



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA



FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE PARALARVAS DEL
COMPLEJO *Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas*
(CEPHALOPODA: OMMASTREPHIDAE) ASOCIADA A LA
DINÁMICA DE MESOESCALA (GOLFO DE CALIFORNIA Y
PACÍFICO TROPICAL TRANSICIONAL)

T E S I S

Que para obtener el título de

O C E A N Ó L O G O

Presenta

ERICK DANIEL RUVALCABA AROCHE

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MEXICO
NOVIEMBRE DE 2013

Resumen

El objetivo del presente trabajo fue analizar la distribución tridimensional de las paralarvas del complejo *Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas* (complejo SD) y otros grupos de cefalópodos en relación con estructuras físicas de mesoescala en el Golfo de California (remolino ciclónico; julio de 2011) y en el Pacífico Tropical Transicional (frente oceánico; junio de 2010). En ambos cruceros los muestreos por estación consistieron en un lance de CTD hasta 1000 m, con sensores de oxígeno y fluorescencia, y arrastres estratificados de zooplancton en los primeros 200 m de la columna de agua. Se colectó un total de 156 paralarvas del complejo SD con una longitud del manto de 1.64 ± 0.57 mm. Los resultados muestran que en el área del margen del remolino ciclónico que se comunica con otro remolino contiguo (según observaciones satelitales), el complejo SD fue el taxón más abundante con una distribución vertical de 0-150 m. Esta distribución se relaciona con la zona de máxima energía de la estructura (según velocidades geostroficadas) y con el hundimiento de la oxipleta de 2 ml/l. En el cuerpo del remolino los taxa más abundantes fueron las familias Pyroteuthidae y Enoploteuthidae utilizando como hábitat los estratos profundos (50-200 m) y superficiales (0-51 m) respectivamente. Los octópodos se presentaron escasamente en el interior del remolino. En el Pacífico tropical transicional el complejo SD fue el taxón más abundante con una distribución ligada al frente oceánico, distribuyéndose desde la superficie hasta los 150 m de profundidad. Con base en las observaciones de ambos cruceros, se puede concluir que el desove del complejo SD se asocia a zonas de alta energía (margen del remolino ciclónico y frente oceánico). La posición de la termoclina y los gradientes de oxígeno disuelto (>2 ml/l) son preponderantes en la distribución vertical del complejo SD.

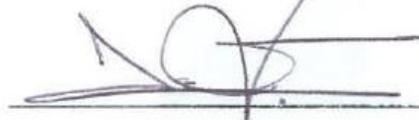
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

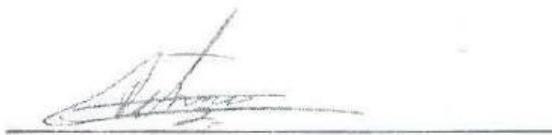
DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE PARALARVAS DEL COMPLEJO
Sthenoteuthis oualaniensis – *Dosidicus gigas* (CEPHALOPODA:
OMMASTREPHIDAE) ASOCIADA A LA DINÁMICA DE MESOESCALA (GOLFO
DE CALIFORNIA Y PACÍFICO TROPICAL TRANSICIONAL)

TESIS
QUE PRESENTA
ERICK DANIEL RUVALCABA AROCHE

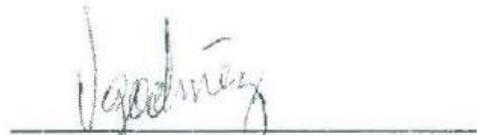
APROBADA POR:



Dra. Laura Sánchez Velasco
Presidente del jurado



Dr. Eduardo Martín Santamaría del Ángel
Sinodal propietario



Dr. Víctor Manuel Godínez Sandoval
Sinodal propietario

DEDICATORIA

A mi mamá Susana Araceli Aroche Sandoval (†)
que siempre fue y será una inspiración.

A mi familia y amigos que están siempre a mi lado
para hacerme sonreír.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California por haberme inculcado este gusto por el océano y la ciencia.

A la Dra. Laura Sánchez Velasco y su equipo de trabajo por permitirme ser parte de ellos; así mismo por el material proporcionado para la realización de la tesis; y sus comentarios y sugerencias.

A los proyectos **SEP-CONACyT 105 922** “*Asociación de larvas de peces, hábitat trófico y su relación con estructuras físicas en el Golfo de California*” (Dra. Laura Sánchez Velasco, CICIMAR-IPN) y **SEP-CONACyT 103 989** “*Investigaciones Oceanográficas del Sistema Frontal de Baja California Sur*” (Dr. Emilio José Beier Martin, CICESE).

Índice

	Relación de figuras	i
	Relación de tablas	iii
1.	Introducción	1
2.	Justificación	4
3.	Antecedentes	5
4.	Hipótesis	9
5.	Objetivos	9
5.1.	Objetivo general	9
5.2.	Objetivos particulares	9
6.	Área de estudio	10
7.	Métodos	12
7.1.	Trabajo de campo	12
7.2.	Trabajo de laboratorio	14
7.3.	Análisis estadístico	16
8.	Resultados	19
8.1.	GOLCA1107	19
8.1.1.	Hidrografía	20
8.1.2.	Ecología de cefalópodos	25
8.2.	ISFOBACS1006	32
8.2.1.	Hidrografía	34
8.2.2.	Ecología de cefalópodos	40
8.3.	Masas de agua	48
9.	Discusión	50
10.	Conclusiones	56
11.	Recomendaciones	57
12.	Bibliografía	58

Relación de figuras

Figura 1. Red de estaciones de las dos campañas oceanográficas ISFOBACS1006 (círculos rojos) y GOLCA1107 (cuadros negros). En color se incluye la clorofila-a promedio en los meses de junio y julio, desde 2002 hasta 2011 (Composición semanal de 4x4 km. MODIS-AQUA). 13

Figura 2. Características morfológicas externas utilizadas en la identificación de los complejos de paralarvas de la familia Ommastrephidae colectadas en el Golfo de California y Pacífico Tropical Trancisional durante verano de 2010 y 2011. Los dibujos se tomaron de Harman y Young (1985) y Young e Hirota (1990); modificado por Camarillo-Coop (2006). 15

Figura 3. Derrotero de estaciones del crucero GOLCA1107 sobre imagen satelital de clorofila-a (Composición semanal 21-28/07/2011 de 4x4km, MODIS-AQUA). 20

Figura 4. Sección transversal del transecto A con datos de CTD. (A) Temperatura (°C). (B) Salinidad. (C) Oxígeno disuelto (ml/l). (D) Concentración de clorofila a (mg/m³). 22

Figura 5. Sección transversal del transecto C con datos de CTD. (A) Temperatura (°C). (B) Salinidad. (C) Oxígeno disuelto (ml/l). (D) Concentración de clorofila a (mg/m³). 24

Figura 6. Dendograma realizado con el índice de disimilitud de matrices de Bray-Curtis y método de ligamiento flexible del crucero GOLCA1107 en julio de 2011 en el sur del Golfo de California. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼). 26

Figura 7. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto A. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² para los marcadores chicos; 11-20 ind/10m² los marcadores medianos y >20 ind/10m² los marcadores grandes. 28

Figura 8. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto C. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-

20 ind/10m² con marcadores medianos y >20 ind/10m² con marcadores grandes. 29

Figura 9. Análisis de Correspondencias Canónicas y agrupaciones de paralarvas de cefalópodos definidas durante el crucero GOLCA1007. Tem: Temperatura (°C), Oxi: Oxígeno disuelto (ml/l), Cla-a: Concentración de clorofila-a indicado por fluorescencia de CTD (mg/m³). 31

Figura 10. Derrotero de las estaciones del crucero ISFOBACS1006 sobre imagen satelital de clorofila-a (Composición semanal (11-17/06/2010) de 4x4km, MODIS-AQUA). 33

Figura 11. Sección transversal del transecto A con datos de CTD. (A) Temperatura (°C). (B) Salinidad. (C) Oxígeno disuelto (ml/l). (D) Concentración de clorofila-a (mg/m³). 35

Figura 12. Sección transversal del transecto B con datos de CTD. (A) Temperatura (°C). (B) Salinidad. (C) Oxígeno disuelto (ml/l). (D) Concentración de clorofila (mg/m³). 37

Figura 13. Sección transversal de los transectos J y K con datos de CTD. (A) Temperatura (°C). (B) Salinidad. (C) Oxígeno disuelto (ml/l). (D) Concentración de clorofila (mg/m³) 39

Figura 14. Dendograma realizado con el índice de disimilitud de matrices de Bray-Curtis y método de ligamiento flexible del crucero ISFOBACS1006 en el Pacífico Tropical Transicional durante junio de 2010. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de afinidad templada (▲). 41

Figura 15. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de temperatura en el transecto A. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes. 43

Figura 16. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto B. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron cefalópodos. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes. 44

Figura 17. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de temperatura en el transecto J-K. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron cefalópodos. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes. 45

Figura 18. Análisis de Correspondencias Canónicas y agrupaciones de paralarvas de cefalópodos definidas durante el crucero ISFOBACS1006. Tem: Temperatura (°C), Oxi: Oxígeno disuelto (ml/l), Sal: Salinidad (ups) BV-Zoo: Biovolumen de zooplancton (ml/1000m³). 47

Figura 19. Diagrama TS de los cruceros ISFOBACS1006 y GOLCA1107. AGC: Agua del Golfo de California. ATS: Agua Tropical Superficial. ACCa: Agua de la Corriente de California. AStSs: Agua Subtropical Subsuperficial (Lavin *et al.*, 2009). Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de familia Enoploteuthidae y afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲). 49

Relación de tablas

Tabla I. Grupos dominantes de las asociaciones formadas por el método de aglomeramiento de Bray-Curtis durante el crucero GOLCA1107 en julio de 2011 en el sur del Golfo de California. 27

Tabla II. Coeficientes de correlación canónica del crucero GOLCA1107, realizado al sur del Golfo de California en julio de 2011. 30

Tabla III. Grupos dominantes de las asociaciones formadas por el método de aglomeramiento de Bray-Curtis del crucero ISFOBACS1006, durante junio de 2010 en el Pacífico Tropical Transicional. 42

Tabla IV. Coeficientes de correlación canónica del crucero ISFOBACS1006, realizado en el Pacífico Tropical Transicional, junio de 2010 46

1. Introducción

Los cefalópodos vivos, entre los que se encuentran los nautilus, sepias, calamares y pulpos; comprenden alrededor de 650 especies, contenidas en 45 familias y cerca de 150 géneros. Los hay de hábitos bentónico-demersales y de hábitos pelágicos. Entre ellos los calamares son los mejor adaptados a la vida pelágica y se distribuyen en toda la columna de agua, encontrándose desde superficie hasta los 7000m de profundidad (Guerra, 1992).

El ciclo de vida de los calamares comprende estadios planctónicos que, a diferencia de otros invertebrados, no presenta etapas larvarias auténticas, sino un desarrollo directo (Roper *et al.*, 1984). Young y Harman (1988) denominaron como **paralarva** a la etapa más temprana del desarrollo pos-embriónico de los cefalópodos, que se caracteriza por tener un hábitat diferente a los adultos de la misma especie, generalmente planctónicas.

Las paralarvas de la familia Ommastrephidae se caracterizan por presentar los tentáculos fusionados en forma de probóscide, desde la eclosión hasta aproximadamente los 15 mm de longitud del manto (Sweeney *et al.*, 1992). La diferenciación entre las distintas especies en los primeros estadios de vida es difícil, basándose solo en características morfológicas (Ramos-Castillejos *et al.*, 2010), por lo que generalmente se agrupan en complejos. Se conocen dos complejos de paralarvas de omastréfidios en el pacífico mexicano: (1) Complejo *Sthenoteuthis oualaniensis* – *Dosidicus gigas* (complejo SD) (Vecchione, 1999; Camarillo-Coop, 2006); se caracteriza por presentar las ocho ventosas del disco

terminal de la probóscide del mismo tamaño. Y (2) Complejo *Eucleoteuthis luminosa* – *Ommastrephes bartrami* – *Hyaloteuthis pelagica* (complejo EOH), que se caracteriza por presentar las dos ventosas laterales de 100 a 200% más grandes que el resto de las ventosas del disco terminal de la probóscide (Granados-Amores, 2008).

Los calamares son *r* estrategias, esto quiere decir que su desarrollo es rápido y su ciclo de vida es corto, con una esperanza de vida promedio de 1 año (Nigmatullin *et al.*, 2001). Son organismos oportunistas que pueden ocupar diversos nichos ecológicos, sin embargo la adaptabilidad y flexibilidad a cambios físicos del ambiente pelágico de las paralarvas es menor que la de los adultos y pueden tener gran impacto en su mortalidad, y por lo tanto influir directamente en la variabilidad del reclutamiento (Bower *et al.*, 1999).

Bakun y Csirke (1998) generaron un modelo conceptual en el que identifican las características del hábitat que favorecen la reproducción de los calamares de la familia Ommastrephidae y la crianza de las paralarvas:

1. Una red trófica enriquecida por procesos físicos como surgencias o mezcla.
2. Mecanismos físicos que favorezcan la formación de parches de los cuales se puedan alimentar las paralarvas, como flujos convergentes de los sistemas frontales.
3. Mecanismos de flujo donde la dispersión y el transporte no alejen a las paralarvas de la zona núcleo de la población.

Entre los procesos físicos que promueven la formación de parches de zooplancton se encuentran los remolinos y frentes, que son altamente frecuentes en el océano (Huntley *et al.*, 2000). Los efectos de las estructuras de mesoescala sobre el ecosistema pelágico pueden presentarse por dos vías: i) enriquecimiento de nutrientes bombeados desde aguas subsuperficiales cuando se presentan divergencias (p. e. en remolinos ciclónicos, surgencias); o ii) concentración de partículas en las regiones convergentes como los frentes y los remolinos anticiclónicos (Bakun, 2006). Estos procesos de enriquecimiento y concentración pueden generar ambientes tróficos propicios para el desarrollo de las paralarvas de calamar, entre otros grupos del zooplancton (Landry *et al.*, 2008).

En el Golfo de California y Pacífico Tropical Transicional se han registrado remolinos y frentes como fuentes de enriquecimiento del océano indicado por biomasa del zooplancton y larvas de peces (León-Chávez, 2008; Danell-Jiménez *et al.*, 2009; Contreras-Catala *et al.*, 2012; Sánchez-Velasco *et al.*, 2013). Por ejemplo:

Danell-Jiménez *et al.*, (2009) registraron una alta biomasa zooplanctónica asociada a la zona más estable de un frente multifactorial en la región del archipiélago central del Golfo de California. Contreras-Catala *et al.*, (2012) registraron un incremento significativo de la biomasa del zooplancton en el centro de un remolino anticiclónico en la región suroeste del Golfo de California. Por el contrario Sánchez-Velasco *et al.*, (2013) reportaron en un remolino ciclónico mayor biomasa de zooplancton asociada a la termoclina, y baja concentración en la zona central superficial.

A la fecha no existen reportes de las relaciones de las paralarvas del complejo *Sthenoteuthis - Dosidicus*, y otras larvas de cefalópodos con los efectos de estructuras físicas de mesoescala.

En áreas donde la actividad de mesoescala es muy intensa, como la región sur del Golfo de California y el Pacífico Tropical Transicional, se espera encontrar relaciones entre dichas estructuras y el desove de especies, en particular el calamar gigante *Dosidicus gigas*, la cual mantiene la pesquería más grande de cefalópodos en México (Anuario de pesca, 2011).

2. Justificación

El calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) pertenece a la familia Ommastrephidae, se distribuye en el Pacífico Este en aguas tropicales y subtropicales, desde los 37° a 40° de latitud Norte hasta los 45° a 47° de latitud Sur; se considera una especie nerítico-oceánica y sus principales hábitats son las zonas de influencia de las corrientes de California y Perú, en el hemisferio norte y sur respectivamente (Nigmatullin *et al.*, 2001).

Durante las últimas décadas, el calamar gigante se ha convertido en un importante recurso pesquero en el Golfo de California (Cisneros-Mata *et al.*, 1998) y también, al ser un depredador activo, ejerce un importante impacto ecológico en las regiones donde es abundante (Ehrhardt *et al.*, 1983).

En México la pesquería de *Dosidicus gigas* inició en 1974 y alcanzó cifras record en 1996-97 con 107 966 y 120 877 ton respectivamente. Aunque los volúmenes de captura han disminuido hasta una media anual de 61 202 ton entre

2006 y 2011 (Anuario de pesca, 2011). La variabilidad en las capturas y la expansión del hábitat de *Dosidicus gigas* ha generado polémica sobre la influencia del cambio climático sobre esta especie y su impacto en el ecosistema pelágico (Stewart *et al.*, 2012).

A pesar de que el conocimiento sobre los adultos es amplio, pocos son los trabajos enfocados en la biología y ecología de las paralarvas. El conocimiento de la distribución de las paralarvas y de los patrones de abundancia es útil para determinar cuándo y en dónde desovan los adultos (Camarillo-Coop *et al.*, 2011), cuáles son sus áreas de crianza y como afectan las condiciones oceanográficas y los fenómenos estacionales e interanuales a esta distribución.

3. Antecedentes

Los estudios taxonómicos sobre paralarvas de la familia Ommastrephidae en el Pacífico Tropical Oriental se remontan a poco más de 50 años, sin embargo aún en la actualidad es difícil poder identificar a las paralarvas a nivel de especie sin el uso de técnicas moleculares.

Okutani y McGowan (1969) realizaron los primeros trabajos sobre paralarvas de calamar en la región de la Corriente de California. Encontraron la presencia de 16 grupos diferentes de paralarvas, pero manejan la presencia de la familia Ommastrephidae como un solo grupo al que denominaron Ryncoteuthion, representado por 23 paralarvas. A pesar de no hacer la distinción entre las especies, mencionan a seis posibles géneros contenidos en el grupo: *Todarodes*, *Sthenoteuthis*, *Hyaloteuthis*, *Ommastrephes*, *Eucleoteuthis* y *Dosidicus*.

En el Golfo de California, Gilly *et al.* (2006) realizaron estudios genéticos de paralarvas y juveniles de *Dosidicus gigas* colectadas en la cuenca de San Pedro Mártir. Encontraron paralarvas con tallas desde 1 a 10 mm (longitud del manto) que tuvieron una identificación molecular positiva como *D. gigas*, sin embargo encontraron diferencias en el desarrollo de los fotóforos intestinales incluso en paralarvas del mismo tamaño.

Granados-Amores (2008) realizó el primer listado taxonómico de la comunidad de cefalópodos epiplanctónicos del Sistema de la Corriente de California frente a México. Encontró un total de nueve familias, 12 géneros, 12 especies y 17 taxa.

Ramos-Castillejo *et al.* (2010) realizaron análisis morfológicos y morfométricos para lograr discernir entre las paralarvas de *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas*. Encuentran como diagnosis la presencia de fotóforos oculares e intestinales en *S. oualaniensis*, (ausentes en *D. gigas*) sin embargo estos caracteres sólo son visibles en las paralarvas mayores a 4 mm de longitud del manto. Las paralarvas de tallas inferiores solo se logran diferenciar con análisis genéticos.

Los estudios ecológicos sobre paralarvas del complejo *Sthenoteuthis-Dosidicus* son pocos, sobre todo por la dificultad taxonómica que representa esta familia, entre los más destacados se encuentran los siguientes.

Vecchione (1999) reportó haber encontrado una extraordinaria abundancia de paralarvas de ommastréfidis en el Pacífico Tropical Oriental y los relaciona

especialmente con la isoterma de 29 °C durante el fenómeno del Niño de 1987, y argumentó que probablemente las paralarvas fueron concentradas por un giro anticiclónico.

Camarillo-Coop *et al.* (2007) encontraron altas abundancias de paralarvas de *Dosidicus gigas* y del complejo SD al sur de Punto Eugenia, Baja California Sur, México. Relacionan los máximos de abundancia con una temperatura media de 20.5 °C en los primeros 10m de la columna de agua. Esto en la frontera de dos masas de agua: Agua Sub-Ártica y Agua Superficial Transicional-Subtropical.

Staaf *et al.* (2008) encontró la primera puesta de huevos en la naturaleza de *Dosidicus gigas*, colectada cerca de la Cueva Guaymas. Esta masa de huevos fue asociada a la pycnoclina y las aguas bien oxigenadas.

Camarillo-Coop *et al.* (2011) realizaron los primeros estudios de distribución de paralarvas de *Dosidicus gigas* y lo relacionan con las condiciones oceanográficas en el Centro del Golfo de California, encontrando la mayoría de paralarvas cerca de estructuras frontales en donde se encuentran mejores condiciones para la alimentación de las paralarvas. Sin embargo la evidencia de la presencia de los frentes fue muy pobre.

Staaf *et al.*, (2013) muestrearon una amplia zona en el Pacífico Tropical Oriental a lo largo de 10 años. Los muestreos fueron nocturnos y utilizaron dos tipos de arrastres: (1) oblicuo con red bongo y (2) superficial con una red manta. Encontraron una mayor abundancia de paralarvas del complejo *Sthenoteuthis* - *Dosidicus* en los arrastres superficiales. En uno de los cruceros realizaron

identificación molecular y encontraron que la mayoría de las paralarvas pertenecían a *Sthenoteuthis oualaniensis*. La distribución vertical de las paralarvas del complejo *Sthenoteuthis* - *Dosidicus*, y de otros grupos de cefalópodos en sus estadios planctónicos aún se desconoce.

4. Hipótesis

Con base en los estudios previos de comunidades meroplanctónicas y paralarvas de la familia Ommastrephidae se plantea como hipótesis de éste trabajo que las especies del complejo *Sthenoteuthis* - *Dosidicus* desovan preferencialmente en zonas de alta energía (regiones convergentes de sistemas frontales y márgenes de interacción entre remolinos) de estructuras hidrográficas de mesoescala.

5. Objetivos

5.1. Objetivo general

Analizar la distribución tridimensional (horizontal y vertical) de paralarvas del complejo *Sthenoteuthis* - *Dosidicus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) y su relación con estructuras físicas de mesoescala como remolinos y frentes en el Sur del Golfo de California y el Pacífico Tropical Transicional frente a las costas mexicanas.

5.2. Objetivos particulares

- Identificar las paralarvas de calamar a nivel de especie o complejo, en el caso de la familia Ommastrephidae, y a nivel de familia al resto de la comunidad de cefalópodos.
- Medir la longitud del manto de cada paralarva de Ommastrephidae como indicador de la edad.
- Analizar las condiciones oceanográficas de las regiones de muestreo para relacionarlas con la distribución tridimensional de las paralarvas.

6. Área de estudio

El Golfo de California es la única cuenca de evaporación del Pacífico Este Subtropical; los vientos son estacionales y son del noroeste en invierno y del sureste en verano (Roden, 1958). Existe un patrón estacional de surgencias: en el oeste durante el verano y en el este durante el invierno; se puede dividir el Golfo de California en cinco regiones de acuerdo a su fisiografía y circulación: la entrada del Golfo, el Golfo Sur, la región del Archipiélago Central, el Golfo Norte y el Alto Golfo (Lavín y Marinone, 2003).

El patrón de corrientes superficiales tiene una estructura anticiclónica de otoño a primavera, mientras que en verano cambia a un flujo ciclónico. Esto principalmente se ve influenciado por el patrón monzónico de vientos (Lavín y Marinone, 2003). En cuanto a la circulación termohalina, la entrada de agua proveniente del Océano Pacífico se da por el margen continental, mientras que la salida de agua es por el margen peninsular (Castro *et al.*, 2000).

Se ha observado la presencia recurrente de remolinos de mesoescala desde la boca del Golfo de California hasta la región cercana al archipiélago central. No se ha encontrado un patrón estacional en la aparición de estos remolinos, sin embargo es común observarlos en verano. Su tamaño varía entre los 50 y 150km de diámetro (Lavín y Marinone, 2003; Pegau *et al.*, 2002; Lavín *et al.*, 2013).

En la boca exterior del Golfo de California y en el Pacífico Tropical Transicional, se presenta una zona de frentes constantes por la confluencia de

distintas masas de agua, como el Agua Subártica, el Agua del Golfo de California y el Agua Tropical Superficial (Durazo y Baumgartner, 2002; Lavín y Marinone, 2003, Lavín *et al.*, 2009). En esta zona los cambios estacionales son marcados por la variabilidad de la influencia de la Corriente de California, llegando su efecto hasta Cabo San Lucas en invierno y primavera, y desplazándose al norte en los meses de verano y otoño. Este movimiento latitudinal de la zona de confluencia, y por lo tanto del sistema frontal, se debe principalmente al desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (Kessler, 2006).

La productividad primaria tiene un promedio anual de $5.1 \pm 3.3 \text{mgC/mgCl}\cdot\text{h}$, basado en modelos de productividad vertical generalizada para la región sur de la Corriente de California frente a las costas de Baja California (Cepeda-Morales *et al.*, 2010). Sin embargo la productividad puede verse modificada por la presencia constante de estructuras hidrográficas de mesoescala. En la región cercana a Cabo San Lucas es común encontrar la formación de remolinos de mesoescala, siendo los remolinos anticiclónicos más frecuentes y de mayor durabilidad (Kurczyn *et al.*, 2012).

7. Métodos

7.1 Trabajo de Campo

Se realizaron dos campañas oceanográficas: ISFOBACS1006 en el Pacífico Tropical Transicional, en verano de 2010; y GOLCA1107 en el Sur del Golfo de California, durante verano de 2011. El primero de los cruceros se realizó a bordo del B.O. “Francisco de Ulloa” propiedad del CICESE y el segundo a bordo del B.O. “El Puma” propiedad de la UNAM.

Previo a cada campaña oceanográfica se dio seguimiento mediante imágenes de satélite a la formación de estructuras físicas de mesoescala, sobre las cuales se trazó la red de estaciones.

- La campaña ISFOBACS1006 constó de un total de 27 estaciones en 4 transectos. En todas las estaciones se obtuvieron muestras biológicas (Figura 1, círculos rojos).
- La campaña GOLCA1107 constó de 40 estaciones en 2 transectos. En 34 estaciones se obtuvieron muestras biológicas (Figura 1, cuadros negros).

En cada estación de muestreo se realizó un lance estándar con CTD para la obtención de datos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y fluorescencia.

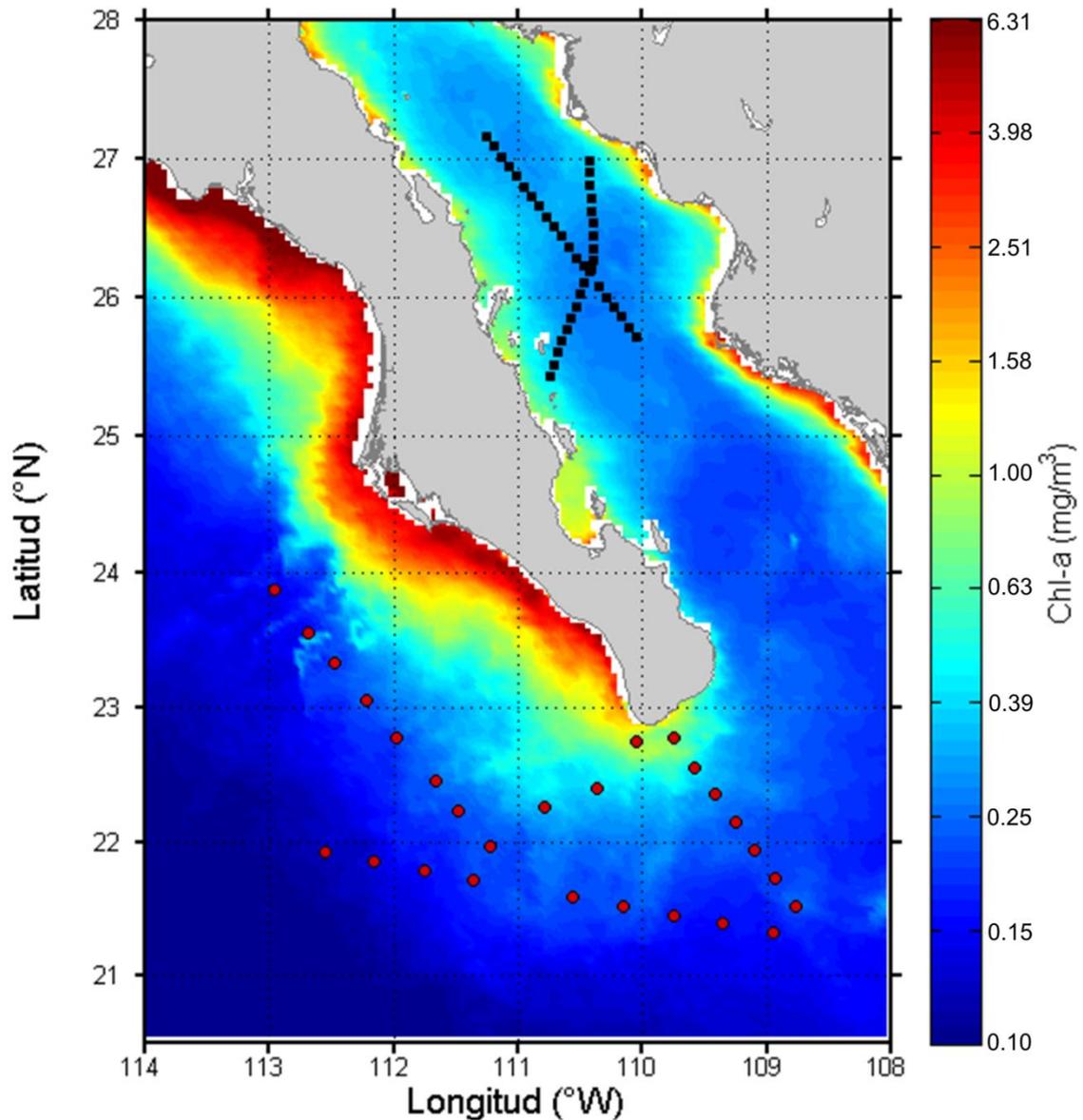


Figura 1. Red de estaciones de las dos campañas oceanográficas ISFOBACS1006 (círculos rojos) y GOLCA1107 (cuadros negros). En color se incluye la clorofila-a (mg/m^3) promedio en los meses de junio y julio, desde 2002 hasta 2011 (Composición semanal de 4x4 km. MODIS-AQUA).

Los muestreos biológicos para obtener muestras de zooplancton se realizaron mediante arrastres oblicuos con redes del tipo apertura-cierre, con una

boca de 60 cm de diámetro, 2.25 m de largo y luz de malla de 505 μm . Se muestrearon los primeros 200 m de la columna de agua en estratos diferentes para cada campaña.

- En la campaña ISFOBACS1006 se realizaron dos estratos finos cada 15 m (0-15 m y 15-30 m), dos estratos medios cada 35 m (30-65 m y 65-100 m) y dos estratos gruesos cada 50 m (100-150 m y 150-200 m).
- En la campaña GOLCA1107 los estratos superficiales fueron cada 17 m (0-17 m, 17-34 m y 34-51 m) y los estratos profundos cada 50 m (50-100 m, 100-150 m y 150-200 m).

Los arrastres de redes se realizaron en trayectoria circular a una velocidad de alrededor de 2 nudos siguiendo la metodología recomendada por Smith y Richardson (1979) y Sánchez-Velasco *et al.* (2007). Para determinar el volumen de agua filtrada se colocaron en la boca de las redes flujómetros tipo torpedo *General Oceanics* previamente calibrados. Una vez terminado el arrastre se procedió a fijar cada muestra con formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio.

7.2. Trabajo de laboratorio

Se determinó el biovolumen del zooplancton utilizando el método del volumen desplazado descrito por Kramer *et al.*, (1972) modificado por Beers (1976), y se estandarizó a ml de zooplancton por cada 1000 m³ de agua filtrada con la siguiente fórmula:

$$\text{Biovolumen} \left(\frac{\text{ml}}{1000 \text{ m}^3} \right) = 1000 * \frac{\text{Volumen de la muestra (ml)}}{\text{Volmen filtrado (m}^3\text{)}}$$

Las paralarvas de cefalópodos fueron separadas de la muestra madre y se identificaron a nivel suborden en el caso de los octópodos y a familia en el caso de los teutidos utilizando el manual de identificación de cefalópodos de Sweeney *et al.* (1992).

Sólo en el caso de la familia Ommastrephidae (Figura 2.) se identificó a nivel de complejo, de acuerdo a los criterios de Camarillo-Coop, (2006) y Granados-Amores (2008). A cada paralarva de esta familia se le midió el manto con ayuda de un micrómetro ocular. Esta medida se utilizó como indicador de la edad de las paralarvas

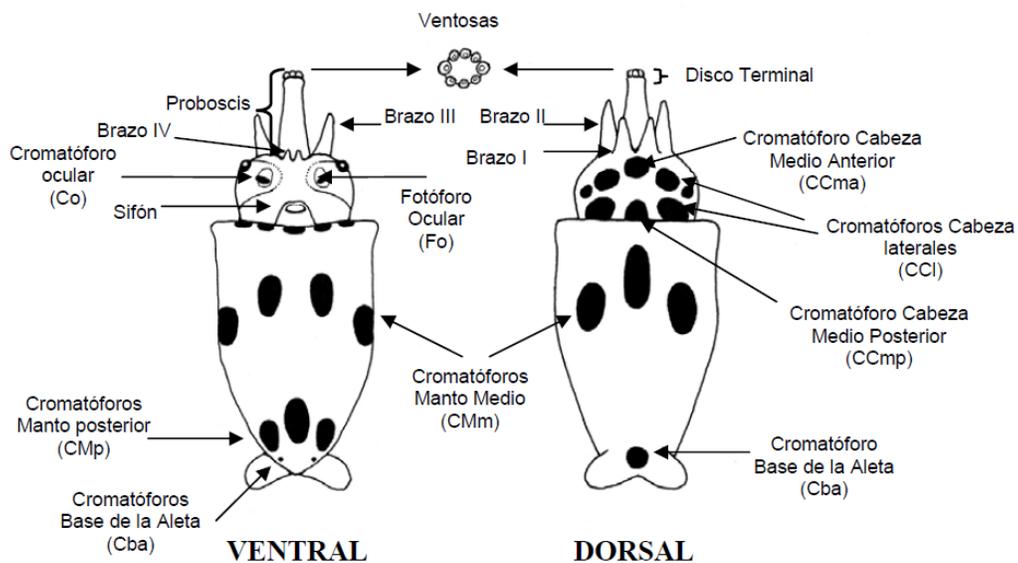


Figura 2. Características morfológicas externas utilizadas en la identificación de los complejos de paralarvas de la familia Ommastrephidae colectadas en el Golfo de California y Pacífico Tropical Trancisional durante verano de 2010 y 2011. Los dibujos se tomaron de Harman y Young (1985) y Young e Hirota (1990); modificado por Camarillo-Coop (2006).

7.3. Análisis estadístico

Una vez identificadas las paralarvas se procedió a generar una matriz con los datos no estandarizados, a los cuales se les aplicaron las pruebas no paramétricas de Mann-Whitney, para identificar diferencias significativas entre las abundancias de los muestreos diurnos y nocturnos; y la prueba de Kruskal-Wallis, para identificar diferencias significativas entre los distintos estratos muestreados (Sokal y Rohlf, 1995).

La matriz de abundancias se estandarizó de acuerdo a la metodología de Smith y Richardson (1979) a 10 m²:

$$\text{Paralarvas (ind/10 m}^2\text{)} = 10 * \frac{\text{No. de paralarvas} * \text{Grosor real del estrato(m)}}{\text{Volumen filtrado (m}^3\text{)}}$$

El grosor real del estrato se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Grosor real del estrato} = (CFa - CFc) * \cos(\bar{\theta}_1)$$

Donde: *CFa* = Metros de cable filado al abrir la red. *CFc* = Metros de cable filado al cerrar la red. θ_1 = ángulo medido del cable filado.

La matriz de datos estandarizados se transformó obteniendo su raíz cuarta para atenuar los extremos de variabilidad (Field *et al.*, 1982). Se aplicó el índice de disimilitud de Bray-Curtis (1957) que es suficientemente robusto para el análisis de comunidades acuáticas, ya que no da peso a especies raras ni a múltiples ausencias (Field *et al.*, 1982), mediante el algoritmo de ligamiento flexible ($\alpha=0.25$; Lance y Williams, 1966) El dendograma generado permitió definir las asociaciones

de paralarvas de cefalópodos. Lo anterior con ayuda del paquete estadístico del programa PCORD 6.0.

Una vez definidas las asociaciones se aplicó la prueba de análisis de varianza ANOSIM para determinar si los grupos formados fueron significativamente diferentes. Esta prueba no paramétrica y multivariada se basa en rangos y múltiples permutaciones (Clarke, 1993). La prueba de SIMPER se utilizó para determinar cuáles fueron los taxa que dieron más peso para la formación de cada asociación. (Clarke, 1993). Esto utilizando el programa PRIMER 6.0.

Se construyó una matriz de datos ambientales (temperatura [°C], salinidad [ups], oxígeno disuelto [mL/L], clorofila-a [mg/m³] y bio-volumen del zooplancton [mL/1000 m³]) promediando los datos por estrato, para cada estación. Esta matriz se utilizó para aplicar un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC; Ter Braak, 1986) que relaciona la distribución de los grupos de paralarvas con las variables ambientales. Este método consiste en un análisis simultáneo que extrae toda la varianza de dos o más matrices multifactoriales, que provee una descripción integrada de las especies por estación de muestreo y las variables ambientales. Las combinaciones lineales encontradas se llaman ejes ambientales donde, en la ordenación del diagrama los grupos por estrato-estación son representados por puntos y los parámetros ambientales son representados por vectores. La longitud de cada vector indica su importancia relativa y el ángulo de separación entre los ejes de ordenación y los vectores indican el grado de correlación (Ter Braak, 1986).

Se realizaron secciones transversales de las variables ambientales para identificar la estructura de la columna de agua a través de los distintos transectos muestreados, a éstas imágenes se les traslaparon las asociaciones formadas, así como la abundancia de paralarvas por grupo.

Se generó un diagrama T-S con los promedios del ACC para cada agrupación de paralarvas, de ambos cruceros, con el fin de identificar las masas de agua con las cuales se relacionan las asociaciones de cefalópodos.

8. Resultados

A pesar de que se encontraron paralarvas de ommastréfidos de tallas en las que se logró llegar a la identificación de especie (>4mm de longitud del manto), el número de paralarvas fue muy pequeño (5) para poder hacer un análisis integral, por lo que se optó por tomarlos como complejo *Sthenoteuthis* - *Dosidicus* (complejo SD), o complejo *Eucleoteuthis* – *Ommasptephes* - *Hyaloteuthis* (complejo EOH) ya que el promedio de tallas del total de ommastréfidos fue de 1.64 ± 0.57 mm de longitud del manto ($\bar{x} + s$; n=182). Esto además indicó que la mayoría de las paralarvas de Ommastrephidae encontradas tienen una edad cercana a una semana pos-eclosión.

En los cruceros realizados en el Golfo de California y Pacífico Tropical Transicional durante julio de 2011 y junio de 2010 respectivamente se muestreó sobre estructuras físicas de mesoescala. Estas se describen a continuación del interior al exterior del golfo.

8.1 GOLCA1107

En la imagen de satélite de concentración de clorofila, se observó la presencia de un remolino aparentemente ciclónico de aproximadamente 140 km de diámetro muy cercano de ambas costas del golfo, con el centro oligotrófico delimitado por la isolinia de ~ 0.35 (mg/m^3), así como un área enriquecida al norte de la estructura posiblemente por la interacción con otro remolino ciclónico. Esta área fue nombrada como zona de cizalla (Figura 3). La red de estaciones cruzó el remolino en dos transectos, el primero (transecto A) de suroeste a noreste desde

el sur de Isla Sta. Catalina hasta el sur de Punta Lobos; el segundo (transecto C) se muestreó de sureste a noroeste paralelo al eje longitudinal del golfo.

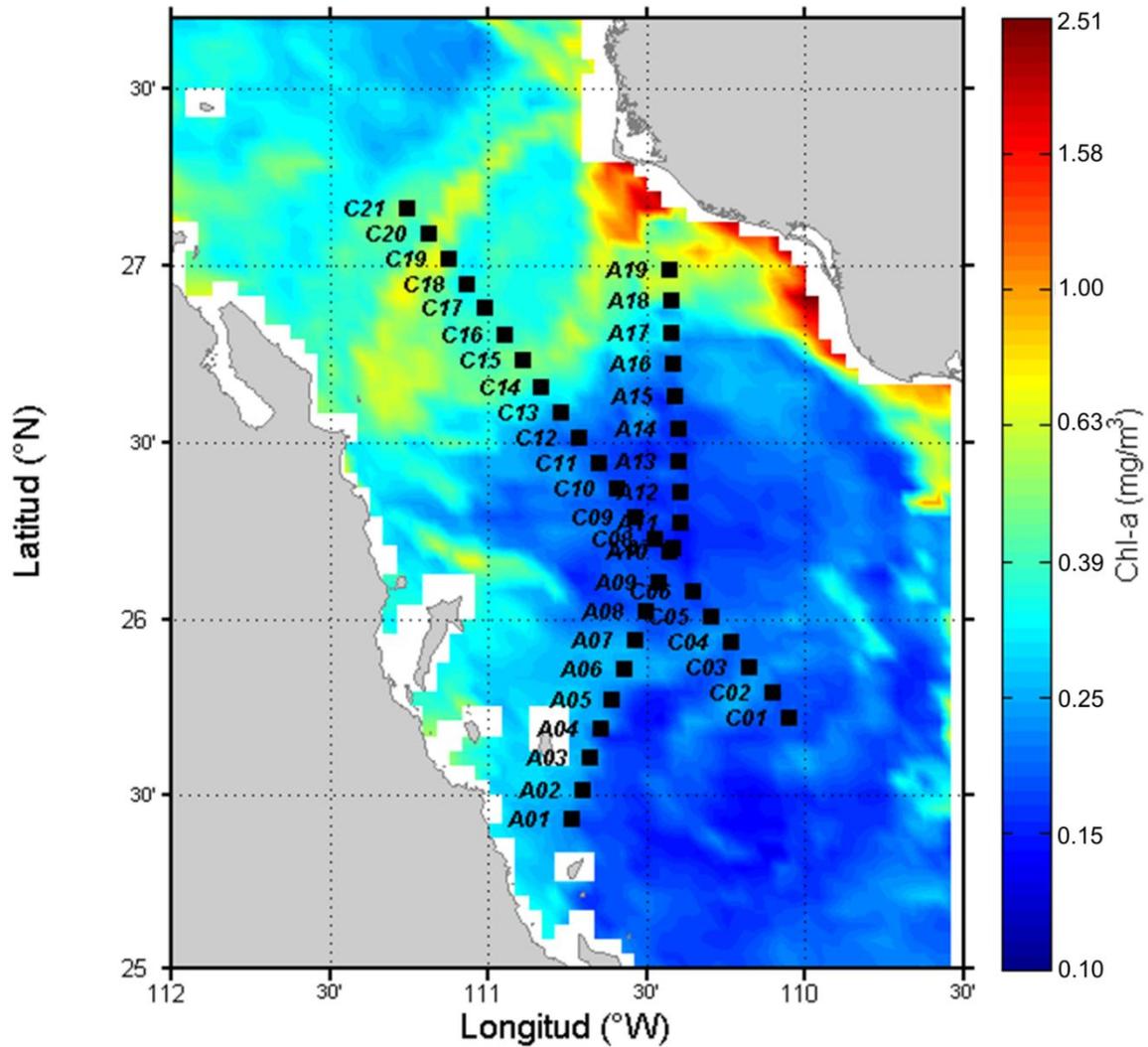


Figura 3. Derrotero de estaciones del crucero GOLCA1107 sobre imagen satelital de clorofila-a (Composición semanal 21-28/07/2011 de 4x4km, MODIS-AQUA).

8.1.1. Hidrografía

Los lances de CTD fueron aproximadamente hasta 1000 m de acuerdo a la profundidad del fondo. Lo anterior permitió observar que las características hidrográficas del remolino tienen una profundidad entre 500 y 600 m. Sin embargo,

se graficaron los primeros 250 m de la columna de agua para resaltar los cambios en la estructura fisicoquímica en la zona con mayor impacto sobre las paralarvas de cefalópodos.

En el transecto A (Figura 4) que constó de 19 estaciones y una longitud total de 180 km, las isotermas mostraron una capa de mezcla cercana a los 25 m de profundidad con temperaturas por encima de 30 °C y una termoclina muy marcada (Figura 4a). Se observó una elevación de las isotermas en forma de domo de la estación A06 a la A14 por debajo de la termoclina, donde se localizó el centro del remolino con un diámetro de aproximadamente 80 km. Se presentó un máximo de salinidad en superficie mayor a 35.4 ups, producto de la retención de agua por el remolino y la evaporación (Figura 4b). El oxígeno presentó un máximo subsuperficial relacionado al máximo de concentración de clorofila-a aproximadamente a los 40m (Figura 4c). La concentración de clorofila en los primeros 10m de la columna de agua fue inferior a los 0.1mg/m³ (Figura 4d).

En los márgenes del remolino, tanto hacia la costa continental como a la costa peninsular la capa de mezcla fue más somera (10m) y el gradiente térmico vertical menos intenso, respecto a la zona central. La salinidad presentó un mínimo subsuperficial de 34.8 ups a los 50 m. La oxipleta de los 2 mL/L presentó una profundidad cercana a los 50 m sin cambios significativos en su distribución vertical en el centro y márgenes del remolino.

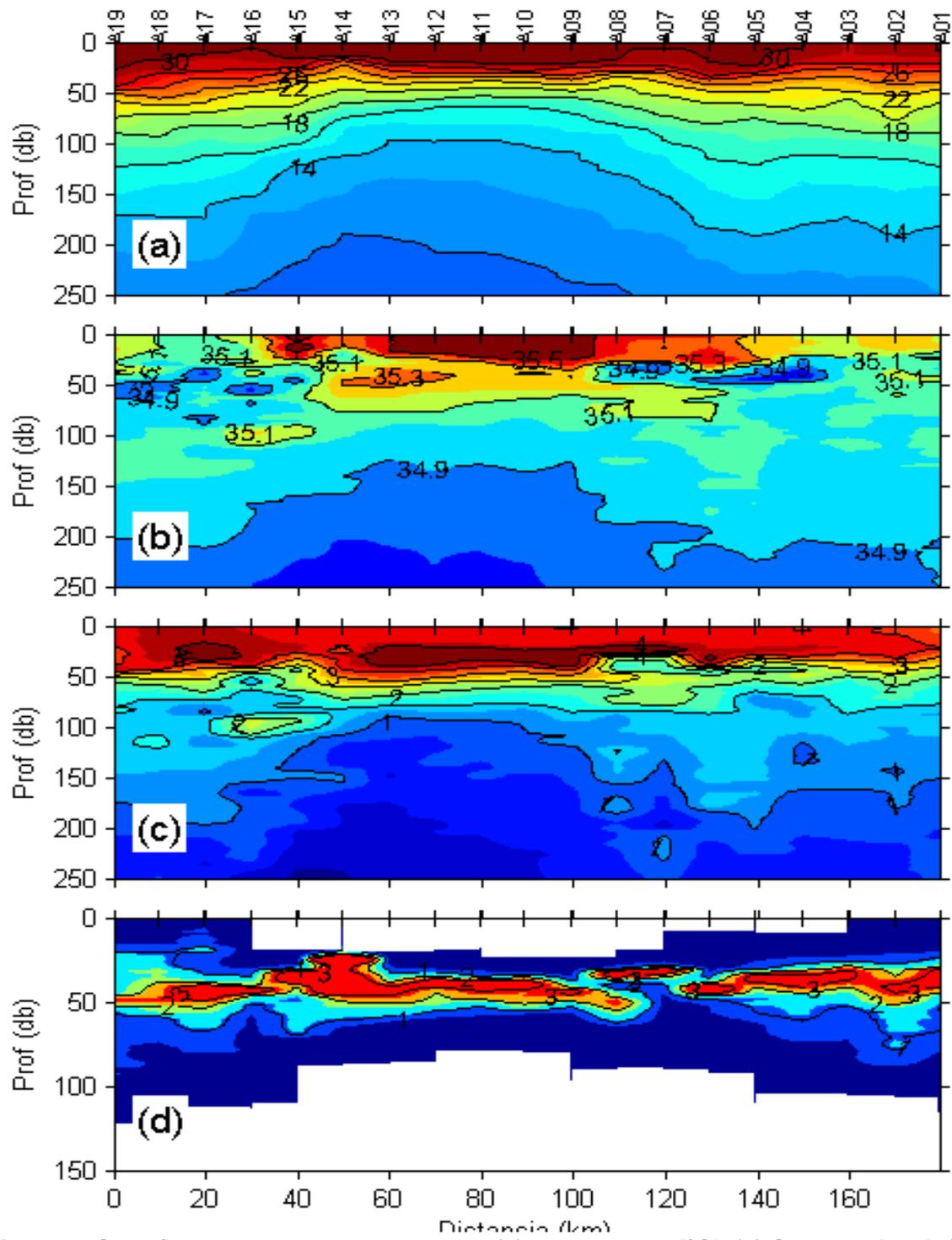


Figura 4. Sección transversal del transecto A. (a) Temperatura [°C]. (b) Salinidad [ups]. (c) Oxígeno disuelto [mL/L]. (d) Clorofila-a [mg/m³].

El transecto C (Figura 5) constó de 21 estaciones con una longitud total muestreada de 200 km; y cruzó el remolino en la región central del golfo sobre la zona oceánica. El centro del remolino se localizó entre las estaciones C13 y C05. Al norte del remolino se encontró una zona con características hidrográficas muy diferentes al resto del muestreo, entre las estaciones C21 y C14, que aparentemente representan la zona de convergencia de dos remolinos del mismo sentido; a esta zona se le nombró como zona de cizalla. La termoclina no presentó gradientes tan intensos como en el centro del remolino y en general hubo un hundimiento de las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua. Este hundimiento se hace más evidente con la oxipleta de 2 mL/L, la cual pasó de 50 m a más de 150 m entre las estaciones C18 y C16 (Figura 5c). Esta zona además presentó un decremento relativo en la concentración de biomasa de fitoplancton, comparado a la zona central del remolino.

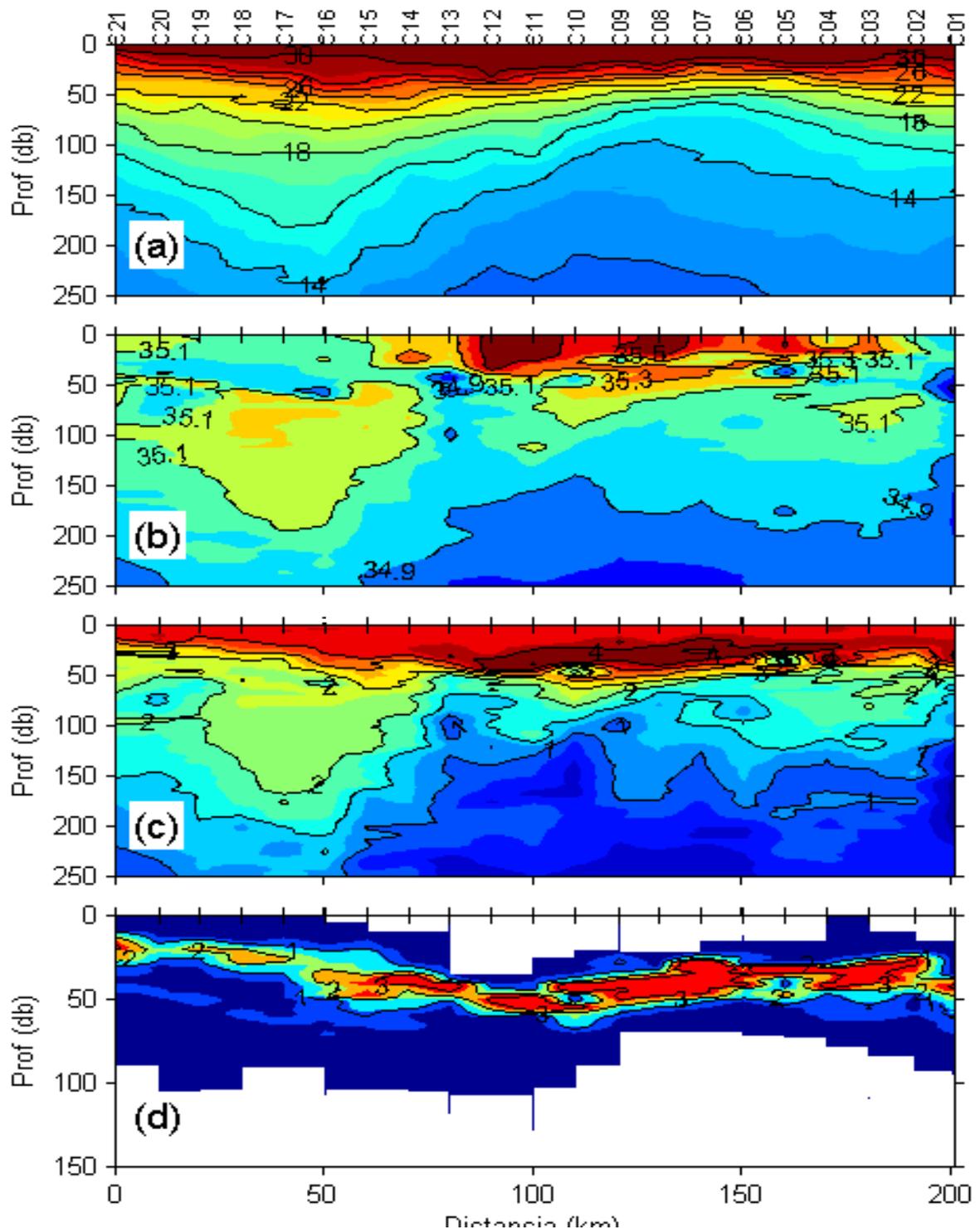


Figura 5. Sección transversal del transecto C. (a) Temperatura [°C]. (b) Salinidad [ups]. (c) Oxígeno disuelto [mL/L]. (d) Clorofila-a [mg/m³].

8.1.2. Ecología de cefalópodos.

Se colectaron un total de 264 muestras de zooplancton y solo 71 de éstas tuvieron paralarvas de cefalópodos. El total de paralarvas fue de 283, las cuales estuvieron incluidas en 7 grupos taxonómicos, 68 pertenecen al complejo SD. No hubo diferencias significativas entre los muestreos de día y noche ($P>0.05$) ni diferencias entre los distintos estratos muestreados ($P>0.05$).

El índice de disimilitud de Bray-Curtis (Figura 6) definió cuatro grupos significativamente diferentes (ANOSIM $R>0$, $R=0.774$) en los cuales pueden coexistir dos o más taxa, sin embargo en cada grupo domina un taxón con un porcentaje de contribución mayor al 80% (Tabla I).

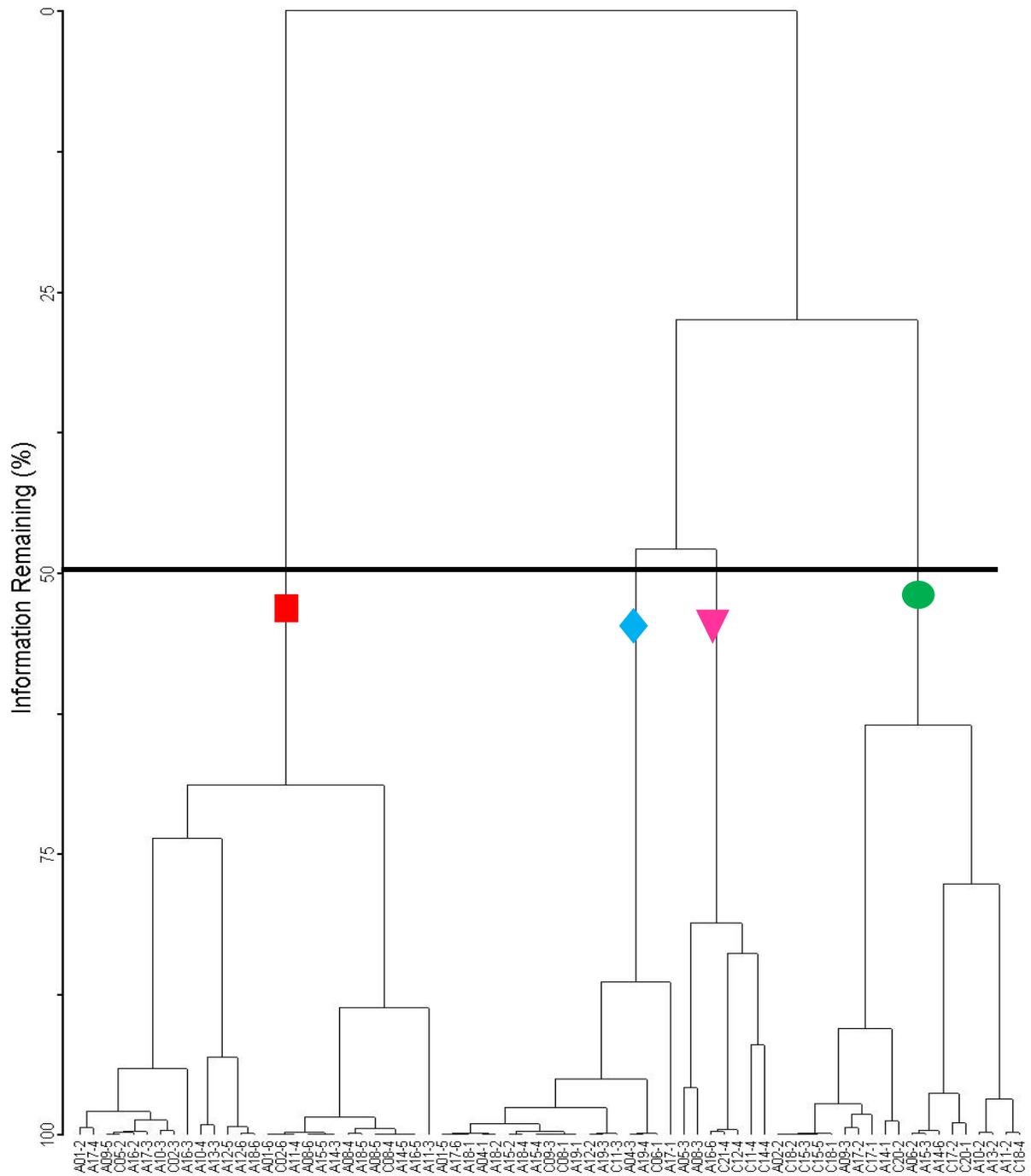


Figura 6. Dendrograma realizado con el índice de disimilitud de matrices de Bray-Curtis y método de ligamiento flexible del crucero GOLCA1107 en julio de 2011 en el sur del Golfo de California. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octopodos (▼).

Tabla I. Grupos dominantes de las asociaciones formadas por el método de aglomeramiento de Bray-Curtis durante el crucero GOLCA1107 en julio de 2011 en el sur del Golfo de California.

Asociación	Abundancia promedio (Paralarvas/10m²)	% de contribución (SIMPER)
Pyroteuthidae	8.59	93.22
Enoploteuthidae	5.46	100.0
Complejo SD	6.88	82.76
Octópoda	3.04	83.85

En el transecto A (Figura 7) el estrato superficial (0-17 m) en el centro del remolino no presentó paralarvas de calamar. Hacia los márgenes del remolino, donde la columna de agua estuvo menos estratificada y la capa de mezcla tuvo menor salinidad y temperatura se presentaron paralarvas sobre todos de la familia Enoploteuthidae. Las paralarvas del complejo SD se presentaron mayormente en los estratos de termoclina (17-34 m y 34-51 m) con las mayores agregaciones asociadas a las mayores concentraciones de oxígeno. En los estratos profundos se presentó un gradiente con las mayores abundancias y frecuencias de cefalópodos hacia la costa continental, y muy bajas abundancias y frecuencias en la costa peninsular. Por debajo de la termoclina se presentaron mayormente las paralarvas de la familia Pyroteuthidae.

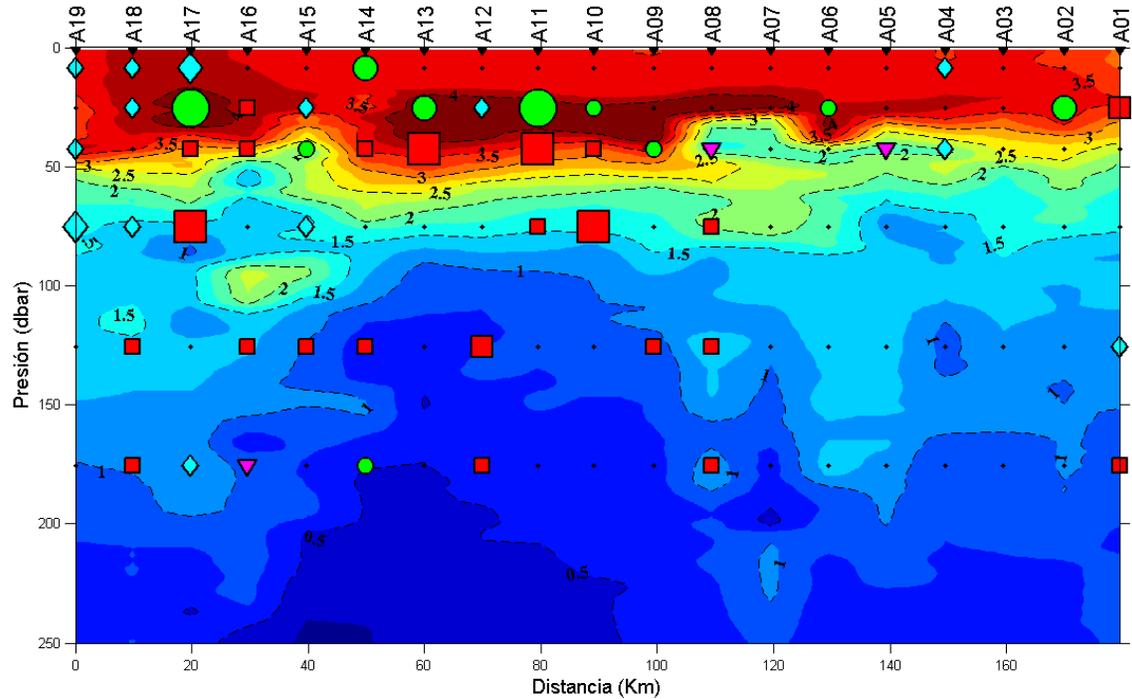


Figura 7. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto A. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² para los marcadores chicos; 11-20 ind/10m² los marcadores medianos y >20 ind/10m² los marcadores grandes.

El transecto C (Figura 8) se caracterizó por tener las menores frecuencias de paralarvas, con bajas abundancias en el cuerpo del remolino y altas abundancias hacia la zona de cizalla al norte. Fue justamente en la zona de cizalla donde además de altas abundancias del complejo SD se presentó una ampliación de su distribución hacia el fondo, muy relacionado con el hundimiento de la oxiplota de 2mL/L de 50 m a más de 150 m.

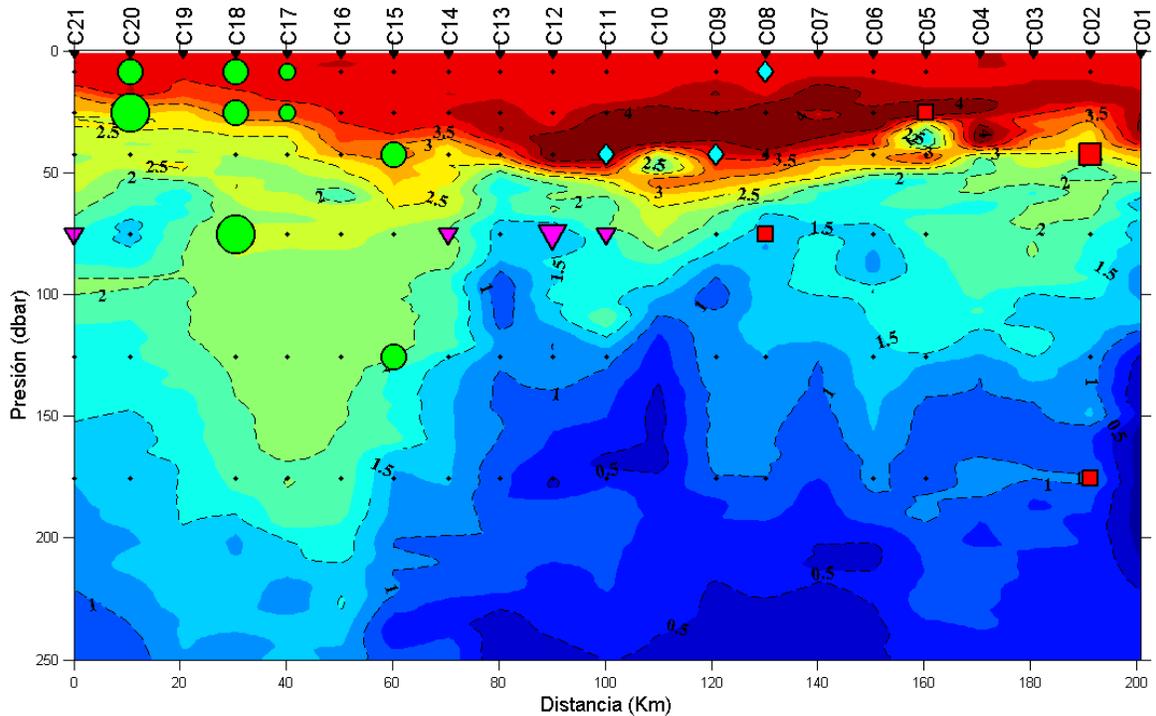


Figura 8. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto C. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-20 ind/10m² con marcadores medianos y >20 ind/10m² con marcadores grandes.

El Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) (Figura 9) relacionó estadísticamente las agrupaciones de paralarvas de cefalópodos con las variables ambientales más representativas. En el análisis se incluyeron temperatura (°C), salinidad, oxígeno disuelto (mL/L), concentración de clorofila (mg/m³) y biovolumen del zooplancton (mL/1000 m³). Las variables que mejor explicaron la distribución de las paralarvas fueron la temperatura y el oxígeno disuelto (Tabla II) La agrupación del complejo SD tuvo una correlación positiva con la temperatura y el oxígeno disuelto y parcialmente positiva con la concentración de clorofila. La agrupación de la familia Enoploteuthidae también se relacionó positivamente con las temperatura y oxígeno disuelto, pero con una mayor afinidad hacia la

concentración de clorofila. La agrupación de la familia Pyroteuthidae se relacionó negativamente con los tres vectores, indicando un hábitat profundo con temperaturas bajas, bajas concentraciones de oxígeno y poca o nula concentración de clorofila. La agrupación de los octópodos se relacionó también a un hábitat profundo pero con una correlación parcialmente positiva al vector de clorofila. La varianza total explicada por el análisis fue de 11.9%.

Tabla II. Coeficientes de correlación canónica del crucero GOLCA1107, realizado al sur del Golfo de California en julio de 2011.

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Temperatura	0.963	0.049	-0.057
Salinidad	0.266	0.030	0.198
Oxígeno disuelto	0.813	0.115	-0.145
Clorofila-a	0.196	-0.476	-0.686
Biovolumen del zooplancton	0.344	0.253	-0.479
Correlación de Pearson	0.685	0.258	0.217
Varianza explicada (%)	10.0	1.0	0.9
Varianza total explicada (%)		11.9	

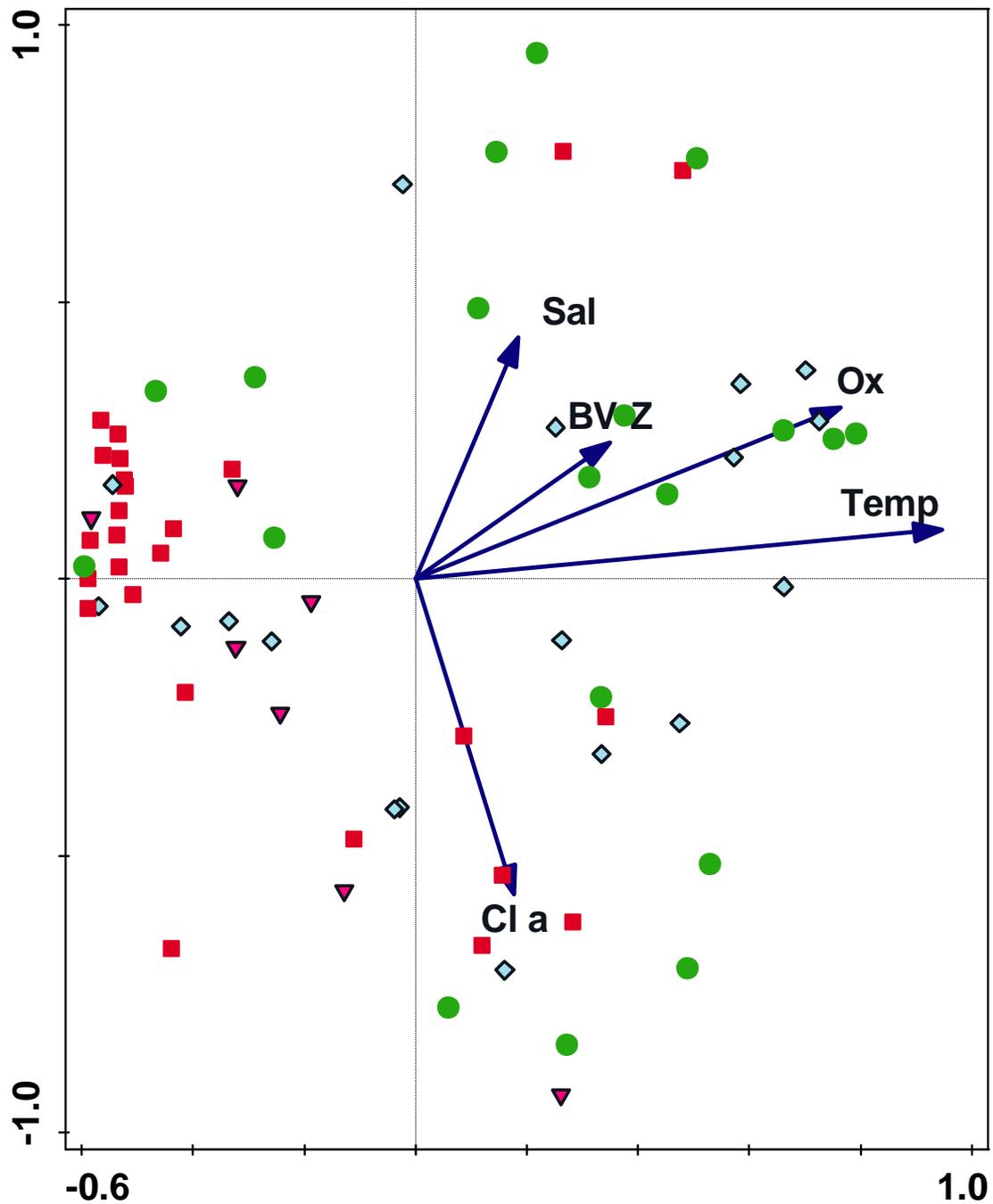


Figura 9. Análisis de correspondencias canónicas y agrupaciones de paralarvas de cefalópodos definidas durante el crucero GOLCA1007. Tem: temperatura (°C), Oxi: oxígeno disuelto (mL/L), Sal: salinidad (ups), Cl a: clorofila-a (mg/m³), BV-Z: biovolumen del zooplankton (ml/1000 m³). Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Enoploteuthidae (◆); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de octópodos (▼).

8.2. ISFOBACS1006

La red de estaciones de la campaña oceanográfica ISFOBACS1006 constó de 4 transectos, el primero (A) va de Cabo San Lucas en dirección sureste hasta los 21.5° N, el transecto B va de los 21.3° N y 108.9° W en dirección oeste-noroeste hasta los 21.9° N y 112.6° W. Los transectos J y K muestrearon en forma de "L" desde los 23.8° N y 113° W hasta los 22° N y 111.2° W y de ahí hasta el sur-suroeste de Cabo San Lucas. La imagen de satélite de concentración de clorofila-a (Figura 10) mostró la presencia de un frente de clorofila casi paralelo al meridiano de los 110° W. Este frente de clorofila fue muestreado por el transecto B, con muestras biológicas en todas las estaciones.

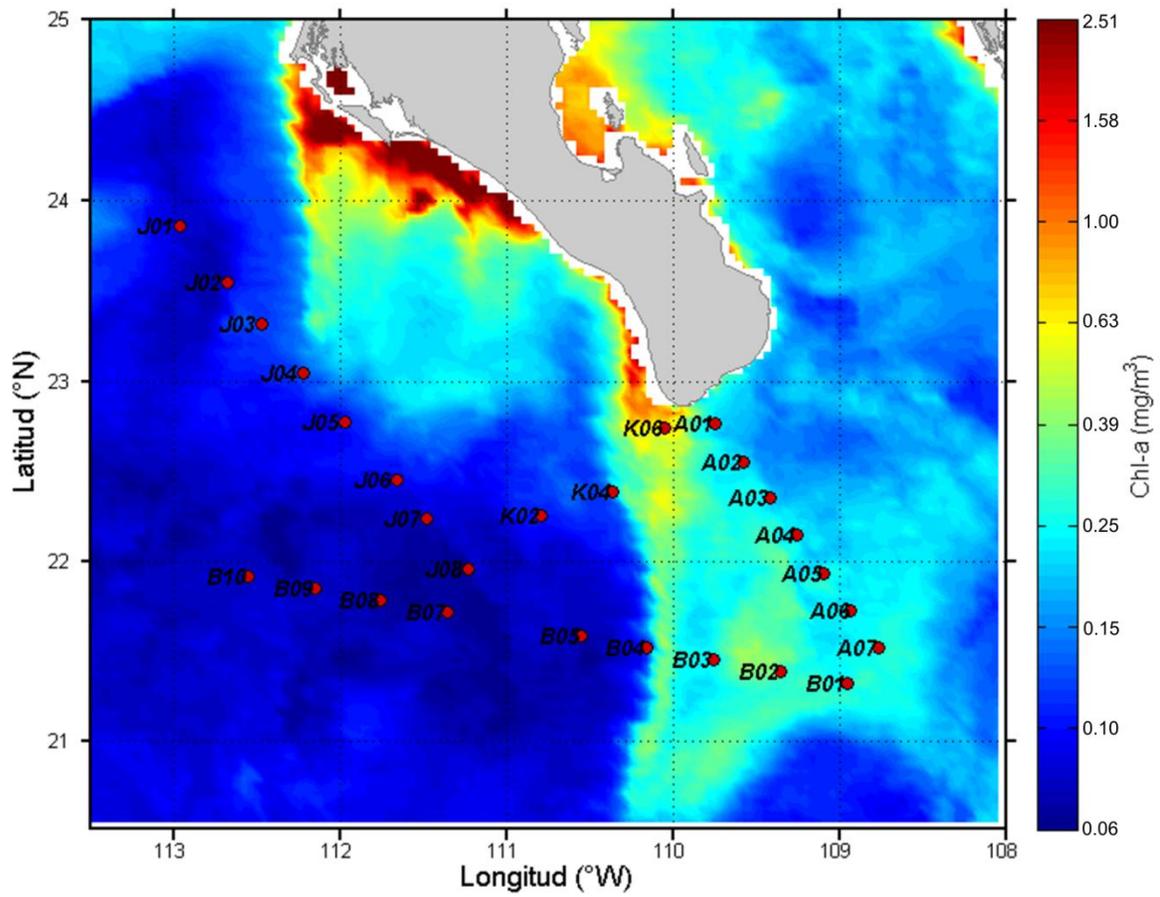


Figura 10. Derrotero de las estaciones del crucero ISFOBACS1006 sobre imagen satelital de clorofila-a (Composición semanal (11-17/06/2010) de 4x4km, MODIS-AQUA)

8.2.1. Hidrografía

El transecto A (Figura 11) constó de siete estaciones y una distancia total muestreada de 170 km. Mostró una columna de agua típica de aguas tropicales, con una marcada termoclina somera (10-20 m). Las mayores salinidades y temperaturas se presentaron hacia las estaciones más costeras, sin cambios importantes en la distribución de las isothermas y oxipletas en la horizontal. La salinidad presentó un mínimo subsuperficial de 34.3 – 34.5 ups entre los 20 y 50 m (Figura 11b). La clorofila a mantuvo valores bajos durante el muestreo, y las mayores concentraciones se asociaron a la posición de la termoclina con un núcleo de agregación en las estaciones A03 y A04 con valores por encima de 1 mg/m³ (Figura 11d).

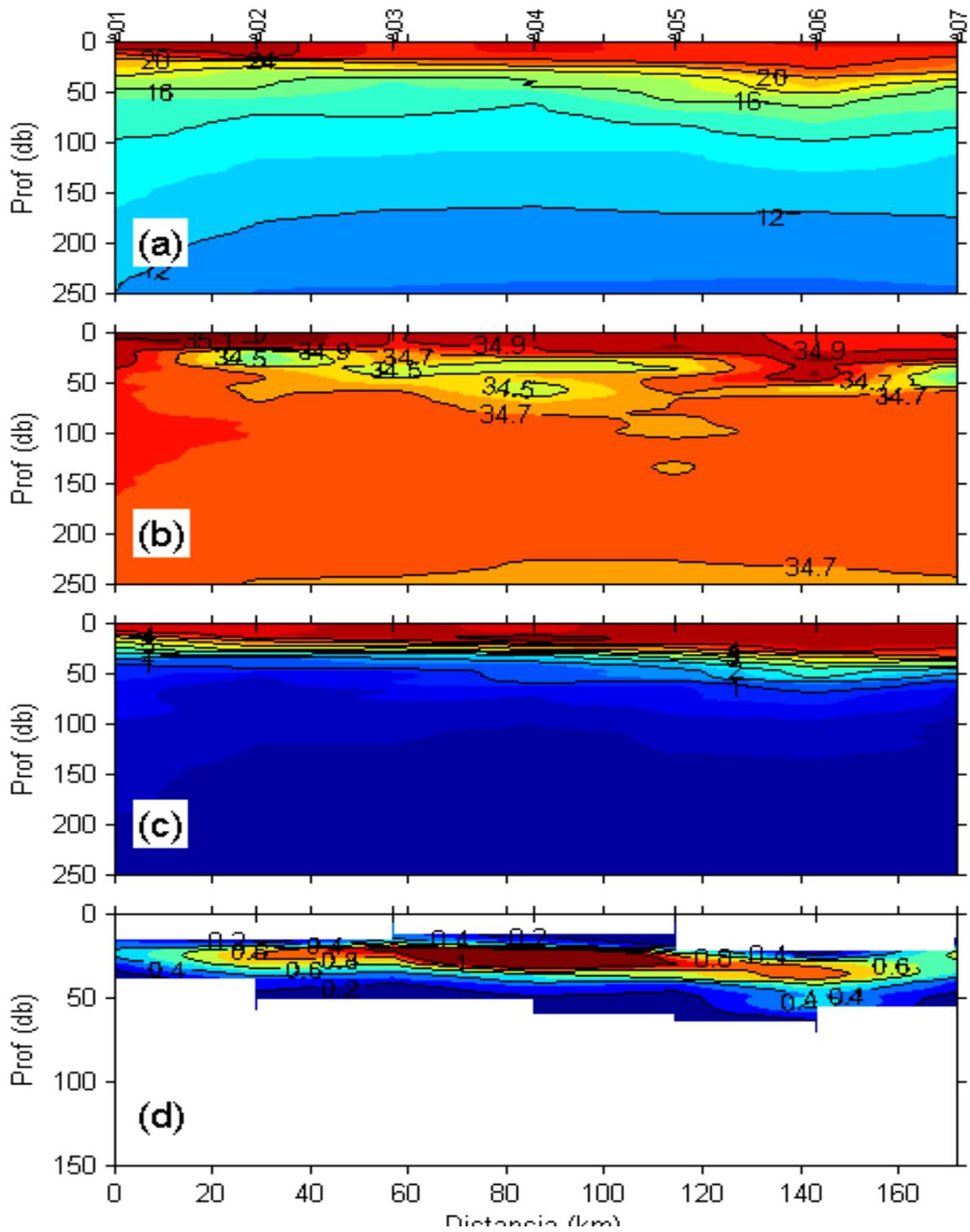


Figura 11. Sección transversal del transecto A. (a) Temperatura [°C]. (b) Salinidad [ups]. (c) Oxígeno disuelto [mL/L]. (d) Clorofila-a [mg/m³].

El transecto B (Figura 12) constó de nueve estaciones, cubriendo una distancia de 378 km, atravesó el frente en una zona oceánica cercano a los 21.5 °N. Se aprecian dos zonas con características hidrográficas diferentes: (1) en la región al occidente de la estación B04 donde la capa de mezcla fue profunda, con una profundidad promedio de 50 m; presentó también un mínimo salino subsuperficial de 33.6–34 ups asociado a un brazo de la Corriente de California. Asociado a la capa mezclada, la columna de agua se encontró con altas concentraciones de oxígeno en los primeros 100 m, correspondientes a la profundidad promedio de la oxipleta de 2 mL/L. La concentración de clorofila fue muy baja superando apenas los 0.3 mg/m³ entre los 50 y 100 m de profundidad. (2) En cambio en la zona al oriente de la estación B04 la capa de mezcla es más somera con una profundidad promedio de 20 m con una termoclina muy marcada. La salinidad presentó los valores más altos del transecto con una distribución vertical casi homogénea. La oxipleta de 2 mL/L se presentó cercana a los 50 m. La concentración de clorofila *a* tuvo su máximo en la zona más estratificada del frente, con valores por encima de 1mg/m³.

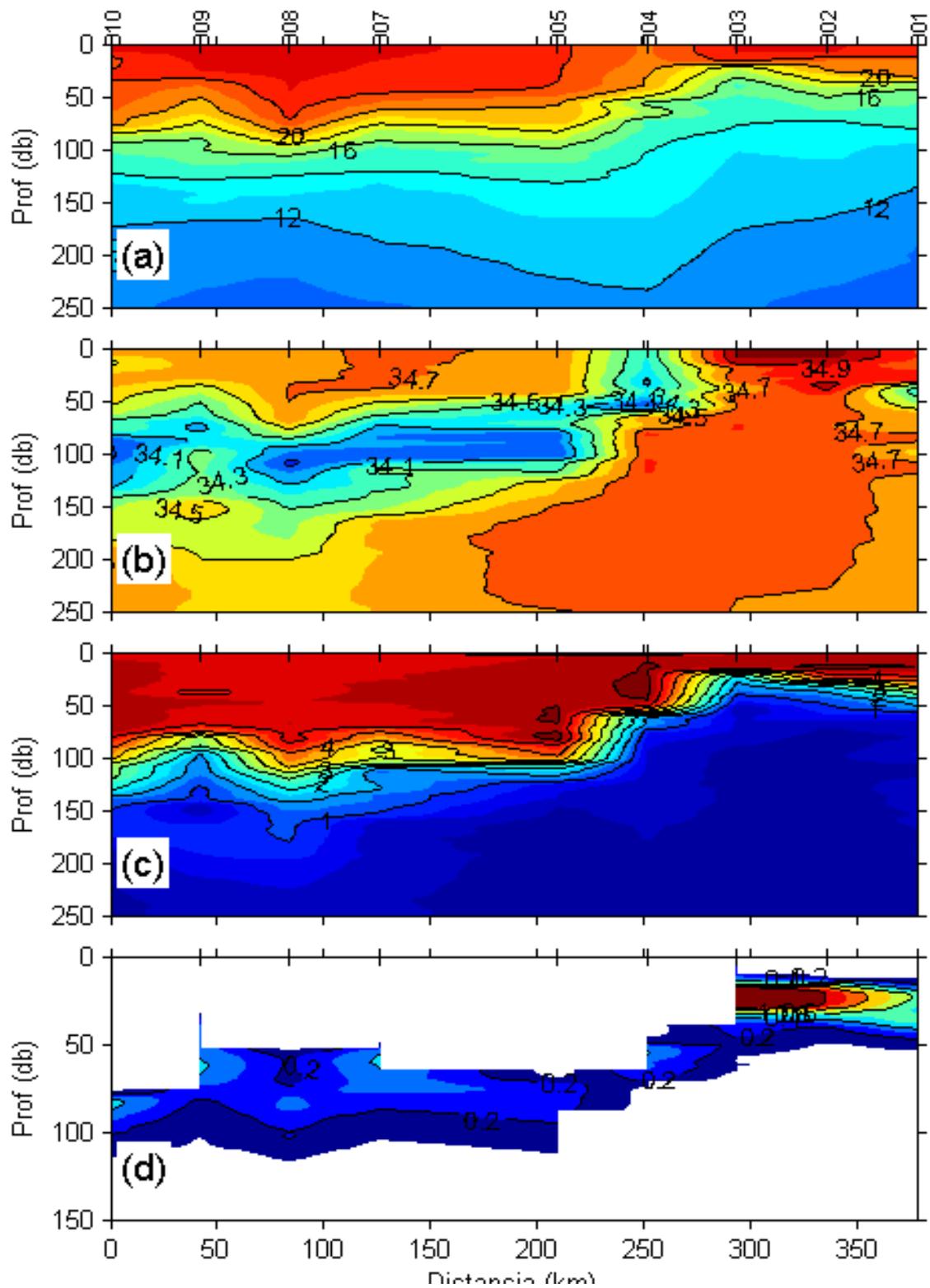


Figura 12. Sección transversal del transecto B. (a) Temperatura [°C]. (b) Salinidad [ups]. (c) Oxígeno disuelto [mL/L]. (d) Clorofila-a [mg/m³].

Los transectos J (8 estaciones) y K (3 estaciones) muestrearon en una distancia total de 428km en la zona de características más templadas del área de estudio (Figura 13.). Presentó las temperaturas superficiales más bajas, entre los 19 y 23°C y una capa de mezcla de aproximadamente 40m de profundidad. Las isotermas presentaron un domo entre las estaciones J04 y J06, posiblemente ligado a la presencia de un remolino ciclónico. La salinidad presentó una gran variabilidad horizontal en superficie, encontrándose salinidades de 33.8 entre las estaciones J04 y J06 y 34.6 en la estación J08 (Figura 13 b). La columna de agua se encontró bien oxigenada hasta aproximadamente los 100 m a excepción de las estaciones K04 y K06 donde la oxiplota de 2 mL/L asciende hasta los 50 m (Figura 13c). La concentración de clorofila *a* fue pobre en toda la región oceánica con mayores valores en la estación K04 entre 0.8 y 1 mg/m³ (Figura 13d).

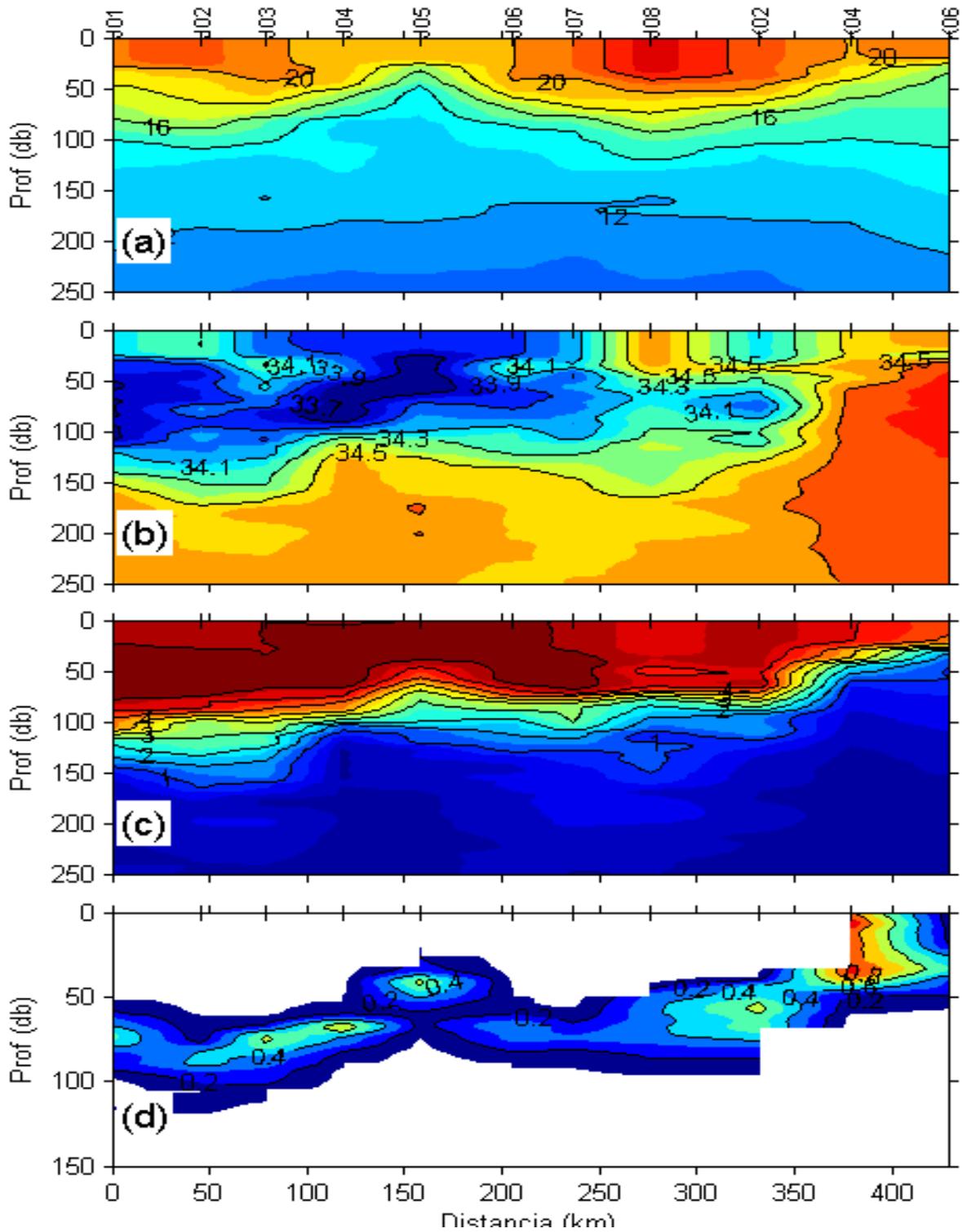


Figura 13. Sección transversal del transecto B. (a) Temperatura [°C]. (b) Salinidad [ups]. (c) Oxígeno disuelto [mL/L]. (d) Clorofila-a [mg/m³].

8.2.2. Ecología de paralarvas

Se colectaron un total de 162 muestras biológicas de las cuales 75 contenían paralarvas de cefalópodos. El total de paralarvas fue de 329 en 10 grupos taxonómicos distintos. Más de la mitad de las paralarvas (181) pertenecen al orden Octopoda y 88 pertenecen al complejo SD. No hubo diferencias significativas entre los muestreos de día y de noche ($P>0.05$) ni diferencias entre los distintos estratos muestreados ($P>0.05$).

El índice de disimilitud de Bray-Curtis (Figura 14) mostró la formación de 5 agrupaciones, que fueron significativamente diferentes (ANOSIM $R>0$, $R=0.809$). Sin embargo dos de ellas fueron unidas por conveniencia en este trabajo ya que presentaron paralarvas de origen templado con bajas abundancias; por lo tanto a partir de aquí se consideran cuatro agrupaciones. A diferencia del crucero dentro del Golfo de California solo dos de las cuatro agrupaciones estuvieron marcadas por la dominancia de un taxón específico con contribuciones superiores al 95%, la agrupación del Complejo SD y la agrupación de los octópodos. Las otras dos agrupaciones se definieron por contribuciones similares de los diferentes grupos de especies (Tabla II.).

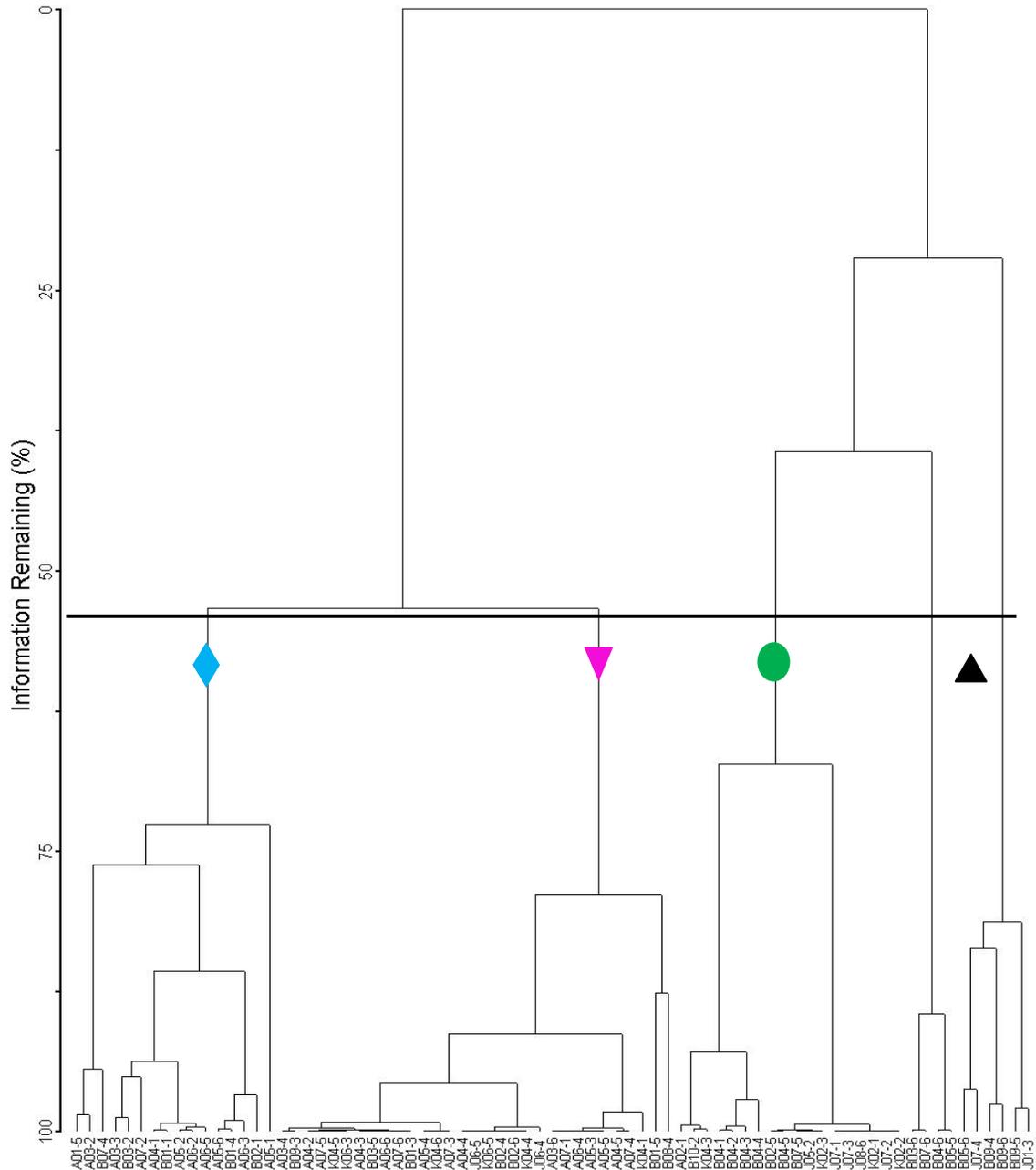


Figura 14. Dendrograma realizado con el índice de disimilitud de matrices de Bray-Curtis y método de ligamiento flexible del crucero ISFOBACS1006 en el Pacífico Tropical Transicional durante junio de 2010. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de afinidad templada (▲).

Tabla III. Grupos dominantes de las asociaciones formadas por el método de aglomeramiento de Bray-Curtis del crucero ISFOBACS1006, durante junio de 2010 en el Pacífico Tropical Transicional.

Agrupación	Taxón representativo	Abundancia promedio (Paralarvas/10 m²)	% de contribución (SIMPER)
Octopoda	Octopoda	7.85	100
Complejo S-D	Complejo SD	6.68	95.93
Afinidad tropical	Octopoda	5.72	59.50
	Enoploteuthidae	9.04	38.77
Afinidad templada	Complejo EOH	2.09	45.10
	Pyroteuthidae	0.83	25.39
	Complejo SD	1.17	20.31

El transecto A (Figura 15) que se encuentra en la zona más tropical del área de estudio se caracterizó por la presencia de únicamente dos agrupaciones: 1) Afinidad Tropical y 2) Octópodos. En los estratos superficiales y de termoclina (0-15, 15-30 y 30-65 m) se presentó mayormente la asociación de afinidad tropical en la que hay una codominancia entre octópodos y enoploteútidós. Por debajo de la termoclina la asociación que más se presenta es la de octópodos. Las mayores abundancias y frecuencias de cefalópodos en este transecto se presentaron en la región oceánica entre la estación A03 y A07.

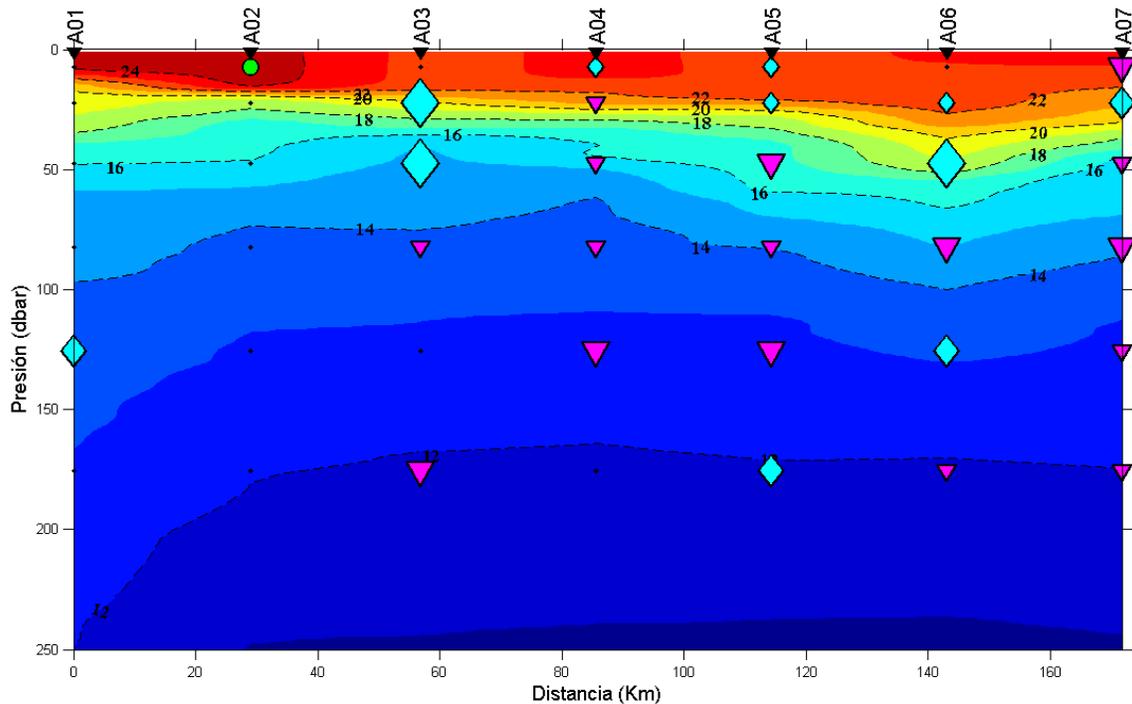


Figura 15. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de temperatura en el transecto A. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron paralarvas. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes.

El transecto B (Figura 16) presentó en la región al oeste de la estación B04 las menores abundancias y frecuencias de paralarvas. Los estratos superficiales no presentaron cefalópodos. Por debajo de la termoclina se encuentra la agrupación de afinidad templada, en la que el complejo EOH tuvo el mayor porcentaje de contribución. En la zona frontal, sobre la estación B04, el complejo SD presentó un núcleo de agregación, con la mayor abundancia en el estrato intermedio de 30-65m y una distribución en prácticamente toda la columna de agua; cabe señalar que las mayores abundancias del complejo SD se ven nuevamente ligadas a los máximos de concentración de oxígeno disuelto (hasta 5mL/L). Hacia la zona tropical y más estratificada del frente (al este de la estación

B04) se presentaron altas abundancias de cefalópodos en el estrato superficial. Y un decremento hacia los estratos profundos donde dominó la presencia de octópodos.

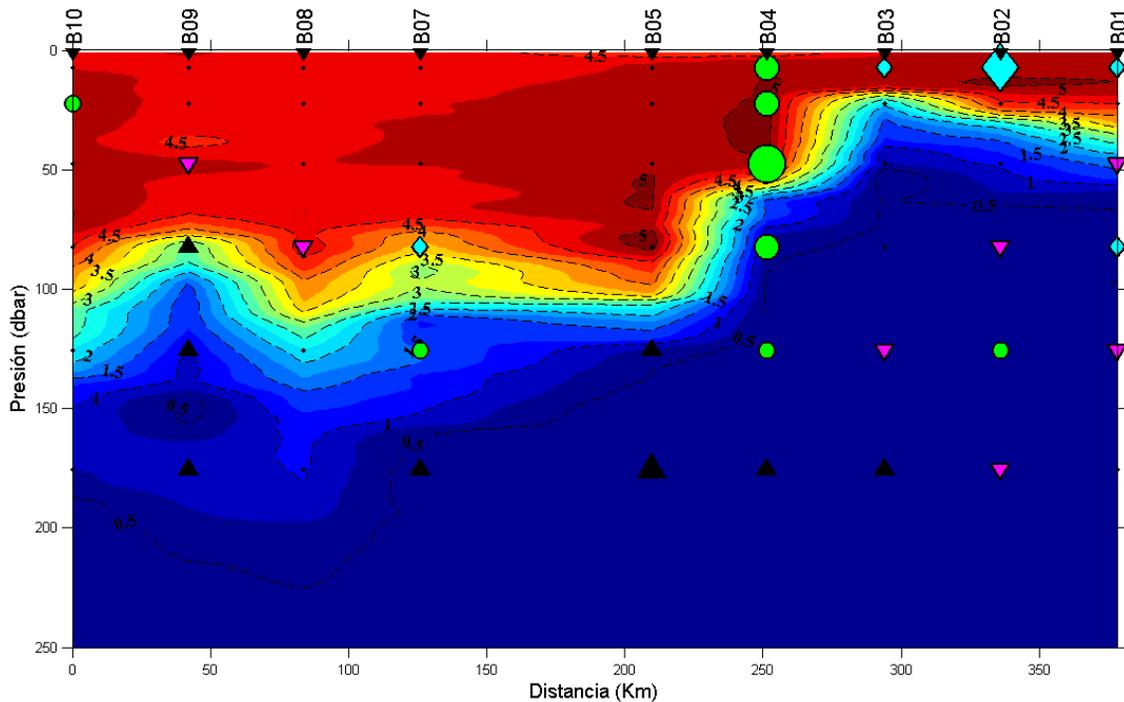


Figura 16. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de oxígeno disuelto en el transecto B. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron cefalópodos. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes.

En los transectos J y K (Figura 17) se presentaron un domo y un hundimiento de las isotermas, lo que sugiere la presencia de dos remolinos contiguos de diferente sentido. En la zona más norteña del transecto J se presentaron bajas abundancias y frecuencias de cefalópodos. El complejo SD presentó bajas abundancias, pero dos núcleos de agregación en las estaciones J07 y K02, en la zona marginal del hundimiento de las isotermas, por encima de la

termoclina. Hacia la costa peninsular se presentó una gran agregación de octópodos en la zona frontal en la estación K04.

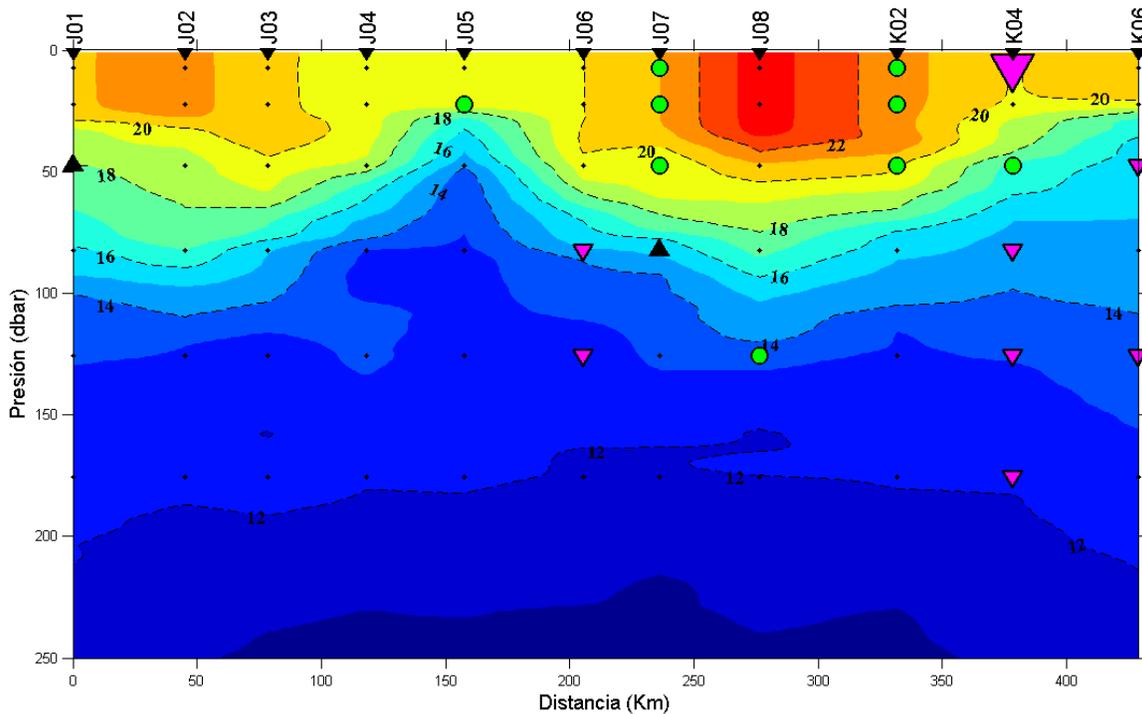


Figura 17. Agrupaciones de paralarvas de cefalópodo sobre una imagen de temperatura en el transecto J-K. Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲). Los puntos negros marcan muestras en las cuales no se encontraron cefalópodos. La escala de tamaños separa abundancias de 1-10 ind/10m² con marcadores chicos; 11-25 ind/10m² con marcadores medianos y >25 ind/10m² con marcadores grandes.

El ACC (Tabla IV) (Figura 18) mostró alta correlación de cuatro variables respecto a la distribución de las paralarvas, siendo las más importantes la temperatura y el oxígeno disuelto. Las cuatro variables en conjunto representan los gradientes ambientales del frente oceánico localizado sobre las estaciones B04 y K04. El complejo SD mostró alta correlación con el oxígeno disuelto y la temperatura y una baja correlación con la salinidad. La agrupación de afinidad

tropical se correlacionó con las mayores temperaturas, mayores salinidades y mayor biovolumen del zooplancton. Las agrupaciones de afinidad templada y de los octópodos se correlacionaron con bajas temperaturas, bajas salinidades, bajas concentraciones de oxígeno y bajo biovolumen de zooplancton. La varianza total explicada por el análisis fue del 14.5%.

Tabla IV. Coeficientes de correlación canónica del crucero ISFOBACS1006, realizado en el Pacífico Tropical Transicional, junio de 2010.

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Temperatura	-0.163	0.882	-0.248
Salinidad	-0.829	-0.333	-0.311
Oxígeno disuelto	0.099	0.936	-0.030
Clorofila-a	-0.470	0.258	0.441
Biovolumen del zooplancton	-0.732	0.615	0.220
Correlación de Pearson	0.750	0.574	0.321
Varianza explicada (%)	9.1	3.6	1.8
Varianza total explicada (%)		14.5	

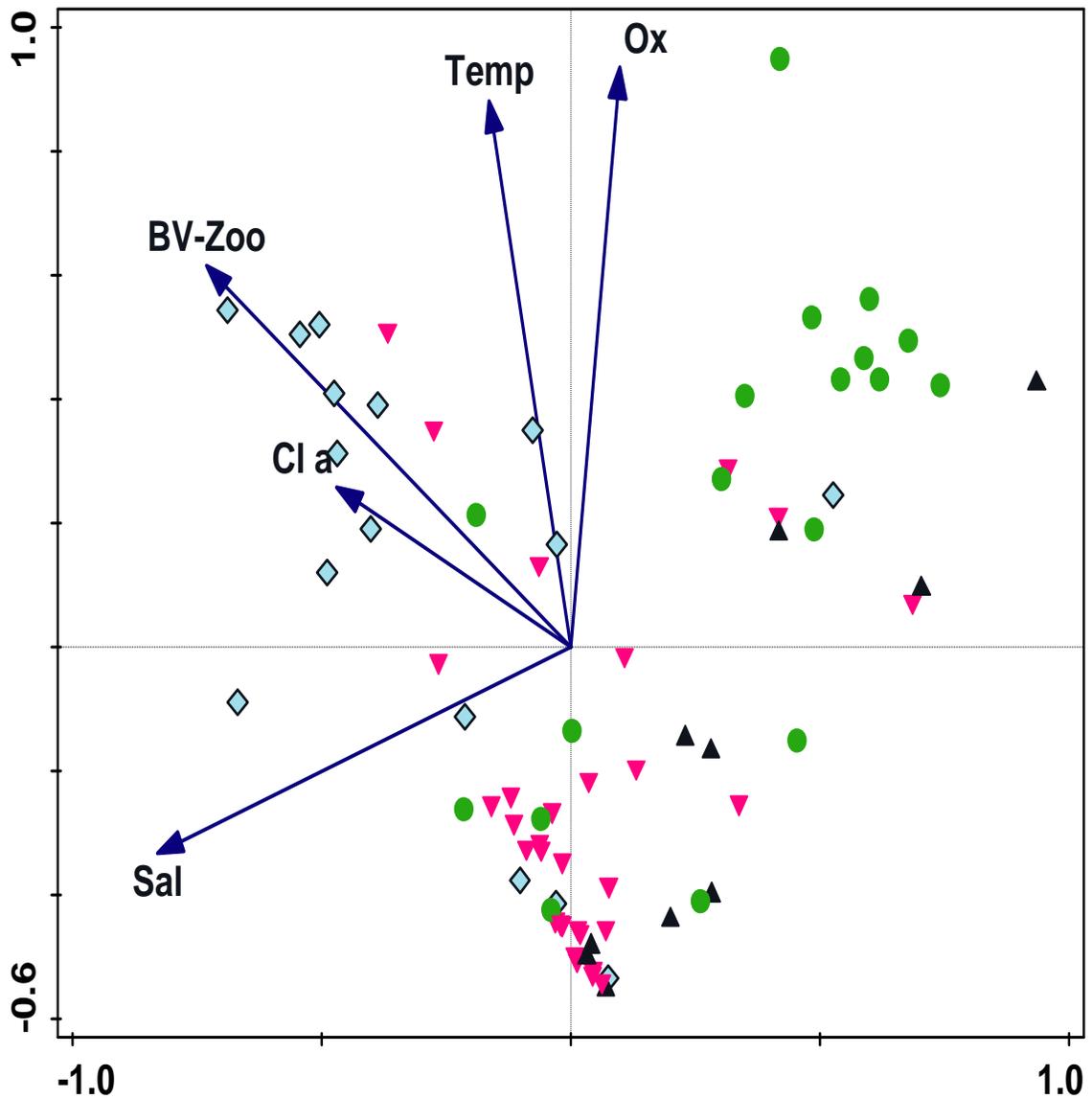


Figura 18. Análisis de Correspondencias Canónicas y agrupaciones de paralarvas de cefalópodos definidas durante el crucero ISFOBACS1006. Temp: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), Ox: oxígeno disuelto (mL/L), Sal: salinidad (ups) BV-Zoo: biovolumen de zooplancton ($\text{mL}/1000 \text{ m}^3$), Cl a: clorofila-a (mg/m^3). Agrupación del complejo SD (●); agrupación de afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲).

8.3. Masas de agua

Se identificaron un total de cinco masas de agua en los dos cruceros realizados: Agua del Golfo de California (AGC); Agua Tropical Superficial (ATS); Agua de la Corriente de California (ACCa); Agua Subtropical Subsuperficial (AStSs); y Agua Intermedia del Pacífico (AIP) (Figura 19) (Lavín *et al.*, 2009). Se observa una afinidad de los organismos de la familia Pyroteuthidae por el AGC, mientras que los octópodos se distribuyen principalmente en el AStSs. La agrupación del complejo SD muestra dos agregaciones (1) en donde el AGC alcanza temperaturas superiores a los 25 °C y una más en el Agua Tropical Superficial (ATS) en un rango de temperatura superior a los 20 °C. La agrupación de afinidad templada se presentó en el ACCa y AStSs.

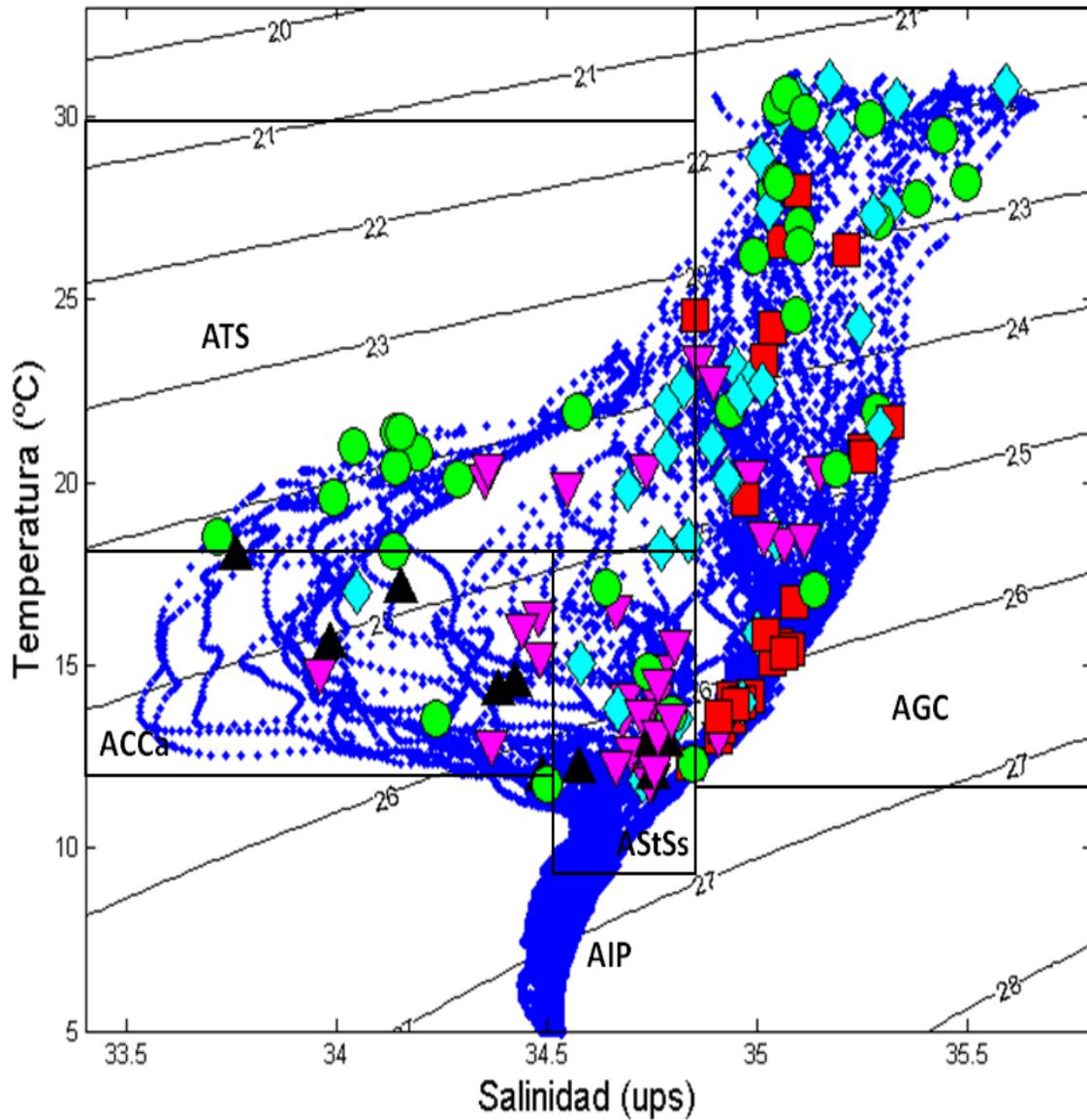


Figura 19. Diagrama TS de los crueros ISFOBACS1006 y GOLCA1107. AGC: Agua del Golfo de California. ATS: Agua Tropical Superficial. ACCa: Agua de la Corriente de California. AStSs: Agua Subtropical Subsuperficial AIP: Agua Intermedia del Pacífico (Lavín *et al.*, 2009). Agrupación del complejo SD (●); agrupación de la familia Pyroteuthidae (■); agrupación de familia Enoploteuthidae y afinidad tropical (◆); agrupación de octópodos (▼); agrupación de afinidad templada (▲).

9. Discusión

Los resultados muestran estrecha relación entre la distribución de las paralarvas y las estructuras hidrográficas de mesoescala, como ha sido reportado para larvas de peces en estudios de la misma resolución de muestreo (Danell-Jiménez *et al.* 2009; Contreras-Catala *et al.* 2012; Sánchez-Velasco *et al.* 2013). Asimismo se observan cambios latitudinales en la distribución de los grupos dominantes como registró Granados-Amores (2008).

Una de las aportaciones más importantes en este trabajo, es la descripción de la distribución tridimensional de las paralarvas, ya que si bien hay pocos antecedentes de este tipo de organismos en etapa inicial de su ciclo de vida (Vecchione, 1999; Camarillo-Coop *et al.*, 2007; Granados-Amores *et al.*, 2010, Camarillo-Coop *et al.*, 2011; Staaf *et al.*, 2013), estos se han realizado con arrastres integrados, que no detectan su distribución en la vertical. Esto último es muy relevante ya que el grupo de organismos sujeto de estudio se caracteriza por grandes migraciones verticales, particularmente el calamar gigante *Dosidicus gigas* (Stewart *et al.*, 2012); recurso de alta importancia en la región del Pacífico mexicano.

A pesar de no haber encontrado diferencias significativas entre los muestreos diurnos y nocturnos ni diferencias entre los diferentes estratos muestreados, es posible que si las haya. Sánchez-Velasco *et al.* (2013) hipotetizaron que la termoclina es una frontera en la migración nictimeral de larvas de peces (migraciones entre estratos profundos y termoclina; y migraciones entre

termoclina y estratos superficiales). Es probable que la comunidad de cefalópodos planctónicos presente un comportamiento similar, aunque el tamaño de muestra de este estudio no basta para aseverarlo.

En particular, en el remolino ciclónico muestreado en el crucero GOLCA1107 se registraron bajas abundancias de paralarvas en su centro. El estrato superficial, en el centro del remolino, se asoció a una capa de mezcla caliente, muy salina, oligotrófica y sin la presencia de paralarvas de cefalópodos. En cambio, las condiciones sobre la termoclina favorecieron la formación de un hábitat eutrófico con altas concentraciones de clorofila y de biomasas zooplanctónicas. La termoclina como hábitat pudo favorecer la alimentación de las paralarvas de los distintos taxa siendo más abundantes los organismos de las familias Pyroteuthidae y Enopteuthidae. Ambas familias corresponden a calamares de tallas chicas de hábitos mesopelágicos con relación filogenética estrecha. A pesar de que los adultos comparten hábitat y realizan los desoves liberando los huevos en la columna de agua (Boyle y Rodhouse, 2005) los resultados sugieren diferencias verticales entre los desoves y hábitat de paralarvas de estas familias.

Las paralarvas del complejo SD se presentaron escasamente en el centro del remolino y se asociaron más a la profundidad de la termoclina.

En cambio, en los márgenes del remolino, donde las temperaturas y salinidades superficiales fueron más bajas, y la columna de agua presentó menos estratificación, se incrementó la frecuencia y abundancia de paralarvas de

cefalópodos, sin embargo, en la zona de cizalla, al norte, se presentó una zona frontal en la que las propiedades de la columna de agua cambiaron respecto a las aguas circundantes. Este cambio se reflejó en el cambio de profundidad de la oxipleta de los 2 mL/L de los 50 a más de 150 m entre las estaciones C16 y C18. El cambio en la profundidad de esta oxipleta correspondió con una alta abundancia de paralarvas del complejo SD, así como una expansión del hábitat hacia los estratos más profundos en los que normalmente no se encontraron especímenes del complejo SD.

En el crucero ISFOBACS1006, el taxón que presentó las mayores abundancias y frecuencias de aparición fue el de los octópodos. La presencia de este taxón se ve directamente correlacionada con la influencia de aguas tropicales en el área de estudio. A pesar de que las paralarvas no se identificaron más allá de orden se sugiere que la mayoría de las paralarvas de octópodos pertenecen a la familia Argonautidae, que tienen los brazos muy cortos y una cubierta mucosa alrededor del manto, son pulpos pelágicos muy abundantes en aguas de origen tropical y subtropical (Sweeny *et al.*, 1992). Las paralarvas de octópodos utilizaron preferencialmente un hábitat profundo, por debajo de la termoclina y se asociaron a la zona de mínimo oxígeno del Pacífico Tropical Oriental. El otro taxón presente en la agrupación de afinidad tropical fue el de la familia Enoploteuthidae que al igual que en el muestreo dentro del Golfo de California, se asoció a un hábitat superficial, sobre la termoclina. Por lo que se puede generalizar que las paralarvas de esta familia se ubican sobre la termoclina, lo cual no había sido reportado con anterioridad.

La asociación de afinidad templada se presentó solamente en las estaciones a más de 100 km de distancia de la costa; no cruzó el frente y se vio restringida a los estratos profundos. Presentó las menores abundancias promedio y las menores frecuencias, con solo 10 muestras agrupadas en esta asociación.

Sobre la zona frontal el cambio en profundidad de la oxipleta de los 2mL/L también incrementó la abundancia de las paralarvas del complejo SD, así como una expansión del hábitat vertical hasta el estrato de 100 a 150m. Además de este núcleo de agregación del complejo se presentaron otros dos, con bajas abundancias en los márgenes de un aparente remolino anticiclónico en la región oceánica con mayor influencia de la Corriente de California; cabe señalar que en estos núcleos de agregación el hábitat utilizado por las paralarvas del complejo SD, se restringió a los primeros tres estratos de profundidad (0 a 65 m). Se desconocía hasta la fecha la distribución tridimensional de las paralarvas del complejo SD, así como los factores oceanográficos que favorecen su desarrollo.

Los resultados de la distribución del complejo SD en el Golfo de California y el Pacífico Tropical Transicional, resalta una estrecha relación entre altas abundancias de paralarvas del complejo SD, y la profundidad de la oxipleta de los 2 mL/L, la cual se hunde en zonas frontales, como se demostró en ambos cruceros con alta energía. Esto a pesar de que las condiciones del muestreo entre el Golfo de California y el Pacífico Tropical Transicional contrastan en gran medida, ya que en el Golfo de California se presentaron altas temperaturas y salinidades, además de una alta productividad (indicado por la alta biomasa de fitoplancton), mientras que en el Pacífico Tropical Transicional las temperaturas y

salinidades fueron más bajas, además de una baja biomasa de productores primarios, indicando un ambiente oligotrófico oceánico.

Lo anterior es una contribución nueva a la ecología de las paralarvas del complejo SD, particularmente de *D. gigas*. En estudios previos, como el de Camarillo-Coop *et al.* (2007) y Staaf *et al.* (2013), solo se había encontrado correlación entre las paralarvas del complejo SD y la temperatura superficial del mar o de los primeros 10m de la columna de agua. Si bien la temperatura tiene una alta correlación con la distribución horizontal de las paralarvas del complejo SD, el ACC así como la distribución del grupo sugieren que los gradientes de oxígeno disuelto tienen mayor influencia en la distribución vertical.

Por otra parte, Camarillo-Coop *et al.* (2011) habían especulado sobre una asociación de las paralarvas de *D. gigas* con estructuras frontales, sin embargo no mostraron datos hidrográficos ni biológicos que sustentaran ello.

Existen estudios enfocados en la ecología de las paralarvas de otras especies de la familia Ommastrephidae, enfocado a aquellas que soportan grandes pesquerías como *Todarodes pacificus* en Japón (Bower *et al.*, 1999; Yamamoto *et al.*, 2007), *Illex illecebrosus* en el sistema de la Corriente del Golfo (Goldman y McGowan, 1991; Bakun y Csirke, 1998) y de *Illex argentinus* en el sistema de las Corrientes de Brasil-Malvinas (Rodhouse *et al.*, 1992; Vidal *et al.*, 2013). Estas pesquerías se encuentran en sistemas de corrientes de margen occidental, que son altamente energéticos y en los cuales se presentan con mucha frecuencia estructuras físicas de mesoescala como meandros, frentes y

remolinos (Rodhouse, 2008). Se ha encontrado que el desove de estas especies comerciales suele tener máximos en las épocas frías y está muy asociado a la presencia de estructuras frontales (Anderson y Rodhouse, 2001; Rodhouse, 2008; Vidal *et al.*, 2013).

Lo anterior muestra que las estructuras físicas de mesoescala juegan un papel importante en la ecología reproductiva de los calamares de la familia Ommastrephidae (Bakun y Csirke, 1998), al retener a las paralarvas y los organismos de los cuales se alimentan. Los gradientes verticales de la columna de agua delimitan el hábitat favorable para su desarrollo; en particular la profundidad de la termoclina y la capa de mezcla, así como los gradientes de concentración de oxígeno juegan un papel preponderante en la supervivencia de las paralarvas.

10. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos se muestra una clara correlación entre altas abundancias de las paralarvas del complejo SD y la presencia de estructuras de mesoescala que incrementan la energía en la columna de agua. Los cambios generados en la distribución de las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua por dichas estructuras favorecen un efecto diferencial entre las etapas planctónicas de los cefalópodos.

Las paralarvas del complejo SD, con énfasis en *Dosidicus gigas*, utilizan la termoclina como hábitat preferencial, sin embargo pueden expandir su hábitat vertical cuando la columna de agua se encuentra bien oxigenada, con concentraciones medias superiores a los 2 mL/L, como se ejemplificó en la zona de cizalla del crucero GOLCA1107 y la zona frontal del crucero ISFOBACS1006; en las que dicha oxipleta presentó un hundimiento.

Los octópodos pelágicos encontrados muestran una afinidad marcada por aguas de origen tropical y subtropical, así como una distribución vertical preferencial por debajo de la termoclina.

Las familias Pyroteuthidae y Enoploteuthidae, a pesar de tener estrecha relación filogenética, mostraron diferencias marcadas en la preferencia vertical de los sitios de desove y desarrollo de las paralarvas. Las paralarvas de Enoploteuthidae se encontraron preferencialmente en capa de mezcla y termoclina, mientras que las paralarvas de Pyroteuthidae se encontraron preferencialmente en termoclina y por debajo de ésta.

Las paralarvas de complejo EOH mostraron una distribución vertical contrastante con aquellas del complejo SD, ya que se encontraron preferencialmente en estratos por debajo de la termoclina. Así como una ausencia en aguas costeras y dentro del Golfo de California.

11. Recomendaciones

Los cruceros presentados en ésta tesis se realizaron con enfoque al muestreo de ictioplancton. La captura de paralarvas fue relativamente pobre, ya que es muy probable que su capacidad de escape sea superior a la velocidad de los arrastres.

Se sugiere que para poder profundizar en los estudios de paralarvas de cefalópodos y que las muestras sean más robustas se realicen arrastres a una velocidad mayor, o con redes con boca más ancha como RMT1, o redes Tucker multinivel.

La resolución espacial de muestreo entre ambos cruceros varió bastante. Sería conveniente un muestreo enfocado en el frente del Pacifico Tropical Transicional con resolución igual a la del crucero GOLCA1107. Para detectar sus implicaciones en el ecosistema pelágico de la zona.

12. Bibliografía

Anderson, C.I.H. y P.G. Rodhouse. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. Fisheries Research. Vol. 54. P. 133-143.

Anuario de Pesca 2011. CONAPESCA-SAGARPA.

Bakun, A. 2006. Fronts and eddies as a key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptative response and competitive advantage. P. 105-122. En: Olivar, M. P. y J. J. Govoni (Eds.). "Recent advances in the study of fish eggs and larvae". Scientia Marina. Barcelona, España.

Bakun, A., y J. Csirke. 1998. Environmental processes and recruitment variability. En: Squid Recruitment Dynamics, P. G. Rodhouse, E. G. Dawe, and R. K. O'Dor (eds). FAO. P. 103–122.

Beers, J. R., 1976. Volumetric methods. En: Steedmann, H. F. (Eds.) zooplankton, fixation and preservation. Monographs on ocean. Metoh. Abundance. No. 4 UNESCO Press Paris: 56-60 pp.

Boyle, P., y P. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science Ltd. 452 pp.

Bower, J.R., Y. Nakamura, K. Mori, J. Yamamoto, Y. Isoda y Y. Sakurai. 1999. Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. Marine Biology. No. 135. P. 99-106.

- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. Vol. 27. P. 325-349.
- Camarillo-Coop, S. 2006. Variación espacio-temporal de paralarvas de calamares (Cephalopoda: Ommastrephidae) de importancia comercial en la costa occidental de la Península de Baja California. Tesis para obtener el título de: Maestro en Ciencias en Recursos Marinos. CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. 78 pp.
- Camarillo-Coop, S., R. De Silva-Dávila, M. E. Hernández-Rivas y R. Durzo-Arvizu. 2007. Distribution of *Dosidicus gigas* paralarvae off the west coast of the Baja California peninsula, Mexico. P. 7-8. En: Olson, R. J., y J. W. Young (Eds.). The role of squid in open ocean ecosystem. Rep. GLOBEC-CLIoTOP/PRFP workshop, 16-17 november 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24: iv. 94 pp.
- Camarillo-Coop, S., C.A. Salinas-Zavala, M. Manzano-Sarabia y E.A. Aragón-Noriega. 2011. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 91. No. 4. P. 807-814.
- Castro, R., A. S. Mascarenhas, R. Durazo y C. A. Collins. 2000. Variación estacional de la temperatura y salinidad en la entrada del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*. Vol. 26. No. 4. P. 561–583.

- Cisneros-Mata, M. A., M. O. Nevárez-Martínez y G. I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California. CALCOFI Reports. Vol. 39. P. 212-218.
- Cepeda-Morales J., G. Gaxiola-Castro, R. Durazo y M. De la Cruz-Orozco. Productividad Primaria Modelada, 1998-2006. P. 349-364. En: Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007. 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 501 pp.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology. Vol. 18. P. 117-143.
- Contreras-Catala, F., L. Sánchez-Velasco, M. F. Lavín y V. M. Godínez. 2012. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semi-enclosed sea (Gulf of California). Journal of Plankton Research. Vol. 34. No. 6. P. 548-562.
- Danell-Jiménez, A., L. Sánchez-Velasco, M. F. Lavín y S. G. Marinone. 2009. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science. Vol. 85. No. 3. P. 487-496.
- Durazo, R., y T. R. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. Progress in Oceanography. Vol.54. P. 7-31.
- Ehrhardt, N.M., P. Jacquemin, P. García, F. Gonzáles, G. López, J.M. Ortíz, y A. Solís. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in

- the Gulf of California, Mexico. FAO Fisheries Technical Paper. Vol.231. P. 306-340.
- Field, J. G., K. R. Clarke y R. M. Warwik. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series. Vol. 8. P. 37-52.
- Gilly, W.F., C.A. Elliger, C.A. Salinas, S. Camarillo-Coop, G. Bazzino y M. Beman. 2006. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. Marine Ecology Progress Series. Vol. 313. P. 125-133.
- Goldman, D. A. y M. F. McGowan. 1991. Distribution and abundance of ommastrephid squid paralarvae off the Florida Keys in august 1989. Bulletin of Marine Science. Vol. 49. No. 2. P. 614-622.
- Granados-Amores, J. 2008. Calamares epliplanctónicos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – Instituto Politécnico Nacional. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. La Paz, Baja California Sur, México. 129 pp.
- Granados-Amores, J., R. De Silva-Dávila, S. Camarillo-Coop, F. G. Hochberg, R. Durazo, R. Avedaño-Ibarra y M. E. Hernández-Rivas. 2010. Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar, 1996-1999. P. 453-467. En: Gaxiola-Castro, G., y R. Durazo (Eds). Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 501 pp.

- Guerra, A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. Fauna Ibérica. Vol. 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Editorial. 327pp.
- Huntley, M. E., A. González, Y. Zhu, M. Zhou y X. Irigoien. 2000. Zooplankton dynamics in a mesoscale eddy-jet system off California. Marine Ecology Progress Series. Vol. 201. P. 165-178.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography. Vol. 69. P. 181–217.
- Kramer, D. M, J. Kalin, E. G. Stevens, J. R. Trailkill & R. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current. *NOAA Tech. Rep. NMFS Circ.* Vol.370. No.38.
- Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín y A. Chaigneau. 2012. Mesoscale eddies in the northern Pacific tropical–subtropical transition zone: Statical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research: Oceans.* Vol. 117.
- Landry, M. R., S. L. Brown, Y. M. Rii, K. E. Selph, R. R. Birigare, E. J. Yang y M. P. Simons. 2008. Depth-stratified phytoplankton dynamics in Cyclone *Opal*, a subtropical mesoscale eddy. *Deep-Sea Research II.* Vol. 55. P. 1348-1359.
- Lavín, M.F. y S.G. Marinone. 2003. An overview of the Physical oceanography of the Gulf of California. En Velasco Fuentes O.V., Sheinbaum J. and Ochoa J. (eds) *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics.* Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, P. 173–204.

Lavín M. F., R. Castro, E. Beier, V. M. Godínez, A. Amador y P. Guest. 2009. SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research*. Vol. 114. doi:10.1029/2008JC004896.

Lavín M. F., R. Castro, E. Beier y V. M. Godínez. 2013. Mesoscale eddies in the southern Gulf of California during summer: characteristics and interaction with the wind stress. *Journal of Geophysical Research*. Vol. 118, 1367–1381, doi:10.1002/jgrc.20132, 2013.

León-Chavez, C. A. 2008. Asociaciones de larvas de peces como indicadores de la dinámica superficial en el Pacífico Nororiental Tropical frente a México (noviembre de 2005, marzo 2007). Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. La Paz, Baja California Sur, México. 79 pp.

Nigmatullin, C.M., K.N. Nesis y A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fisheries Research*. Vol. 54. P. 9-19.

Okutani T. y J. A. McGowan. 1969. Systematics, distribution, and abundance of the epipelagic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954-March, 1957. University of California Press. 90 pp.

Pegau, W. S., E. Boss y A. Martínez. 2002. Ocean color observations of eddies during summer in the Gulf of California. *Geophysical Research Letters*. Vol. 29. No. 9. P. 1-3.

- Ramos-Castillejos, J. E., C. A. Salinas-Zavala, S. Camarillo-Coop, y L. M. Enrique-Paredes. 2010. Paralarvae of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*. Invertebrate Biology. Vol. 129. No. 2. P. 172-183.
- Roden, G.I. 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. Pacific Science. Vol. 12. P. 21-45.
- Rodhouse P. G., C. Symon y E. M. C. Hatfield. 1992. Early life cycle of cephalopods in relation to the major oceanographic features of the southwest Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series. Vol. 89. P. 183-195.
- Rodhouse, P. G. 2008. Large-scale range expansion and variability in ommastrephid squids populations: a review of environmental links. CalCOFI Rep. Vol. 49. P. 83–89.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen. 1984. FAO Species Catalogue. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. Food And Agriculture Organization of the United Nations. Fisheries Synopsis 125. Vol. 3, 277 p.
- Sánchez-Velasco, L., S. P. A. Jiménez-Rosenberg, y M. F. Lavín. 2007. Vertical distribution of fish larvae and its relation to water column structure in the south-western Gulf of California. Pacific Science. Vol. 61. No. 4. P. 533-548.
- Sánchez-Velasco, L., M. F. Lavín, S. P. A. Jiménez-Rosenberg, V. M. Godínez, E. Santamaría-del-Ángel y D. U. Hernández-Becerril. 2013. Three-dimensional

- distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during the summer. *Deep Sea Research I*. Vol.75. No. 1. P. 39-51
- Smith, P.E. y S.L. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO. Doc. Tec. Pesca 175 pp.
- Sokal, R.R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a ed. W.H. Freeman, Nueva York. 887 pp.
- Staaf, D. J., S. Camarillo-Coop, S. H. D. Haddock, A. C. Nyack, J. Payne, C. A. Salinas-Zavala, B. A. Seibel, L. Trueblood, C. Widmer y W. F. Gilly. 2008. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. Vol. 88. No. 4. P. 759 – 770.
- Staaf D. J., J. V. Redfern, W. F. Gilly, W. Watson y L. T. Balance. 2013. Distribution of ommastrephid paralarvae in the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin*. Vol. 111. No. 1. P. 78 – 89.
- Stewart., J. S., J. C. Field, U. Markaida y W. F. Gilly. 2012. Behavioral ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in relation to oxygen minimum zones. *Deep sea Research II*. Disponible en línea (<http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.06.005>)
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke & S. V. Boletzky (Eds.). 1992. *Smithsonian Contributions to Zoology* 153. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 282 pp.

- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. Vol. 67. No. 5. P. 1167-1179.
- Vecchione, M. 1999. Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. *Fishery Bulletin*. Vol. 97. No. 4. P. 1025 – 1030.
- Vidal, E. A. G., M. Haimovici y V. C. S. Hackbart. 2013. Distribution of paralarvae and small juvenile cephalopods in relation to primary production in an upwelling area off southern Brazil. *Journal of Marine Science*. Vol. 67. No. 3. P. 1346-1352.
- Yamamoto, J., T. Shimura, R. Uji, S. Masuda, S. Watanabe y Y. Sakurai. 2007. Vertical distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Oki Islands, southwestern Sea of Japan. *Marine Biology*. Vol. 153. P. 7-13.
- Young, R. E. y R. F. Harman. 1988. “Larva”, “Paralarva” and “Subadult” in cephalopod terminology. *Malacologia*. No. 29. Vol. 1. P. 201-207.