de suavizado de las covariables

x_i = Covariable o variables predictoras (días)

ϵ_i = Residuo o error

El MAG es un tipo especial de regresión semi-paramétrica que soporta la no normalidad típica de los datos y es muy útil para analizar grandes cantidades de información (HASTIE & TIBSHIRANI, 1990). Todos los cálculos se realizaron utilizando el programa R, con los paquetes *mgcv* (WOOD, 2020), *statmod* (SMYTH, 2020) y *tweedie* (DUNN, 2020).

Análisis multivariado

Se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para reducir la dimensionalidad de los datos. Es importante porque busca la clasificación de grupos menos correlacionados en términos de mínimos cuadrados y, tiene como objetivo transformar un conjunto de variables cuyos componentes se caracterizan por no estar relacionados entre sí, como medida de la cantidad de información incorporada en un componente. En otras palabras, cuanto mayor sea la varianza, mayor será la cantidad de información sobre cada componente incorporada. Estas asociaciones pueden permitir explicar, por ejemplo, las relaciones entre recursos y medio ambiente (PEARSON, 1901; HOTELLING, 1933, 1936). En el presente trabajo, se aplicó el Análisis de Componentes Principales para investigar las relaciones entre tamaño (cm), ICEN y TSM.

El Análisis de Correspondencias (AC) se realizó para estudiar las relaciones entre variables cualitativas: estaciones (verano, otoño, invierno, primavera) en contraste con las variables cuantitativas del ACP. Se empleó la metodología estadística utilizando el programa R (versión 3.6.3 para Windows), con el paquete *ade4* versión 1.7-15 (DRAY *et al.*, 2020).

El Árbol de Clasificación y Regresión (ACR) se utilizó para analizar la relación entre la variable continua de composición de tamaño (cm) y las variables predictoras como: 1) estaciones australes: verano (enero, febrero y marzo), otoño (abril, mayo y ju-

summer (January, February, and March), fall (April, May, and June), winter (July, August, and September) and spring (October, November, and December), and 2) Inter-annual periods (El Niño, La Niña, and Normal). CART form groups that are increasingly homogeneous for the response variable. The beginning of the construction of a regression tree is the recursive dichotomous division of the data from the predictor variables (DE'ATH & FABRICIUS, 2000) taking into account if the response variable is continuous. After the construction of the tree, the optimal cutting size of the tree was determined, which is called "pruning" (BREIMAN *et al.*, 1984). Tree pruning can be done using some criteria. The first criteria are the use of the complexity parameter (CP). The CP is a notification parameter of the tree branches; the regression model is formulated according to the following expression:

Size~Season + Interannual Period

All calculations were performed using the R program, with the *rpart* (THERNEAU *et al.*, 2019), and *care* (ZUBER *et al.*, 2017) packages.

3. RESULTS

Seasonal size structure

We measured 1,535 *C. plocamia* individuals, considering only fresh medusae. Sizes showed a continuous increase through seasons. Very small individuals were registered in winter (mean: 1.5 ± 1.03 cm, $n = 316$), a strong increase was observed in spring (mean: 20.5 ± 14.9 cm $n = 296$), increasing even more in summer (mean: 43.5 ± 14.9 cm, $n = 688$) and finally, the bigger ones were registered in fall (mean: 48.6 ± 13.9 , $n = 235$) (Fig. 2). There were significant differences between seasons (One-way ANOVA, $p < 0.05$, Tukey HSD). From the small individuals registered in winter, only 4.8% ($n = 15$) were ephyra (Fig. 3), suggesting that *C. plocamia* strobilation takes place during this season. We observed these small individuals in Paracas shallow waters ($13^{\circ}50'28.2''S$; $76^{\circ}15'27.4''W$) at just 1.5 m depth in August 2012. The size structure at monthly scales (2016-2017) also showed a continuous size increase, with bell diameter (cm) means of 28.5 ± 14.3 , $n = 57$ in December; 35.8 ± 14.3 , $n = 111$ in January; 38.2 ± 10.5 , $n = 109$ in February; 42.5 ± 11.7 , $n = 83$ in March and finally 54.1 ± 18.6 , $n = 63$ in April. (Fig. 4).

nio), invierno (julio, agosto y septiembre) y primavera (octubre, noviembre y diciembre) y, 2) períodos interanuales (El Niño, La Niña y Normal). El ACR forma grupos que son cada vez más homogéneos para la variable de respuesta. El inicio de la construcción de un árbol de regresión es la división dicotómica recursiva de los datos a partir de las variables predictoras (DE'ATH & FABRICIUS, 2000), tomando en cuenta si la variable de respuesta es continua. Después de la construcción del árbol, se determinó el tamaño óptimo de corte del árbol, lo que se llama "poda" (BREIMAN *et al.*, 1984). La poda del árbol se puede realizar utilizando algunos criterios. El primer criterio es el uso del parámetro de complejidad (PC). El PC es un parámetro de notificación de las ramas del árbol; el modelo de regresión se formula según la siguiente expresión:

Tamaño~Estación + Período Interanual

Todos los cálculos se realizaron utilizando el programa R, con los paquetes *rpart* (THERNEAU *et al.*, 2019) y *care* (ZUBER *et al.*, 2017).

3. RESULTADOS

Estructura estacional de tamaños

Se analizaron 1535 individuos de *C. plocamia*, considerando exclusivamente medusas frescas. Los tamaños exhibieron un incremento continuo a lo largo de las estaciones. Durante el invierno, se registraron individuos muy pequeños (media: $1,5 \pm 1,03$ cm, $n = 316$); se observó un notable aumento en primavera (media: $20,5 \pm 14,9$ cm, $n = 296$), el cual se intensificó en verano (media: $43,5 \pm 14,9$ cm, $n = 688$), y finalmente, se registraron los tamaños más grandes en otoño (media: $48,6 \pm 13,9$ cm, $n = 235$) (Fig. 2). Se identificaron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA de una vía, $p < 0,05$, HSD de Tukey). Del total de individuos pequeños registrados en invierno, solo el 4,8% ($n = 15$) correspondían a éfiras (Fig. 3), lo que sugiere que la estrobilación de *C. plocamia* ocurre durante esta temporada. Estos individuos pequeños fueron observados en aguas someras de Paracas ($13^{\circ}50'28,2''S$; $76^{\circ}15'27,4''O$), a una profundidad de solo 1,5 m en agosto de 2012. Además, la estructura de tamaños mensual (2016-2017) mostró un incremento continuo, con medias de diámetro de campana (cm) de $28,5 \pm 14,3$, $n = 57$ en diciembre; $35,8 \pm 14,3$, $n = 111$ en enero; $38,2 \pm 10,5$, $n = 109$ en febrero; $42,5 \pm 11,7$, $n = 83$ en marzo; y finalmente $54,1 \pm 18,6$, $n = 63$ en abril (Fig. 4).

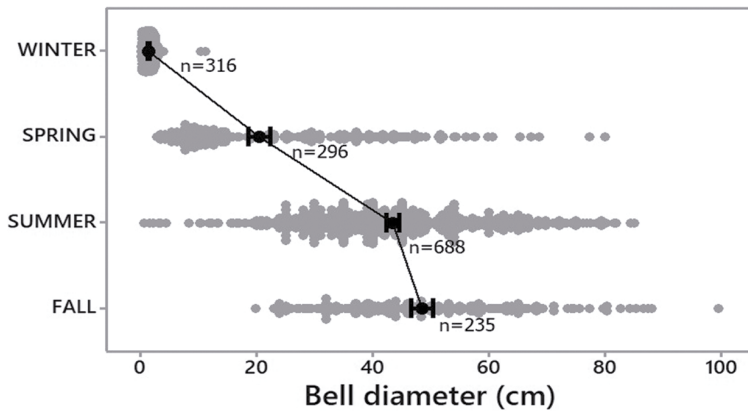


Figure 2. Interval-plot of the monthly size structure of the jellyfish *Chrysaora plocamia* off Peru, within the Marine Reserve of Paracas, central Peru, during 2016-2017. Grey dots represent the data, black dots are mean values, the straight black lines join the size means for each month, sample size for each season is shown. Part of the information was taken from GIBBONS *et al.* (2021)

Figura 2.- Gráfico de intervalo de la estructura de tamaño mensual de la medusa *Chrysaora plocamia* frente a las costas de Perú, dentro de la Reserva Marina de Paracas, en el centro del país, durante 2016-2017. Los puntos grises representan los datos, los puntos negros son los valores medios, las líneas negras rectas unen los valores medios de tamaño para cada mes, y se muestra el tamaño de la muestra para cada estación. Parte de la información fue tomada de GIBBONS *et al.* (2021)



Figure 3. Ephyra and Metaephyra of *Chrysaora plocamia* recorded in the field in Paracas, Central Peru in winter 2012

Figura 3.- Éfira y Metaéfira de *Chrysaora plocamia* registradas en Paracas, centro de Perú en invierno 2012

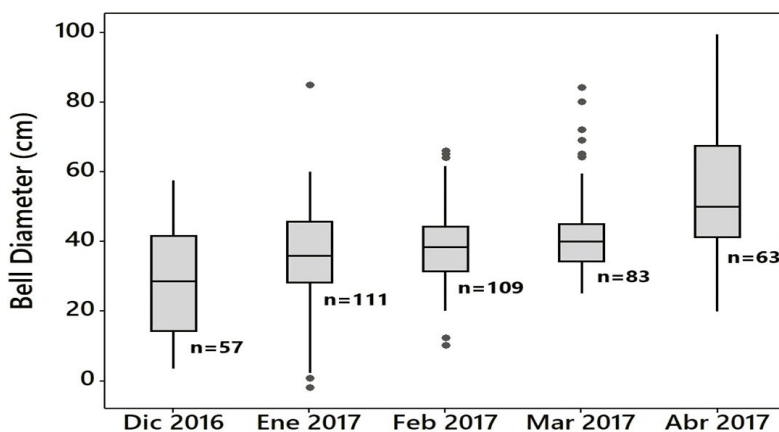


Figure 4. Box-plot of the monthly size structure of *Chrysaora plocamia* off Peru, within the Marine Reserve of Paracas, central Peru, during 2016-2017. Lines within boxes represent the median, the ends of the boxes represent the upper and lower quartiles and error bars represent the highest and lowest observations. Small black circles represent outliers

Figura 4.- Diagrama de caja de la estructura de tamaño mensual de *Chrysaora plocamia* frente a las costas de Perú, dentro de la Reserva Marina de Paracas, en el centro del país, durante 2016-2017. Las líneas dentro de las cajas representan la mediana, los extremos de las cajas representan el tercer y primer cuartil, y las barras de error representan las observaciones más altas y más bajas. Los pequeños círculos negros representan valores atípicos

Size – time relationship using GAM modeling

The GAM was applied to determine the relationship between the size (cm) of jellyfish and the time in days. Relationship between both variables is highly complex, according to the Kolmogorov-Smirnov test on the standardized residuals of the linear model. It was found that the relationship between both variables is not linear ($KS_{(1534,1)} = 0.094$, $p < 0.01$) ($edf = 8.96$) with a significant relationship between them ($p < 0.05$). On the other hand, we register a steep increase in size during the austral spring, reaching its maximum in May in mid-fall. In June, we registered a size decrease, observing the smallest individuals between August and September during the austral winter (Fig. 5).

Jellyfish abundance at seasonal scales

Regarding by-catch abundances, in the artisanal purse seine fishery of Pisco, the highest *C. plocamia* biomass expressed in kg jellyfish 1000 m^{-3} , was recorded during summer with a mean of 0.053 kg (range: 0-3.8, $n=643$). Followed by spring with a mean 0.0048 kg (range: 0-1.6, $n=798$), and then fall with mean 0.0029 kg (range: 0-0.96, $n=950$). Finally, during winter with very low values, having a mean of 0.0002 kg (range: 0-0.053, $n=991$), being two and a half orders of magnitude less than in summer (Fig. 6).

Relación tamaño-tiempo mediante el MAG

Se aplicó el Modelo Aditivo Generalizado (MAG) para investigar la relación entre el tamaño (cm) de las medusas y el tiempo en días. La naturaleza de esta relación resultó altamente compleja, según indicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov aplicada a los residuos estandarizados del modelo lineal. Se encontró evidencia de que la relación no es lineal ($KS_{(1534,1)} = 0,094$, $p < 0,01$) ($edf = 8,96$) aunque se observó una asociación significativa entre ambas variables ($p < 0,05$). Además, se registró un notable incremento en el tamaño durante la primavera austral, alcanzando su punto máximo en mayo, a mediados del otoño. En contraste, se observó disminución en el tamaño durante junio, los individuos más pequeños se registraron entre agosto y septiembre, durante el invierno austral. (Fig. 5).

Abundancia de medusas a escala estacional

En relación a las abundancias de pesca incidental en la pesquería de cerco artesanal de Pisco, se observó que la mayor biomasa de *C. plocamia*, expresada en kg medusa 1000 m^{-3} , ocurrió durante el verano, con una media de 0,053 kg (rango: 0-3,8; $n=643$). Le siguió la primavera, con una media de 0,0048 kg (rango: 0-1,6; $n=798$), y luego el otoño, con una media de 0,0029 kg (rango: 0-0,96; $n=950$). Durante el invierno, se registraron valores significativamente más bajos, con una media de 0,0002 kg (rango: 0-0,053; $n=991$), siendo dos órdenes y medio de magnitud menor que en verano (Fig. 6).

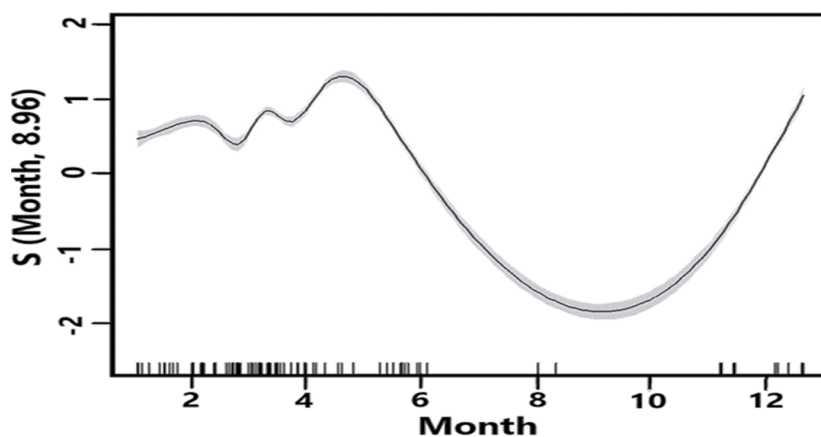


Figure 5. Monthly size structure of *Chrysaora plocamia* results of the General Additive Model (GAM), the response variable is highly non-linear ($edf = 8.96$), showing a strong increase in size (bell diameter cm) from winter to the end of autumn, where the highest sizes were registered

Figura 5.- La estructura de tamaño mensual de *Chrysaora plocamia*, resultado del Modelo Aditivo Generalizado (MAG), muestra una variable de respuesta altamente no lineal ($edf = 8,96$), exhibiendo un fuerte aumento en el tamaño (diámetro de campana en cm) desde el invierno hasta finales del otoño, donde se registraron los tamaños más altos

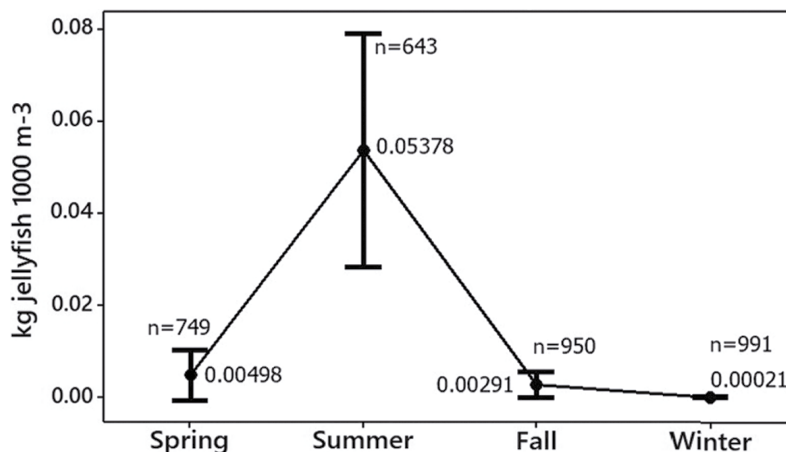


Figure 6. Interval-plot of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) bycatch (kg jellyfish 1000 m³ of filtered seawater) in the artisanal purse seine fishery of Pisco (Oct 2016 – Sep 2017). The letter “n” represents the total number of hauls (sample size). The jellyfish bycatch was two orders of magnitude higher in Summer compared to Winter, and one order of magnitudes in Spring and Fall compared to Winter, were jellyfish occurrence was almost nonexistence. Adapted from GIBBONS *et al.* (2021)

Figura 6.- Gráfico de intervalo de la captura incidental de medusas (kg medusa 1000 m³ de agua de mar filtrada) en la pesquería de cerco artesanal de Pisco (octubre de 2016 a septiembre de 2017). La letra “n” representa el número total de lances (tamaño de la muestra). La captura incidental de medusas fue dos órdenes de magnitud mayor en verano en comparación con el invierno, y un orden de magnitud mayor en primavera y otoño en comparación con el invierno, donde la presencia de medusas fue casi inexistente. Adaptado de GIBBONS *et al.* (2021)

In the scuba diving surveys in Bahía Independencia, a seasonal progression in *C. plocamia* occurrence in the water column was registered (2004-2007). The largest jellyfish geographical coverage was registered in summer (22.43 km²), n=1045 jellyfishes; followed by fall (10.29 km²), n= 610 jellyfishes; then spring (3.81 km²), n= 474 jellyfishes. During winter season was almost nonexistent (0.068 km²), with only a few individuals were sighted (Fig. 7).

Overwinter

Concerning overwinter, we register two events of *C. plocamia* mass die-off, when senescent and dead jellyfishes were lying on the seabed. The first in Tunga, Bahía Independencia (14°15’S, 76°08’W) in early June 2012, at a depth of 18 m, and the second in Puerto Eten (06°56’S, 79°52’W) in June 2018 at 20 m depth, this last one out of the range of our survey, however, we present this information to strengthen our data regarding the presence of *C. plocamia* during winter. In the first die-off, *C. plocamia* was preyed on by various species of crabs, such as *Hepatus chilensis*, *Platymera gaudichaudii*, and *Cancer plebejus*. It is worth mentioning that on a

En las evaluaciones realizadas en bahía Independencia entre 2004 y 2007 utilizando el buceo, se observó variación estacional de presencia de *C. plocamia* en la columna de agua. La mayor cobertura geográfica de medusas se registró en verano (22,43 km²), con n=1045 medusas, seguido por el otoño (10,29 km²), con n=610 medusas, y la primavera (3,81 km²), con n=474 medusas. Durante el invierno, la presencia de medusas fue casi inexistente (0,068 km²), con avistamientos muy escasos de individuos (Fig. 7).

Sobrevivencia invernal

Durante el invierno, se documentaron dos eventos de muerte masiva de *C. plocamia*, caracterizados por presencia de medusas senescentes y muertas en el lecho marino. El primero ocurrió en Tunga, bahía Independencia (14°15’S, 76°08’O), a principios de junio de 2012, a una profundidad de 18 m. El segundo evento tuvo lugar en Puerto Eten (06°56’S, 79°52’O) en junio de 2018, a 20 m de profundidad, aunque este último se encontraba fuera del alcance de nuestra investigación; no obstante, se presenta esta información para robustecer nuestros datos sobre la presencia de la especie durante el invierno. Durante el primer evento de muerte masiva, se observó que *C. plocamia* fue depredada por varias especies de cangrejos, incluyendo a *Hepatus chilensis*, *Platymera gaudichaudii* y *Cancer plebejus*. Es

couple of occasions, large *C. plocamia* adults were registered by artisanal purse seiners during winter 2018, with very few *C. plocamia* individuals captured in early-august off Lambayeque (~06°33'S, 80°14'W) and Pisco (13°44'S, 76°13'W) in mid-august.

relevante mencionar que, en un par de ocasiones durante el invierno de 2018, pescadores artesanales registraron la presencia de ejemplares adultos grandes de *C. plocamia*. Hubo avistamientos muy limitados a principios de agosto frente a Lambayeque (~06°33'S, 80°14'O) y a mediados del mismo mes en Pisco (13°44'S, 76°13'O).

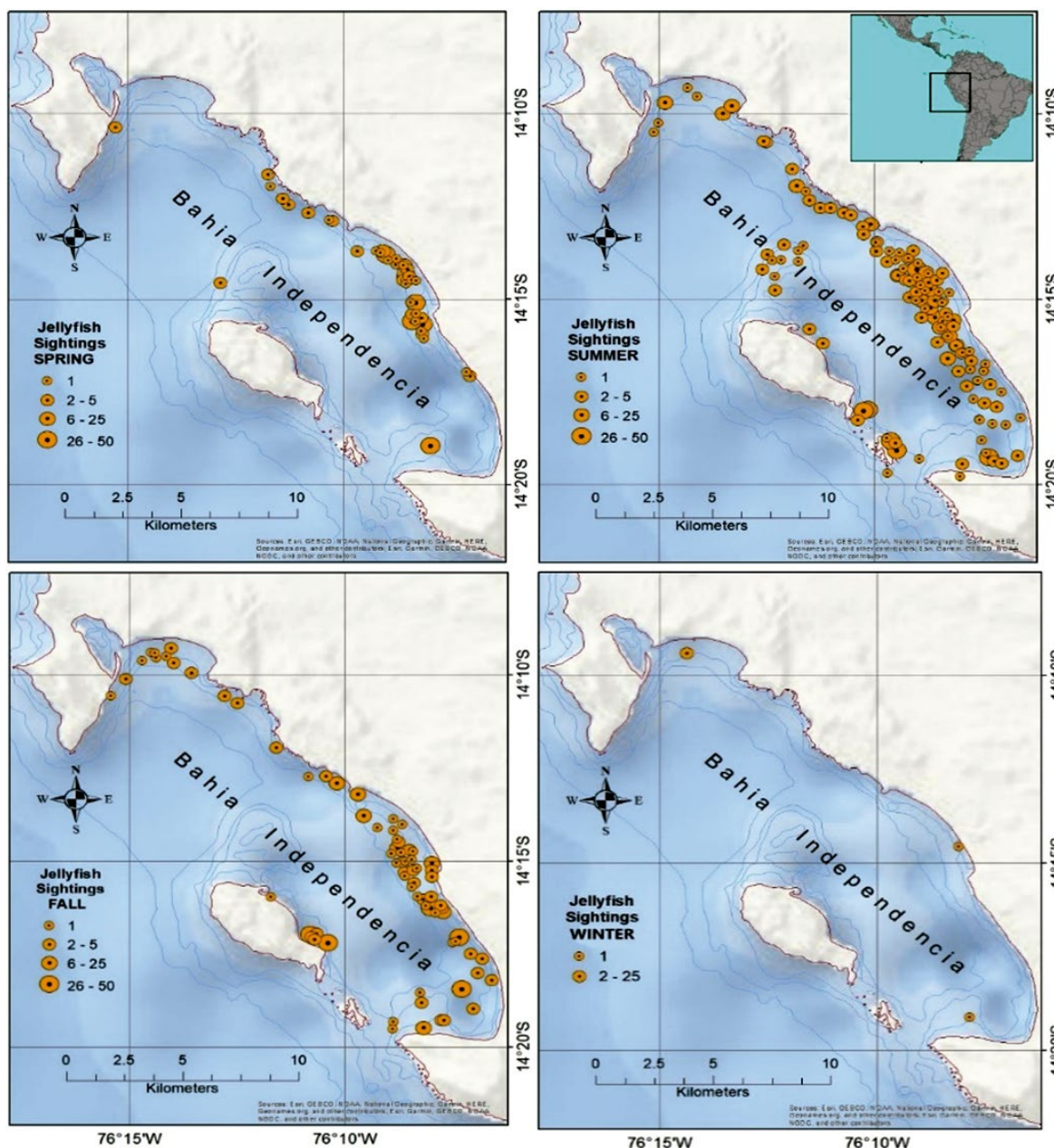


Figure 7. Seasonal sightings of *Chrysaora plocamia* in Bahia Independencia, central Peru (2004-2007), orange circles are scuba diving sightings in the water column, size of the circle means abundance. The highest aggregations were in summer, followed by fall, then spring, and very low numbers in winter. Adapted from GIBBONS *et al.* (2021)

Figura 7.- Avistamientos estacionales de *Chrysaora plocamia* en Bahía Independencia, en el centro de Perú (2004-2007), los círculos naranjas representan avistamientos de buceo en la columna de agua, el tamaño del círculo indica la abundancia. Las mayores agregaciones se registraron en verano, seguidas por el otoño, luego la primavera y números muy bajos en invierno. Adaptado de GIBBONS *et al.* (2021)

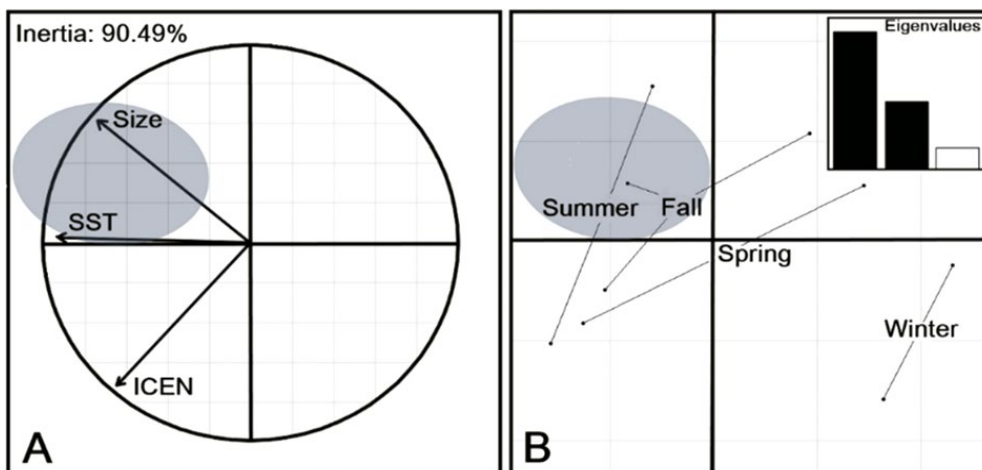


Figure 8. Principal Component Analysis (PCA) showed an accumulated inertia of 90.49%. *C. plocamia* size and Sea Surface Temperature (SST) were associated with component 1 (y-axis) at -0.74 and -0.92 respectively. Conversely, El Niño Coastal Index (ICEN) was strongly associated (corr=-0.72) with component 2 (x-axis) (A). In the Correspondence Analysis (CA), *C. plocamia* bigger sizes (shaded areas) were positively correlated with summer and fall seasons (B)

Figura 8.- El Análisis de Componentes Principales (ACP) mostró una inercia acumulada del 90,49%. El tamaño de *C. plocamia* y la Temperatura Superficial del Mar (TSM) se asociaron con el componente 1 (eje y) en -0,74 y -0,92, respectivamente. Por el contrario, el Índice Costero El Niño (ICEN) se asoció fuertemente (corr=-0,72) con el componente 2 (eje x) (A). En el Análisis de Correspondencias (AC), los tamaños más grandes de *C. plocamia* (áreas sombreadas) se correlacionaron positivamente con las estaciones de verano y otoño (B)

Multivariate analysis

With the PCA and CA, we seek to explain the existing associations between the following quantitative variables: bell diameter size (cm), ICEN, and SST, and their relations with the qualitative variables winter, spring, summer, and fall. For the PCA, an accumulated inertia percentage of 90.49% was observed between components 1 and 2. The *C. plocamia* size and SST variables, were associated with component 1 (cor = -0.74 and -0.92 respectively). Conversely, concerning the El Niño Coastal Index (ICEN), it was associated with component 2 (cor = -0.72) (Fig. 8A). Compared with the Correspondence Analysis (CA), the larger jellyfish bell diameters and the increase of the SST corresponded to the summer and fall seasons (Fig. 8B). On the other hand, the Spearman coefficient for the relation between the size and the SST was highly significant ($\rho=0.60$; $p < 0.001$).

Results of the analysis of the relationship between jellyfish size and the austral seasons (summer, fall, winter, and spring) and the in-

Análisis multivariado

Se exploraron las asociaciones entre las variables cuantitativas siguientes: tamaño del diámetro de campana (cm), ICEN y TSM, así como sus relaciones con las variables cualitativas de invierno, primavera, verano y otoño mediante el uso de Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Correspondencias (AC). El ACP reveló una inercia acumulada del 90,49% entre los componentes 1 y 2. Se encontró que el tamaño de *C. plocamia* y la TSM estuvieron asociados con el componente 1 (correlaciones de -0,74 y -0,92 respectivamente), mientras que el Índice Costero El Niño (ICEN) se relacionó con el componente 2 (correlación de -0,72) (Fig. 8A). En contraste, el Análisis de Correspondencias (AC) destacó que los diámetros de campana más grandes de las medusas y el aumento de la TSM se correspondieron con las estaciones de verano y otoño (Fig. 8B). Además, se encontró una correlación significativa y positiva entre el tamaño de *C. plocamia* y la TSM según el coeficiente de Spearman ($\rho=0,60$; $p < 0,001$).

Los resultados del análisis de la relación entre el tamaño de las medusas y las estaciones australes (verano, otoño, invierno y primavera), así como los

ter-annual periods (El Niño, La Niña and Normal), show five nodes with a complexity parameter of a prune value of 0.007 (Fig. 9). At the level of importance, the season variable presented the highest percentage (66.12%), followed by the inter-annual changes (33.88%). Conversely, in Figure 9, the regression tree branches in two in the first division: On the right, summer-autumn, and the left, winter-spring. On the left, node 1 (316 individuals), explains that during the winter sizes were very small (1.48 cm); while in node 2 (296 individuals), the diameter increased to 20.47 cm during spring. On the right, there are three more nodes, in node 3 (330 individuals), a size of 36.61 cm was determined during summer in an El Niño period. In node 4 (138 individuals) sizes increase to 47.63 during fall. The fifth node (455 individuals), in the Normal and La Niña periods, shows a size of 47.68 cm.

períodos interanuales (El Niño, La Niña y Normal), se presentan en un árbol de regresión con cinco nodos, utilizando un parámetro de complejidad de poda de 0,007 (Fig. 9). La variable estación mostró la mayor importancia, con un porcentaje del 66,12%, seguida de los cambios interanuales, que representaron el 33,88%. En la Figura 9, el árbol de regresión se bifurca inicialmente en dos ramas: hacia la derecha, verano y otoño; y hacia la izquierda, invierno y primavera. En la rama izquierda, el nodo 1 (316 individuos) indica tamaños muy pequeños (1,48 cm) registrados durante el invierno, mientras que en el nodo 2 (296 individuos), el diámetro aumenta significativamente a 20,47 cm durante la primavera. En la rama derecha, se observan tres nodos adicionales: en el nodo 3 (330 individuos), se registró un tamaño de 36,61 cm durante el verano durante un período de El Niño. En el nodo 4 (138 individuos), los tamaños aumentan aún más a 47,63 cm durante el otoño. Finalmente, el quinto nodo (455 individuos), correspondiente a los períodos Normal y La Niña, muestra un tamaño promedio de 47,68 cm.

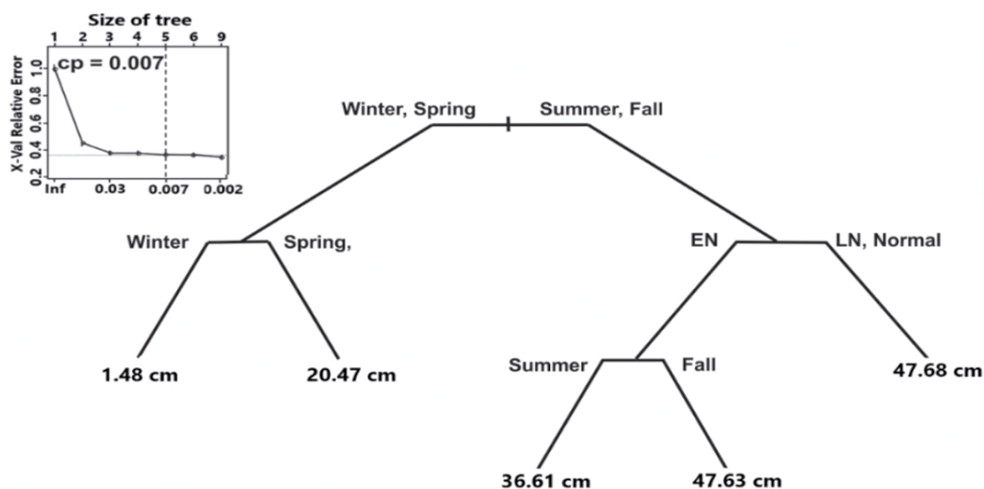


Figure 9. According to the Classification and Regression Tree (CART), the five nodes showed a prune value of 0.007. *C. plocamia* sizes showed a progressive increase through time of the pelagic phase, showing the lowest values in winter (1.48 cm), increasing in spring (20.47 cm), then summer (36.61cm), and the highest in fall (47.63 cm)

Figura 9.- Según el Árbol de Clasificación y Regresión (ACR), los cinco nodos mostraron un valor de poda de 0,007. Los tamaños de *C. plocamia* mostraron un aumento progresivo a lo largo del tiempo de la fase pelágica, presentando los valores más bajos en invierno (1,48 cm), aumentando en primavera (20,47 cm), luego en verano (36,61 cm) y alcanzando el valor más alto en otoño (47,63 cm)

4. DISCUSSION

Our results show that *C. plocamia* sizes are very small during winter, and then the following seasons are characterized by continuous growth of medusae, with the largest individuals registered in fall. We provide strong evidence that in *C. plocamia*, a single seasonal cohort is produced around midwinter. This is consistent with the classic MLC model, where a synchronized single cohort is produced in a given season, in our case only during winter (AGASSIZ, 1860). These assumptions are supported by jellyfish populations in temperate waters, where a single cohort grows and matures synchronously (LUCAS, 2001; LUCAS *et al.*, 2012). Interestingly, very small *C. plocamia* (mean 1.4 cm) was registered in August 2012 (austral winter) in Paracas, a common hotspot area for this jellyfish species, from the total sample only 5% were ephyra (Fig. 3). Further research on the population dynamics and reproductive biology of *C. plocamia* in this region could provide valuable insights into the ecology of this species and help inform conservation efforts to protect jellyfish populations in the area. During the same year in spring, summer, and fall the whole remaining life stages were registered in the nearby areas just between 2 and 5 km apart, confirming that there is no spatial segregation between juveniles and adults *C. plocamia* in the area.

Ephyra timing release in *Chrysaora lactea* was registered in the middle of the austral winter (August 1999) in São Sebastião, Brasil (TRONOLONE *et al.*, 2002), the same timing as our ephyras in Peru. We registered another outbreak of very small *C. plocamia* in Paracas during winter in July 2018, which was registered in photographs, bell diameters were approximately 2 to 3 cm. It seems that ephyras release in the field occurs during wintertime, however, the timing of release could vary from year to year, some years could be in early winter like in 2018, and other years could be in mid-winter like in 2012. Environmental variability and food availability could influence the timing of ephyra release. For instance, in the Northern Hemisphere, scyphomedusae ephyra is released during winter and early spring

4. DISCUSIÓN

Nuestros hallazgos indican que los tamaños de *C. plocamia* son notablemente pequeños durante el invierno, seguidos de un crecimiento continuo de las medusas en las estaciones siguientes, alcanzando los individuos más grandes en otoño. Proporcionamos evidencia sólida de que en *C. plocamia* se produce una sola cohorte estacional alrededor de mediados del invierno. Este patrón es coherente con el modelo clásico CVM, donde una cohorte única y sincronizada se desarrolla en una temporada dada, en nuestro caso, exclusivamente durante el invierno (AGASSIZ, 1860). Estas observaciones encuentran apoyo en las poblaciones de medusas en aguas templadas, donde una sola cohorte crece y madura de manera sincronizada (LUCAS, 2001; LUCAS *et al.*, 2012). Es interesante destacar que se registraron individuos muy pequeños de *C. plocamia* (con un promedio de 1,4 cm) en agosto de 2012 (invierno austral) en Paracas, una zona habitual para esta especie de medusa. Del total de la muestra, solo el 5% eran éfiras (Fig. 3). Investigaciones futuras sobre la dinámica poblacional y la biología reproductiva de *C. plocamia* en esta región podrían proporcionar información valiosa sobre la ecología de la especie y contribuir a los esfuerzos de conservación para proteger las poblaciones de medusas en la zona. Durante el mismo año, se registraron todas las etapas restantes de la vida de la medusa en áreas cercanas, entre 2 y 5 km de distancia, confirmando que no hay segregación espacial entre juveniles y adultos de *C. plocamia* en la zona.

Se observó la liberación de éfiras en *Chrysaora lactea* a mediados del invierno austral (agosto de 1999) en São Sebastião, Brasil (TRONOLONE *et al.*, 2002), coincidiendo con el momento de nuestras éfiras en Perú. También registramos otro brote de individuos muy pequeños de *C. plocamia* en Paracas, con diámetros de campana de 2 a 3 cm, durante el invierno en julio 2018, documentado en fotografías. Parece que la liberación de éfiras en el campo ocurre durante el invierno, aunque el momento puede variar de un año a otro; algunos años podría ocurrir a principios del invierno, como en 2018, y en otros, a mediados del invierno, como en 2012. La variabilidad ambiental y la disponibilidad de alimentos podrían influir en el momento de la liberación de éfiras. Por ejemplo, en el hemisferio norte, las éfiras de escifomedusas se liberan durante el invierno y principios de

from sessile scyphistomae (RUSSELL, 1970), probably as a consequence of the North Atlantic Index mechanisms influencing the advective / dispersal ephyra aggregations through changes in sea surface temperature, salinity, light and current strength (GRAHAM *et al.*, 2001; LUCAS, 2001). Besides, these climatic parameters might result in the improved availability of zooplankton or ichthyoplankton preys for juvenile medusae (BÅMSTEDT *et al.*, 1999; PLATT *et al.*, 2003). The timing of phytoplankton blooms and chlorophyll associated with sea surface temperature is related to ephyra release in China, which could vary depending on whether it is a jellyfish year (with big blooms) or not (XU *et al.*, 2013).

In Peru, small adult zooplankton (<1.5 mm), represented mainly by the copepods *Acartia tonsa*, *Clausocalanus jobei*, *Coryaceus dubius*, and *Paracalanus parvulus*, had two seasonal peaks, one in winter and the other in summer (AYÓN *et al.*, 2011), sizes of naupliar stages of *A. tonsa* varied between 110 and 290 μm (LEANDRO *et al.*, 2006). In Paracas, blooms of veliger D-larvae of scallop (*Argopecten purpuratus*) have a peak in winter, having mean abundances of 60 larvae m^{-3} (HIGAKI & TORRES, 2017), the size of these larvae is 90 μm (MENDO *et al.*, 2016). Interestingly, these D-larvae blooms were located in the same geographical areas where *C. plocamia* ephyras were present. It should be emphasized that in Paracas during winter and early spring, there are strong blooms of the ctenophore *Pleurobrachia* sp. Gut content analysis of this ctenophore in the Black Sea reveals a high frequency of occurrence of consumption of veliger larvae (5.7%), and several species of copepods at different stages (nauplii, copepodite, and adults) (MAZLUM *et al.*, 2018). Analysis of their gastric contents reveals that ephyrae of *Chrysaora quinquecirrha*, capture a large variety of prey types, however, in a mix of natural zooplankton assemblages, larvae of ctenophores were consumed at a much higher rate than the other available prey (OLESEN *et al.*, 1996). Gastric contents of ephyrae *Aurelia aurita* often contains large gelatinous prey, accounting for an important fraction of their dietary needs (SULLIVAN *et al.*, 1997). The ephyra of *C. plocamia* is larger than those of *C.*

la primavera a partir de escifistomas sésiles (RUSSELL, 1970), posiblemente como resultado de los mecanismos del Índice del Atlántico Norte que influyen en las agregaciones de éfiras a través de cambios en la temperatura superficial del mar, salinidad, luz y fuerza de las corrientes (GRAHAM *et al.*, 2001; LUCAS, 2001). Además, estos parámetros climáticos podrían mejorar la disponibilidad de zooplancton o ictioplancton como presas para las medusas juveniles (BÅMSTEDT *et al.*, 1999; PLATT *et al.*, 2003). El momento de las floraciones de fitoplancton y la concentración de clorofila asociada con la TSM están relacionados con la liberación de éfiras en China, lo cual podría variar según si es un año de medusas (con grandes floraciones) o no (XU *et al.*, 2013).

En Perú, adultos pequeños de zooplancton (<1,5 mm), principalmente representados por los copépodos *Acartia tonsa*, *Clausocalanus jobei*, *Coryaceus dubius* y *Paracalanus parvulus*, mostraron dos picos estacionales: uno en invierno y otro en verano (AYÓN *et al.*, 2011), mientras que los tamaños de las etapas naupliar de *A. tonsa* variaron entre 110 y 290 μm (LEANDRO *et al.*, 2006). En Paracas, la presencia de larvas veliger o "larvas D" de concha de abanico (*Argopecten purpuratus*) alcanzan su máximo en invierno, con una abundancia media de 60 larvas m^{-3} (HIGAKI & TORRES, 2017) y el tamaño de estas larvas fue de 90 μm (MENDO *et al.*, 2016). Cabe resaltar que estos incrementos de larvas D fueron detectados en las mismas áreas geográficas donde se encontraron éfiras de *C. plocamia*. Es notable que, en Paracas, durante el invierno y principios de la primavera, se registran intensos incrementos del ctenóforo *Pleurobrachia* sp., el análisis del contenido gástrico de este ctenóforo en el Mar Negro revela alta frecuencia de consumo de larvas velígeras (5,7%) y varias especies de copépodos en diferentes etapas (nauplios, copepoditos y adultos) (MAZLUM *et al.*, 2018). Según el análisis de sus contenidos gástricos, las éfiras de *Chrysaora quinquecirrha* capturan amplia variedad de presas, siendo las larvas de ctenóforos consumidas a una tasa mucho mayor que otras presas disponibles (OLESEN *et al.*, 1996). Los contenidos gástricos de las éfiras de *Aurelia aurita* a menudo incluyen grandes presas gelatinosas, que constituyen una parte importante de sus necesidades dietéticas (SULLIVAN *et al.*, 1997). Las éfiras de *C. plocamia* son más grandes que las de *C. quinquecirrha* y *A. aurita* (A. Morandini, comunicación personal), y es probable que no consuman directamente copépodos o

quinquecirrha and *A. aurita* (A. Morandini Pers Comm), they probably do not directly consume copepods or veligers in the water column, but they could ingest large amounts of larvae of the ctenophore *P. pileus*, which in turn feeds on veligers and copepods.

Few studies found out that *Chrysaora* species could remain alive during late fall. For example, some individuals of *Chrysaora melanaster* were observed near the bottom in the late fall in the Chukchi Sea in the period 2011-2014 (PURCELL *et al.*, 2018). The same species were observed as bycatch from a winter cruise in the South East Bering Sea in the middle of winter 1999 (BRODEUR *et al.*, 2002). However, the occurrence of this jellyfish species during fall or early winter in the Bering Sea may be rare (DECKER *et al.*, 2014). It is hypothesized that the small numbers of *C. melanaster* that remain during late fall could contribute to multi-year population increases in the Bering Sea (PURCELL *et al.*, 2018). Regarding other *Chrysaora* species, the newly identified species, *Chrysaora chesapeakei* in the Northern Gulf of Mexico (BAYHA *et al.*, 2017) was only present from spring to early fall, despite monthly trawling (1971-1973) carried out in the barrier islands of Mississippi Sound (BURKE, 1976). The same pattern was registered for *Chrysaora lactea* in the South East Atlantic, with the difference that the higher abundances were registered in fall, and only one individual was captured in summer and winter (JÚNIOR *et al.*, 2010). According to our GAM modeling, it was demonstrated a continuous size increase through time (winter – fall) during the medusae pelagic phase in the same geographical areas. Then in late-fall *C. plocamia* disappears (Fig. 6). This pattern agrees with the classic MLC model, a common issue in the jellyfishes of the genus *Chrysaora* (MORANDINI *et al.*, 2004), wherein early spring ephyra develops into young medusa growing through summer-fall, reproduces sexually and subsequently dies, reproducing asexually during wintertime (AGASSIZ, 1860). However, there could be some variations around the general MLC pattern, since polyps and medusa are not temporally separated as observed in *Chrysaora quinquecirrha* (CALDER, 1974), other variations of *C. plocamia* in Peru is that ephyra release seems to occur mainly during winter instead of spring.

velígeros en la columna de agua, sino que podrían ingerir grandes cantidades de larvas del ctenóforo *P. pileus*, el cual se alimenta a su vez de velígeros y copépodos.

Algunos estudios han documentado que las especies de *Chrysaora* pueden permanecer vivas hasta finales del otoño. Por ejemplo, se observaron individuos de *Chrysaora melanaster* cerca del fondo en el Mar de Chukchi durante el período 2011-2014 (PURCELL *et al.*, 2018), esta especie también se registró como pesca incidental en un crucero de invierno en el sudeste del Mar de Bering a mediados de 1999 (BRODEUR *et al.*, 2002). No obstante, la presencia de esta especie de medusa durante el otoño o principios del invierno en el Mar de Bering puede ser poco común (DECKER *et al.*, 2014). Se ha planteado la hipótesis de que el pequeño número de *C. melanaster* que permanece hasta finales del otoño podría contribuir al aumento de la población durante varios años en el Mar de Bering (PURCELL *et al.*, 2018). En cuanto a otras especies de *Chrysaora*, se ha identificado recientemente *Chrysaora chesapeakei* en el norte del Golfo de México (BAYHA *et al.*, 2017) presente únicamente desde la primavera hasta principios del otoño, a pesar de los arrastres mensuales realizados en las islas barrera de Mississippi Sound (1971-1973) (BURKE, 1976). Se observó un patrón similar para *Chrysaora lactea* en el sureste del Atlántico, aunque las mayores abundancias se registraron en otoño y solo se capturó un individuo en verano e invierno (JÚNIOR *et al.*, 2010). Según nuestro modelo MAG, se demostró un aumento continuo del tamaño a lo largo del tiempo (invierno - otoño) durante la fase pelágica de las medusas en las mismas áreas geográficas. Posteriormente, hacia finales del otoño, *C. plocamia* desaparece (Fig. 6). Este patrón coincide con el modelo clásico CVM, común en las medusas del género *Chrysaora* (MORANDINI *et al.*, 2004), donde las éfiras se desarrollan en primavera y crecen como medusas jóvenes durante el verano y el otoño, se reproducen sexualmente y mueren posteriormente, reproduciéndose asexualmente durante el invierno (AGASSIZ, 1860). Sin embargo, pueden existir variaciones respecto al patrón general de CVM, dado que los pólipos y las medusas no están separados temporalmente como ocurre en *Chrysaora quinquecirrha* (CALDER, 1974). Otras variaciones observadas en *C. plocamia* en Perú indican que la liberación de éfiras parece ocurrir principalmente durante el invierno en lugar de la primavera.

Seasonal occurrence in *Chrysaora plocamia* seems to follow a defined pattern, following the classic MLC. For instance, in the Chilean Patagonia, despite that seasonal tows were performed during winter and spring, no one individual was captured in the winter survey, at the Ancud Gulf (42°-44°S) in 2006 (PALMA *et al.*, 2011) and the Aysen region (44°-46°S) in 2007 (BRAVO *et al.*, 2011). Similarly, in the Argentinian Patagonia (42°-46°S), post ephyra and juveniles occur in spring (MIANZAN, 1989), sexually mature specimens were found in summer-fall and a few senescent medusae were observed damaged and being decomposed in late fall (MIANZAN *et al.*, 2014; SCHIARITI *et al.*, 2018). In Peru, we find a similar pattern for *C. plocamia* from the bycatch surveys in the Pisco artisanal fishery, having the highest captures in summer, followed by spring, fall, and almost none in winter (Fig. 6). This information was corroborated by the SCUBA diving surveys, where the highest aggregations and total numbers of *C. plocamia* were registered during summer and fall, then spring registered medium values, finally, in winter almost none (Fig. 7).

Two mass die-offs of *C. plocamia* were registered during the study period, in early winter 2012 and 2018, suggesting that most of the population dies after their sexual reproduction, mainly during the fall or early winter (DECKER *et al.*, 2014). We propose that after the mass *C. plocamia* die-offs in late fall, its decomposition could transfer large amounts of carbon and nitrogen to the pelagic and/or benthic food webs (TITELMAN *et al.*, 2006). This could trigger primary and secondary production, producing large amounts of zooplankton in winter and early spring. In this scenario, the newly released ephyra could be benefited from these abundant prey (copepods, veligers, and ctenophores). Is important to highlight that on two occasions we detected the presence of adult *C. plocamia* in middle winter, though this occurred only during 2018 and not in the previous years. We can infer that overwinter can take place in Peru. However, the proportion of the population that can survive the winter would be very small.

La presencia estacional de *Chrysaora plocamia* parece seguir un patrón definido, alineándose con el modelo clásico CVM. En la Patagonia chilena, por ejemplo, a pesar de los muestreos estacionales realizados durante el invierno y la primavera, no se capturó ningún individuo en el estudio de invierno en el Golfo de Ancud (42°-44°S) en 2006 (PALMA *et al.*, 2011) ni en la región de Aysén (44°-46°S) en 2007 (BRAVO *et al.*, 2011). De manera similar, en la Patagonia argentina (42°-46°S), las éfiras y juveniles se observan en primavera (MIANZAN, 1989), mientras que los especímenes sexualmente maduros se encuentran en verano-otoño, con algunas medusas senescentes observadas en descomposición a finales del otoño (MIANZAN *et al.*, 2014; SCHIARITI *et al.*, 2018). En Perú, encontramos un patrón comparable para *C. plocamia* en las pesquerías artesanales de Pisco, con las capturas más abundantes en verano, seguidas de primavera y otoño, y prácticamente nulas en invierno (Fig. 6). Estos hallazgos fueron corroborados por estudios de buceo, que registraron las mayores agregaciones y números totales de *C. plocamia* durante el verano y el otoño, con valores medios en primavera y muy escasos en invierno (Fig. 7).

Durante el período de estudio, se registraron dos episodios de mortandad masiva de *C. plocamia*, a principios de los inviernos de 2012 y 2018, lo que sugiere que la mayoría de la población muere después de su reproducción sexual, principalmente durante el otoño o a principios del invierno (DECKER *et al.*, 2014). Proponemos que después de estas mortandades masivas, la descomposición de *C. plocamia* podría transferir grandes cantidades de carbono y nitrógeno a las redes tróficas pelágicas y/o bentónicas (TITELMAN *et al.*, 2006) lo cual podría desencadenar la producción primaria y secundaria, generando abundante zooplankton en invierno y principios de primavera. En este contexto, las éfiras recién liberadas podrían beneficiarse de estas presas abundantes, como copépodos, velígeras y ctenóforos. Es relevante mencionar que en dos ocasiones se detectó la presencia de adultos de *C. plocamia* en pleno invierno, específicamente en 2018 y no en años anteriores. Esto sugiere que la supervivencia durante el invierno puede ocurrir en Perú, aunque la proporción de la población que puede sobrevivir sería muy pequeña.

The Principal Component Analysis (PCA) showed highly significant correlations ($\rho=0.60$; $p<0.001$) between *C. plocamia* size and the sea surface temperature (SST). This would indicate that larger jellyfish could relate to higher temperatures. According to Figure 8A, SST and the size increase form a group in the upper left panel of the PCA. The majority of our sampling was carried out on the north side of the Paracas peninsula in Pisco (Fig. 1), this area is characterized by a permanent SST northward influx, with warm waters projections in the area Tambo de Mora - Cerro Azul ($13^{\circ}02'S - 13^{\circ}27'S$). These waters converge with the cold waters of the south of the Paracas Peninsula/San Gallán Island ($13^{\circ}50'S$), leading to the formation of a thermal front around the Paracas peninsula (MORÓN & VAZQUEZ, 1996). On the other hand, El Niño Coastal Index (ICEN), on the lower-left panel (Fig. 8A), shows a low association between *C. plocamia* size and inter-annual variability, represented by El Niño Southern Oscillation (ENSO). Environmental conditions in the study area, such as SST, oxygen, and upwelling, are highly variable on short-terms (AGUIRRE-VELARDE *et al.*, 2019). Besides, this high variability is evidenced at long-term scales as well, for example, we have cold La Niña years in 2007 ($-1.9^{\circ}C$) and 2013 ($-2.7^{\circ}C$) and warm El Niño years in 2009 ($+1.6^{\circ}C$), 2016 ($+1.8^{\circ}C$) and 2017 ($+3.6^{\circ}C$) (IMARPE, 2020). *C. plocamia* size is related to a seasonal progression, as evidenced in the Correspondence Analysis (CA), where the increase in *C. plocamia* size coincides with the summer and autumn seasons (Fig. 8B). Conversely, the winter season is negatively associated with size. Finally, based on the Multivariate Classification and Regression Tree (CART), there is a general trend, both in the field and in the lab, that more ephyrae per polyp are produced when there are high food availability and warmer temperatures (PURCELL *et al.*, 1999; LUCAS *et al.*, 2012). As this hypothesis is verified (Figure 9) continuous growth was observed at seasonal scales, having the bigger sizes in autumn. In addition, during cold and neutral periods, the highest growth is observed in the first half of the year.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) reveló correlaciones altamente significativas ($\rho=0,60$; $p<0,001$) entre el tamaño de *Chrysaora plocamia* y la temperatura superficial del mar (TSM), sugiriendo que las medusas más grandes podrían estar asociadas con temperaturas más elevadas. Según la Figura 8A, tanto la TSM como el aumento en tamaño forman un grupo en el panel superior izquierdo del ACP. La mayor parte de nuestro muestreo se llevó a cabo en el lado norte de la península de Paracas en Pisco (Fig. 1), área caracterizada por un flujo constante de aguas cálidas hacia el norte, con proyecciones de aguas cálidas en el área de Tambo de Mora - Cerro Azul ($13^{\circ}02'S - 13^{\circ}27'S$). Estas aguas se mezclan con las aguas frías al sur de la península de Paracas / Isla San Gallán ($13^{\circ}50'S$), dando lugar a la formación de un frente térmico alrededor de la península de Paracas (MORÓN & VAZQUEZ, 1996). Por otro lado, el Índice Costero El Niño (ICEN), en el panel inferior izquierdo (Fig. 8A), muestra una baja asociación entre el tamaño de *C. plocamia* y la variabilidad interanual representada por El Niño-Oscilación Sur (ENOS). Las condiciones ambientales en el área de estudio, como TSM, oxígeno y afloramientos, son altamente variables a corto plazo (AGUIRRE-VELARDE *et al.*, 2019). Esta alta variabilidad también se observa a escalas de largo plazo, por ejemplo, años fríos de La Niña en 2007 ($-1,9^{\circ}C$) y 2013 ($-2,7^{\circ}C$) y años cálidos de El Niño en 2009 ($+1,6^{\circ}C$), 2016 ($+1,8^{\circ}C$) y 2017 ($+3,6^{\circ}C$) (IMARPE, 2020). El tamaño de *C. plocamia* muestra una relación con la progresión estacional, como se evidencia en el Análisis de Correspondencia (AC), cuando el aumento en el tamaño de *C. plocamia* coincide con las estaciones de verano y otoño (Fig. 8B). En contraste, la temporada de invierno está asociada negativamente con el tamaño. Finalmente, según el Árbol de Clasificación y Regresión (ACR) Multivariado, se observa una tendencia general tanto en el campo como en el laboratorio, donde se producen más éfiras por pólipo cuando hay alta disponibilidad de alimentos y temperaturas más cálidas (PURCELL *et al.*, 1999; LUCAS *et al.*, 2012). Tal y como se verifica con esta hipótesis (Figura 9) se observó un crecimiento continuo a escalas estacionales, teniendo los mayores tamaños en otoño. Además, durante los periodos fríos y neutros, el mayor crecimiento se observa en la primera mitad del año.

One of the characteristics that would be influencing the high *C. plocamia* productivity in the Pisco area is the constant heating, as well as the low cloud coverage during the autumn and winter months compared to other coastal areas of the country. Moreover, rain absence, low humidity, and continuous hours of sun throughout the day are common in the area (CERECEDA *et al.*, 2019). A synergy of all the mentioned characteristics could influence the annual cycle in the upper-ocean heat content in central Peru, related to the albedo annual cycle is associated with low-level coverage by clouds enhancing insolation, which explains the relatively strong annual cycle of heat content in Peru (TAKAHASHI, 2005). These climatic and oceanographic processes could trigger the asexual reproduction of jellyfishes. It is known that the concurrence of low precipitation, warm temperatures, high sunlight exposition, and high prey availability could enhance scyphozoan polyp strobilation.

As described in the life cycles of the majority of the class Scyphozoa, involving a sexually reproducing medusa and an asexually reproducing benthic polyp, the novel information presented in this work, give us strong conclusive evidence that *Chrysaora plocamia* show an annual ontogenetic cycle, following the classic Metagenetic Life Cycle (MLC) from AGASSIZ (1860), still, the presence of very few adults during winter would be a tiny fraction of the local population in the Northern Humboldt Upwelling System.

Uno de los factores que podría influir en la alta productividad de *C. plocamia* en el área de Pisco es el calentamiento constante, así como la baja cobertura de nubes durante los meses de otoño e invierno en comparación con otras áreas costeras del país. Además, la ausencia de lluvia, baja humedad y horas continuas de sol durante todo el día son comunes en la zona (CERECEDA *et al.*, 2019). Esta combinación de características podría influir en el ciclo anual del contenido de calor en la capa superior del océano en el centro de Perú, relacionado con el ciclo anual de albedo asociado con la baja cobertura de nubes que aumenta la insolación, explicando el relativamente fuerte ciclo anual del contenido de calor en Perú (TAKAHASHI, 2005). Estos procesos climáticos y oceanográficos podrían desencadenar la reproducción asexual de las medusas. Se sabe que la coincidencia de baja precipitación, temperaturas cálidas, alta exposición solar y alta disponibilidad de presas podría mejorar la estrobilación del pólipo de los escifozoos.

Como se describe en los ciclos de vida de la mayoría de la clase Scyphozoa, que implican una medusa que se reproduce sexualmente y un pólipo bentónico que se reproduce asexualmente, la nueva información presentada en este trabajo nos proporciona evidencia concluyente de que *Chrysaora plocamia* sigue un ciclo ontogénico anual, siguiendo el clásico Ciclo de Vida Metagenético (CVM) de AGASSIZ (1860). Con todo, la presencia de muy pocos adultos durante el invierno sería una fracción muy pequeña de la población local en el Sistema Norte de la Corriente de Humboldt.

5. REFERENCES

- AGASSIZ, L. (1860). *Contributions to the natural history of the United States of America*. III. Second monograph, In five parts. – I. Acalephs in general. – II. Ctenophorae. – III. Discophorae. – IV. Hydroidae. – V. Homologies of the Radiata. Boston: Little, Brown & Company. <https://archive.org/details/contributionston01agas/page/n11/mode/2up>
- AGUIRRE-VELARDE, A., THOUZEAU, G., JEAN, F., MENDO, J., CUETO-VEGA, R., KAWAZO-DELGADO, M., VÁSQUEZ-SPENCER, J., HERRERA-SÁNCHEZ, D., VEGA-ESPINOZA, A. & FLYE-SAINTE-MARIE, J. (2019). Chronic and severe hypoxic conditions in Paracas Bay, Pisco, Peru: Consequences on scallop growth, reproduction, and survival. *Aquaculture*, 512, 734259. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734259>
- ARAI, M. N. (1997). Design and relationships. In: *A Functional Biology of Scyphozoa*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1497-1_1
- ATTRILL, M. J., WRIGHT, J. & EDWARDS, M. (2007). Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea. *Limnology and Oceanography*, 52(1), 480485. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0480>
- AYÓN, P., SWARTZMAN, G., ESPINOZA, P. & BERTRAND, A. (2011). Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: conditions favouring sardine or anchovy. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 2112–2122. <https://doi.org/10.3354/meps08918>
- BÄMSTEDT, U., LANE, J. & MARTINUSSEN, M. B. (1999). Bioenergetics of ephyra larvae of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* in relation to temperature and salinity. *Marine Biology*, 135, 89–98. <https://doi.org/10.1007/s002270050605>
- BAYHA, K. M., COLLINS, A. G. & GAFFNEY, P. M. (2017). Multigene phylogeny of the scyphozoan jellyfish family Pelagiidae reveals that the common US

- Atlantic sea nettle comprises two distinct species (*Chrysaora quinquecirrha* and *C. chesapeakei*). *PeerJ*, 5, e3863. <https://doi.org/10.7717/peerj.3863>
- BRAVO, V., PALMA, S. & SILVA, N. (2011). Seasonal and vertical distribution of medusae in Aysén region, southern Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(2), 359–377. <https://www.redalyc.org/pdf/1750/175019398017.pdf>
- BREIMAN, L., FRIEDMAN, J. H., OLSHEN, R. A. & STONE, C. J. (1984). *Classification and Regression Trees*. Chapman & Hall/CRC, Taylor & Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781315139470>
- BRODEUR, R. D., SUGISAKI, H. & HUNT, JR. G. L. (2002). Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 89–103. <https://doi.org/10.3354/meps233089>
- BROTZ, L., CHEUNG, W. W., KLEISNER, K., PAKHOMOV, E. & PAULY, D. (2012). Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. Pp. 3-20. In J. E. Purcell, H. Mianzan & J. R. Frost (Eds.), *Jellyfish Blooms: Interactions with Humans and Fisheries* (pp. 3-20, Vol 220). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5316-7_2
- BURKE, W. D. (1976). Biology and distribution of the macrocoelenterates of Mississippi Sound and adjacent waters. *Gulf and Caribbean Research*, 5(2), 17–28. <https://doi.org/10.18785/grr.0502.03>
- CALDER, D. R. (1974). Strobilation of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, under field conditions. *The Biological Bulletin*, 146(3), 326–334. <https://doi.org/10.2307/1540408>
- CEH, J., GONZALEZ, J., PACHECO, A. S. & RIASCOS, J. M. (2015). The elusive life cycle of scyphozoan jellyfish–metagenesis revisited. *Scientific reports*, 5, 12037, 1–13. <https://doi.org/10.1038/srep12037>
- CERECEDA QUINTANILLA, I. C., GARCÍA ZAVALA, A. D., LÓPEZ ABANTO, W. H., BENAVENTE ESCOBAR, C. L., AGUIRRE ALEGRE, E. M., GUEVARA GARCÍA, D. I. & FERNÁNDEZ, V. (2019). *Geología del pisco, valle de Ica. Dirección de Geología Regional*. Instituto Geológico, Minero y Metalúrgico. <https://hdl.handle.net/20.500.12544/2268>
- CONDON, R. H., DUARTE, C. M., PITT, K. A., ROBINSON, K. L., LUCAS, C. H., SUTHERLAND, K. R., MIANZAN, H. W., BOGEBERG, M., PURCELL, J. E., DECKER, M. B., UYE, S.-I., MADIN, L. P., BRODEUR, R. D., HADDOCK, H. D., MALEJ, A., PARRY, G. D., ERIKSEN, E., QUIÑONES, J., ACHA, M., HARVEY, M., ARTHUR, J. M. & GRAHAM, W. (2013). Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(3), 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
- DAWSON, M. N., CIECIEL, K., DECKER, M. B., HAYS, G. C., LUCAS, C. H. & PITT, K. A. (2015). Population-level perspectives on global change: genetic and demographic analyses indicate various scales, timing, and causes of scyphozoan jellyfish blooms. *Biological Invasions*, 17, 851–867. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0732-z>
- DE'ATH, G. & FABRICIUS, K. E. (2000). Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81(11), 3178–3192. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3178:CA RTAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3178:CA RTAP]2.0.CO;2)
- DECKER, M. B., CIECIEL, K., ZAVOLOKIN, A., LAUTH, R., BRODEUR, R. D. & COYLE, K. O. (2014). Population fluctuations of jellyfish in the Bering Sea and their ecological role in this productive shelf ecosystem. In K. Pitt, C. Lucas (Eds.), *Jellyfish Blooms* (pp. 153–183). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_7
- DRAY, S., DUFOUR, A. B. & THIOULOUSE, J. (2020). *Package 'ade4' Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences, version 1.7–15*. <https://cloud.r-project.org/> and <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4>
- DUNN, P. (2020). *Package 'tweedie' Evaluation of Tweedie Exponential Family Models, version 2.3.2*. <https://CRAN.R-project.org/package=tweedie>
- GIBBONS, M., SKRYPZECK, H., BRODEUR, R. D., RIASCOS, J. M., QUIÑONES, J., GROBLER, C. A., ROUX, J. P., FIELD, J. C., DALY, E. A., MILLER RE, RAS, V., SCHIARITI A., CHIAVERANO, L., TJIZOO, B.M., PRIETO, L., IDRISI, H. & PALMA, S. (2021). A comparative review of macromedusae in eastern boundary currents. In S. J. Hawkins, A. J. Lemasson, A. L. Allcock, A. E. Bates, M. Byrne, A. J. Evans, L. B. Firth, E. M. Marzinelli, B. D. Russell, I. P. Smith, S. E. Swearer & P. A. Todd (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (pp. 371-482, Vol. 59). CRC Press, Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1201/9781003138846>
- GRAHAM, W. M., PAGÈS, F. & HAMNER, W. M. (2001). A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. In J. E. Purcell, W. M. Graham & H. J. Dumont (Eds.), *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance. Developments in Hydrobiology* (pp. 199-212, Vol 155). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0722-1_16
- HASTIE, T. J. & TIBSHIRANI, R. J. (1990). *Generalized additive models* (Monographs on statistics and applied probability, Vol. 43). Chapman & Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9780203753781>
- HIGAKI, K. & TORRES, D. (2017). *Distribución y concentración de larvas de Argopecten purpuratus "concha de abanico" (Lamarck 1819) en Bahía Paracas – Pisco, mayo - agosto 2017* [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional San Luis Gonzaga.
- HOTELLING, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *The Journal of Educational Psychology*, 24(6), 417–441. <https://doi.org/10.1037/h0071325>
- HOTELLING, H. (1936). Relations between two sets of variates. *Biometrika*, 28(3/4), 321–377. <https://doi.org/10.2307/2333955>
- IMARPE (2020). Anomalías de la Temperatura Superficial del Mar – Pisco (13°42'33,4''S, 76°13'18,5''W) [Figura]. Laboratorio de Hidrofísica Marina, Dirección de Oceanografía y Cambio Climático, Instituto del Mar del Perú. http://www.imarpe.gob.pe/ftp/enso/imagenes/rw_serxmon_ATSM_PISCO.png

- JÚNIOR, M. N., NAGATA, R. M. & HADDAD, M. A. (2010). Seasonal variation of macromedusae (Cnidaria) at North Bay, Florianópolis, southern Brazil. *Zoologia*, 27(3), 377–386. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000300009>
- LEANDRO, S. M., TISELIUS, P. & QUEIROGA, H. (2006). Growth and development of nauplii and copepodites of the estuarine copepod *Acartia tonsa* from southern Europe (Ria de Aveiro, Portugal) under saturating food conditions. *Marine Biology*, 150, 121–129. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0336-y>
- LILLIEFORS, H. W. (1967). On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American Statistical Association*, 62, 399–402. <https://doi.org/10.1080/01621459.1967.10482916>
- LUCAS, C. H. (2001). Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia*, 451, 229–246. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0722-1_19
- LUCAS, C. H., GRAHAM, W. M. & WIDMER, C. (2012). Jellyfish life histories: role of polyps in forming and maintaining Scyphomedusa populations. *Advances in Marine Biology*, 63, 133–196. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394282-1.00003-X>
- LUCAS, C. H. & DAWSON, M. N. (2014). What are jellyfishes and thaliaceans and why do they bloom?. In K. Pitt & C. Lucas (Eds.), *Jellyfish Blooms* (pp. 9-44). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_2
- MAZLUM, R., AYTAN, Ü. & AGIRBAS, E. (2018). The feeding behaviour of *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora: Tentaculata) in the southeastern Black Sea: in relation to area and season. *Fresenius Environmental Bulletin*, 27, 871–879.
- MENDO, J., WOLFF, M., MENDO, T. & YSLA, L. (2016). Scallop Fishery and Culture in Peru. In S. Shumway & J. Parsons (Eds.), *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries* (3^o ed., pp. 1089–1109). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62710-0.00028-6>
- MIANZAN, H. W. (1989). Las medusas Scyphozoa de la Bahía Blanca, Argentina. *Brazilian Journal of Oceanography*, 37(1), 29–32. <https://doi.org/10.1590/S0373-55241989000100003>
- MIANZAN, H. W. & CORNELIUS, P. F. S. (1999). Cubomedusae and Scyphomedusae. In D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic zooplankton* (pp. 513–559, Vol. 1). Blackuys Publishers.
- MIANZAN, H., RAMÍREZ, F., CHIAVERANO, L. & COSTELLO, J. (2005). ¿Un mar de gelatina?. *Ciencia Hoy*, 15(86), 48–55. <http://hdl.handle.net/1834/32522>
- MIANZAN, H., QUIÑONES, J., PALMA, S., SCHIARITI, A., ACHA, E. M., ROBINSON, K. L. & GRAHAM, W. M. (2014). *Chrysaora plocamia*: a poorly understood jellyfish from South American waters. In K. Pitt, C. Lucas (Eds.), *Jellyfish Blooms* (pp. 219–236). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_10
- MORANDINI, A. C. & MARQUES, A. C. (2010). Revision of the genus *Chrysaora* Péron & Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa). *Zootaxa*, 2464(1), 1–97. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2464.1.1>
- MORANDINI, A. C., DA SILVEIRA, F. L. & JARMS, G. (2004). The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. *Hydrobiologia*, 530, 347–354. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2694-0>
- MORANDINI, A. C., SCHIARITI, A., STAMPAR, S. N., MARONNA, M. M., STRAEHLER-POHL, I. & MARQUES, A. C. (2016). Succession of generations is still the general paradigm for scyphozoan life cycles. *Bulletin of Marine Science*, 92(3), 343–351. <https://doi.org/10.5343/bms.2016.1018>
- MORÓN, O. & VÁSQUEZ, L. (1996). Monitoreo oceanográfico pesquero en áreas seleccionadas (MOPAS). Paita - Chimbote - Callao - Pisco - Ilo (octubre 1995). *Inf Prog Inst Mar Perú*, 33, 3–52. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1183>
- OLESEN, N. J., PURCELL, J. E. & STOECKER, D. K. (1996). Feeding and growth by ephyrae of Scyphomedusae *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Ecology Progress Series*, 137, 149–159. <https://www.jstor.org/stable/24857070>
- PALMA, S., SILVA, N., RETAMAL, M. C. & CASTRO, L. (2011). Seasonal and vertical distributional patterns of siphonophores and medusae in the Chiloe Interior Sea, Chile. *Continental Shelf Research*, 31(3-4), 260–271. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.04.007>
- PALMA, S., CÓRDOVA, P., SILVA, N. & SILVA, C. (2014). Biodiversity and spatial distribution of medusae in the Magellan Region (Southern Patagonian Zone). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42(5), 1175–1188. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue5-fulltext-21>
- PALOMARES, M. L. D. & PAULY, D. (2008). The growth of jellyfishes. *Hydrobiologia*, 616, 11–21. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9582-y>
- PEARSON, K. (1901). On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space (PDF). *Philosophical Magazine*, 2, 559–572. <https://doi.org/10.1080/14786440109462720>
- PLATT, T., FUENTES-YACO, C. & FRANK, K. T. (2003). Marine ecology: spring algal bloom and larval fish survival. *Nature*, 423, 398–399. <https://doi.org/10.1038/423398b>
- PURCELL, J. E., WHITE, J. R., NEMAZIE, D. A. & WRIGHT, D. A. (1999). Temperature, salinity, and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Ecology Progress Series*, 180, 187–196. <https://www.jstor.org/stable/24852101>
- PURCELL, J. E., JUHL, A.R., MAŃKO, M. K. & AUMACK, C. F. (2018). Overwintering of gelatinous zooplankton in the coastal Arctic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 591, 281–286. <https://doi.org/10.3354/meps12289>
- QUIÑONES, J. (2008). *Chrysaora plocamia* Lesson, 1830 (Cnidaria, Scyphozoa), frente a Pisco, Perú. *Inf Inst Mar del Perú*, 35(3), 221–230. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1972>
- QUIÑONES, J., MONROY, A., ACHA, E. M. & MIANZAN, H. (2013). Jellyfish bycatch diminishes profit in an anchovy fishery off Peru. *Fisheries Research*, 139, 47–50. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.04.014>
- QUIÑONES, J., MIANZAN, H., PURCA, S., ROBINSON, K. L., ADAMS, G. D. & ACHA, E. M. (2015). Climate-driven

- population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162, 2339–2350. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2751-4>
- QUINONES, J., CHIAVERANO, L. M., AYÓN, P., ADAMS, G. S., MIANZAN, H. W. & ACHA, E. M. (2018). Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. *ICES Journal of Marine Science*, 75(4), 1405–1415. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy004>
- RIASCOS, J. M., VILLEGAS, V. & PACHECO, A. S. (2014). Diet composition of the large scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* in a highly productive upwelling center off northern Chile. *Marine Biology Research*, 10(8), 791–798. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.863353>
- RUSSELL, F. S. (1970). *The Medusae of the British Isles*. Cambridge University Press.
- SCHIARITI, A., KAWAHARA, M., UYE, S. -I. & MIANZAN, H. W. (2008). Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 156(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1050-8>
- SCHIARITI, A., DUTTO, M. S., PEREYRA, D. Y., SIQUIER, G. F. & MORANDINI, A. C. (2018). Medusae (Scyphozoa and Cubozoa) from southwestern Atlantic and Subantarctic region (32–60S, 34–70W): species composition, spatial distribution and life history traits. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(2), 240–257. <http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue2-fulltext-1>
- SMYTH, G. (2020). Package 'statmod' Statistical Modeling, version 1.4.35. <https://CRAN.R-project.org/package=statmod>
- SPEARMAN, C. (1904). General intelligence objectively determined and measured. *The American Journal of Psychology*, 15(2), 201–293. <https://doi.org/10.2307/1412107>
- SULLIVAN, B. K., SUCHMAN, C. L. & COSTELLO, J. H. (1997). Mechanics of prey selection by ephyrae of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 130, 213–222. <https://doi.org/10.1007/s002270050241>
- TAKAHASHI, K. (2005). The annual cycle of heat content in the Peru Current region. *Journal of Climate* 18(23), 4937–4954. <https://doi.org/10.1175/JCLI3572.1>
- TAKAHASHI, K., MOSQUERA VÁSQUEZ, K. A. & REUPO VÉLEZ, J. A. (2014). El Índice Costero El Niño (ICEN): historia y actualización. *Boletín técnico: Generación de modelos climáticos para el pronóstico de la ocurrencia del Fenómeno El Niño*, 1(2), 8–9. <http://hdl.handle.net/20.500.12816/4639>
- THERNEAU, T., ATKINSON, B. & RIPLEY, B. (2019). Package 'rpart' Recursive Partitioning and Regression Trees, version 4.1.15. <https://cran.r-project.org/web/packages/rpart/index.html>
- TITELMAN, J., RIEMANN, L., SØRNES, T. A., NILSEN, T., GRIEKSPOR, P. & BÅMSTEDT, U. (2006). Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. *Marine Ecology Progress Series*, 325, 43–58. <https://doi.org/10.3354/meps325043>
- TRONOLONE, V. B., MORANDINI, A. C. & MIGOTTO, A. E. (2002). On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaestomeae, and Rhizostomeae) in the southeastern Brazilian coast. *Biota Neotropica*, 2(2), 1–18. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032002000200008>
- WOOD, S. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. CRC/Chapman & Hall. <https://doi.org/10.1201/9781420010404>
- WOOD, S. (2020). Package 'mgcv' Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation, version 1.8.33. <https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf>
- XU, Y., ISHIZAKA, J., YAMAGUCHI, H., SISWANTO, E. & WANG, S. (2013). Relationships of interannual variability in SST and phytoplankton blooms with giant jellyfish (*Nemopilema nomurai*) outbreaks in the Yellow Sea and East China Sea. *Journal of Oceanography*, 69, 511–526. <https://doi.org/10.1007/s10872-013-0189-1>
- ZUBER, V., STRIMMER, K. & STRIMMER, M. K. (2017). Package 'care'. High-Dimensional Regression and CAR Score Variable Selection. <https://mran.microsoft.com/snapshot/2014-09-26/web/packages/care/care.pdf>