



Instituto Politécnico Nacional
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



PRODUCCIÓN DE BIOMASA DE *Nyctiphanes simplex* (CRUSTÁCEA: EUPHAUSIACEA) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

CON ESPECIALIDAD EN

MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRRESENTA

SAMUEL MARTÍNEZ GÓMEZ

LA PAZ, B.C.S., Diciembre 2009

Índice General	i
Lista de Tablas	li
Lista de figuras.	v
Lista de Abreviaturas	vi
Glosario	ix
Resumen	x
Abstract	1
1. Introducción	6
2. Antecedentes	8
3. Justificación	9
4. Planteamiento del Problema	10
5. Hipótesis	10
6. Objetivos	10
6.1 Objetivo general	10
6.2 Objetivos específicos	11
7. Área de estudio	12
8. Materiales y Métodos	15
8.1 Muestreo de variables ambientales	16
8.2 Recolección de organismos	17
8.2.1 Separación, identificación y cuantificación de la abundancia y biomasa	17
8.3 Experimentos de tasas vitales	18
8.3.1 Estimación de las tasas vitales	21
8.4 Estimación de la producción total de biomasa	26
8.4.1 producción de biomasa por crecimiento somático	27
8.4.2 Producción de biomasa pro mudas	27
8.4.3 Producción de biomasa por huevos	28
8.5 Biomasa y producción total promedio diaria de <i>N. simplex</i> en el Golfo de California	28
8.5 Análisis de datos	31
8.5.1 Análisis de Agrupamiento	32
8.5.2 Escalamiento no métrico multidimensional (ENMM)	32
8.5.3 Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP)	33
9. Resultados	33
9.1 Condiciones ambientales	33
9.2 Distribución de la abundancia y biomasa	40
9.3 Tasas vitales	45
9.3.1 Periodo de Intermuda	45
9.3.2 Tasa instantánea de crecimiento	45
9.4 Tamaño de puesta y abundancia de hembras	48
9.5 Producción de biomasa	50
9.6 Análisis de agrupamiento	52
9.7 Variabilidad de la biomasa y producción de biomasa en función de los gradientes de las condiciones ambientales	53
9.8 Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP)	60
9.9 Producción anual	63
10. Discusión	67

10.1 Aspectos metodológicos de la estimación de la producción de biomasa	68
10.2 Integración de la información de la biología de <i>N. simplex</i> para modelar numéricamente sus tasas vitales y de producción de la biomasa.	72
10.3 Mecanismos que están influenciando la magnitud y el patrón de distribución de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de <i>N. simplex</i> en el Golfo de California	77
11. Conclusiones	81
12. Recomendaciones	83
13. Literatura citada	85

Lista de tablas.

Tabla 1.- Ecuaciones del modelo potencial ajustado a la tasa instantánea de crecimiento (TIC) de animales incubados a bordo del B/O El Puma durante los cruceros realizados en el Golfo de California.	48
Tabla 2. Valores promedio (Prom), error estándar (ES) e intervalo de las variables de abundancia, biomasa y producción de los juveniles y adultos de <i>Nyctiphanes simplex</i> y de las variables ambientales en cada uno de los cuatro grupos formados con el análisis de agrupamiento de Sorensen.	55
Tabla 3. Valores promedio (Prom), error estándar (ES) e intervalo de las variables ambientales en cada uno de los cuatro grupos formados con el análisis de agrupamiento.	56
Tabla 4. Resultados del análisis de ordenamiento del Escalamiento No-Métrico Múltidimensional en función las condiciones ambientales. Se muestra el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson-Kendall (R).	58
Tabla 5. Listado de hipótesis nulas contrastadas mediante el Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR).	61
Tabla 6. Intervalos de profundidad, volumen de agua marina de cada intervalo estimado mediante el método gravimétrico, biomasa y producción de biomasa promedio y extrapolación de la biomasa y producción de biomasa promedio en el volumen de agua marina de cada intervalo de profundidad.	63

Lista de figuras.

- Figura 1. Toponimia del Golfo de California donde se realizaron los tres cruceros oceanográficos CAPEGOLCA. Bajo Delfín A), Isla Ángel de la Guarda B), Canal de Ballenas C), Isla Tiburón D), Bahía San Carlos E), Guaymas F) y Bahía Concepción G). 14
- Figura 2. Localización de las estaciones oceanográficas de muestreo durante: A) CAPEGOLCA I (noviembre-diciembre, 2005, B) CAPEGOLCA II (enero 2007, C) CAPEGOLCA III (julio-agosto 2007 y D) Estaciones donde se recolectaron eufáusidos vivos para realizar experimentos de tasas vitales durante los tres cruceros. 15
- Figura 3. Esquema que muestra la medición de la longitud total de juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex* para estimar su biomasa. y del telson, uropodo de las mudas y organismos para estimar la tasa instantánea de crecimiento somático. 18
- Figura 4. Modelo de regresión de la correlación entre longitud total y longitud del telson. n= 500. 22
- Figura 5. A-C) Temperatura superficial del mar promedio mensual de 10 años (1998-2008) estimado para los meses de noviembre, enero y julio. D-F) temperatura superficial sinóptica para los meses de cada crucero oceanográfico y G-I) anomalías de temperatura superficial del mar detectada en estos meses en relación de la temperatura promedio de los meses de 1998-2008. Figura cortesía de Robinson (datos sin publicar). 35
- Figura 6. Profundidad de la Zona Mínima de Oxígeno (<1.5 ml O₂ L⁻¹) en el Golfo de California durante A) enero y B) julio 2007. 37
- Figura 7. Profundidad de la capa de mezcla en el Golfo de California durante A) noviembre 2005, B) enero y C) julio 2007. 37
- Figura 8. A-C) Concentración promedio de clorofila en la capa de la primera profundidad óptica estimada para los meses de noviembre, enero y julio de 10 años (1998-2008), D-F) Concentración sinóptica de noviembre 2005, enero y julio 2007 y G-I) anomalías de concentración de clorofila-a de los meses donde se realizaron los cruceros. Figura cortesía de Robinson (datos sin publicar). 39
- Figura 9. Profundidad de la concentración máxima de clorofila-a en el Golfo de California medida en los primeros 100 m de profundidad durante A) noviembre 2005, B) enero y C) julio 2007. 40

- Figura 10. Mapas de distribución de la longitud total promedio e histogramas de frecuencia de la abundancia y biomasa expresada en peso seco en función de la longitud total de *Nyctiphanes simplex* capturados con la red Bongo (500 μm) en el Golfo de California durante A, D) noviembre 2005, B, E) enero y C, F) julio 2007. Los juveniles tuvieron un intervalo de longitudes totales entre 6 y 8.9 mm aunque existieron casos extremos de hembras ovígeras de 7 mm. 41
- Figura 11. Distribución de la abundancia (ind. 1000 m^{-3}) de juveniles y adultos de *N. simplex* durante A-C) noviembre 2005, D-F) enero y G-I) julio 2007. 43
- Figura 12.- Distribución de la biomasa de juveniles y adultos de *N. simplex* expresada en peso seco (mg PS 1000 m^{-3}) durante A-C) noviembre 2005, D-F) enero y G-I) julio 2007. 44
- Figura 13. A) Distribución de frecuencia del periodo de intermuda estimado en enero y julio 2007 y B) porcentaje de eufáusidos con tasa de crecimiento positiva (> 0), cero (0) y negativa (< 0) durante noviembre 2005, enero y julio 2007 (incubaciones ≤ 48 h). 46
- Figura 14. Tasas instantáneas de crecimiento de juveniles y adultos de *N. simplex* observadas en incubaciones a bordo del buque ajustadas a un modelo de regresión potencial. Organismos capturados durante A) noviembre 2005, B) enero, C) julio 2007 y. D) Comparación de la tasa instantánea de crecimiento promedio dependiente de la longitud total retro calculada con el modelo potencial para cada mes. 47
- Figura 15. (A) Promedio (círculos negros), error estándar (cajas) y desviación estándar (líneas) del tamaño de puesta de *N. simplex* por intervalo de longitud total de las hembras recolectadas con red Bongo (500 μm), B) relación del tamaño de puesta con la longitud total de las hembras y c) distribución de la abundancia de hembras en el Golfo de California. 49
- Figura 16. Distribución de la producción de biomasa de *Nyctiphanes simplex* (juveniles y adultos) por A-C) crecimiento somático, D-F) mudas, G-I) huevos y J-L) producción total de los tres componentes en el Golfo de California durante noviembre 2005, enero y julio 2007. 52
- Figura 17. A) Análisis de agrupamiento realizado con la abundancia, biomasa y producción de *N. simplex* y B) Distribución de las estaciones por grupos obtenidos en el dendrograma durante noviembre 2005 y enero y julio 2007. 57
- Figura 18. Análisis multivariado de Escalamiento No-Métrico Multi-Dimensional (NMDS) de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *Nyctiphanes simplex* para noviembre 2005, enero y julio 2007. Abundancia de juveniles (AJ), abundancia de adultos (AA), biomasa de juveniles (BJ), adultos (BA) y total (BT), producción por crecimiento somático de juveniles (CJ), adultos (CA) y total (CT), 59

producción de huevos (PH), biomasa zooplanctónica (BZ), profundidad de la capa de mezcla (PCM), profundidad de estación (PE), concentración alloxantina (Allo), temperatura (T) y profundidad máximo de clorofila a (PMCl-a)..

Figura 19. Distribución de las estaciones oceanográficas con intervalos de producción de biomasa de *N. simplex* asociadas a la batimetría del golfo y concentración de clorofila-a (como indicador de alimento). 62

Figura 20 A) Biomasa promedio y producción diaria promedio extrapolada al volumen estimado en cada intervalo de profundidad definidos por las isobatas de 50-100, 101-150 y 151-200 m y B) distribución de los límites de los intervalos de profundidad. 65

Figura 21. Comparación de la producción por crecimiento somático, mudas y huevos (mg PS en un ciclo de muda para: A) noviembre, B) enero y C) julio y D) comparación del aporte relativo de cada componente durante los mismos meses. Se muestra la distribución promedio de tallas de cada mes y la distribución de frecuencias del aporte relativo de cada talla a la abundancia y biomasa. 66

Lista de abreviaturas

GC: Golfo de California

PS: Producción de biomasa

TIC: Tasa instantánea de crecimiento

PIP: Periodo de interpuesta

PBT: Producción de biomasa total

PH: Producción de huevos

PIM: Periodo de intermuda

PPNI: Producción primaria neta integrada

NMDS: Escalamiento no-métrico multidimensional

POT: Pacifico Oriental Tropical

LT: Longitud total

Lte: Longitud del telson

DH: Diámetro de embriones

BH: Biomasa de huevo

O₂: Oxígeno

PPMR: Procedimiento de Permutación de Multi-Respuesta

Glosario

Abundancia: Número de individuos por unidad de área o de volumen (Krebs, 2003).

Ambiente: Todos los factores bióticos y abióticos que de hecho afectan a un organismo en cualquier punto de su ciclo de vida (Krebs, 2003).

Biomasa: Suma de la materia orgánica que forma parte de los organismos (Odum, 1972).

Crucero Oceanográfico: Expedición de trabajo que se lleva a cabo en una embarcación para realizar mediciones oceanográficas.

C. T. D.: Instrumento oceanográfico empleado para perfiles de la temperatura y la conductividad en la columna de agua. Las siglas C. T. D. provienen del inglés: Conductivity, Temperature, Depth.

Dendrograma: Diagrama representativo resultado de una clasificación jerárquica, con expresión numérica del grado de similitud entre unidades.

Ecdisis: Proceso de crecimiento de los artrópodos mediante el reemplazo periódico del exoesqueleto o muda (Brusca, 1990).

Eufáusido: Son crustáceos malacostrácos que poseen un caparazón funcionado con los segmentos torácicos. Sus branquias son estructuras podobranquiales expuestas, posee fotóforos complejos móviles y desarrollo larval característico (Gasca & Suárez, 1996).

Fitoplancton: comprende la mayoría de algas microscópicas autótrofas que habitan en las aguas superficiales del océano, estuarios, lagos y estanques. Muchos son móviles y otros llevan migraciones verticales diurnas. Algunas formas no móviles regulan su flotabilidad. Sin embargo su capacidades de locomoción limitadas y ellas son transportadas a grandes distancias por movimientos verticales y horizontales en le agua (Darley, 1991).

Hábitat: Es el lugar donde vive un organismo (Odum, 1972).

Periodo de intermuda: Tiempo que transcurre entre mudas sucesivas (Pinchuck & Hapcroft, 2006).

Periodo de interpuesta: Tiempo que transcurre entre puestas sucesivas de huevos (Pinchuck & Hapcroft, 2006)..

Plancton: Conjunto de organismos a la deriva (animales, plantas, arqueas o bacterias y virus) que habitan la zona pelágica de los océanos, mares o cuerpos de agua dulce (Thurman, 1997).

Thurman, H. V. (1997). *Introductory Oceanography*. New Jersey, USA: Prentice Hall College.

Producción: Cantidad de energía (o biomasa) generados por un individuo, una población o una comunidad por unidad de tiempo por unidad de área o volumen (Krebs, 2003).

Saco ovigero: Bolsa donde se depositan los huevos producidos por la hembra de los eufáusidos, hasta que eclosionan.

Surgencia: Ascenso de aguas superficiales, más frías y con mayor concentración de nutrientes, que reemplazan las aguas superficiales en zonas restringidas del océano. Las surgencias más importantes que se presentan en el océano son las llamadas surgencias costeras, las cuales son provocadas por vientos hacia el ecuador en los océanos con frontera oriental.

Tasa instantánea de Crecimiento: Cambio de tamaño y biomasa en el tiempo (Pinchuck & Hopcroft 2006).

Termoclina: Capa que presenta un cambio abrupto de temperatura con la profundidad. En los océanos se pueden encontrar termoclinas temporales, las cuales una variación estacionaria (anual) y termoclinas permanentes (estratificación).

Zooplankton: Animales que forman parte del plancton (Krebs, 2003).

Resumen:

El eufáusido *Nyctiphanes simplex* es una especie fundamental en la trófo-dinámica del ecosistema epipelágico del Golfo de California. Para comprender su posición en el flujo de energía de este ecosistema se estimó la abundancia, biomasa y producción de la biomasa total (por crecimiento somático, mudas y huevos) mediante la estimación de la tasa instantánea de crecimiento (TIC), periodo de intermuda (PIM), porcentaje del peso seco de la muda, periodo de interpuesta y tamaño de puesta durante noviembre de 2005 (temporada de transición cálido-frío), enero (temporada fría) y julio de 2007 (temporada cálida). La TIC disminuyó al aumentar la talla de los organismos y covarió inversamente con la temperatura y positivamente con la concentración de clorofila-a. La TIC más alta y el PIM más largo (5 días) se observó durante enero cuando se registró la mayor concentración promedio de clorofila-a integrada ($55 \text{ mg Cl-a m}^{-2}$) y menor temperatura superficial ($16\text{-}21^\circ\text{C}$). Durante julio se registró la menor TIC promedio y el PIM más breve (3 días) cuando se registro el menor promedio de clorofila-a integrada ($28 \text{ mg Cl-a m}^{-2}$) y las mayores temperaturas superficiales ($26\text{-}31^\circ\text{C}$). Noviembre presentó valores intermedios en las tasas vitales, concentración de clorofila (47.4 Cl-a m^{-2}) y temperatura superficial ($21\text{-}26^\circ\text{C}$). El porcentaje promedio del peso seco de la muda en relación con el peso del animal fue 5.7 %. Se encontró una relación lineal del tamaño de puesta de huevos con la longitud total de la hembra. En noviembre y enero la abundancia, biomasa y producción de biomasa total mostraron gradiente latitudinal mayor en el Norte del Golfo y grandes islas con disminución hacia el sur del golfo. Durante julio estas mostraron un gradiente de distribución longitudinal siendo mayor en la costa occidental. Independientemente de la época de muestreo se observaron animales que no crecieron (21-23% de la población) o que se encogieron (3-30% de la población). El análisis de ordenación numérica multidimensional no paramétrica relaciono directamente la abundancia, biomasa y producción de biomasa con la profundidad de la capa de mezcla, inversamente con la profundidad y directamente con la concentración de el pigmento accesorio Alloxantina agrupando las estaciones oceanográficas en regiones con alta producción asociada a ambientes neríticos, moderada y bajos valores asociados a zonas con $> 200 \text{ m}$ de profundidad. La producción de biomasa total del Golfo de California fue $8.7 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ año}^{-1}$. De la producción total el crecimiento somático apporto en promedio el 45%, mientras que las mudas alcanzaron un 32% y los huevos aportaron un 22%, siendo porcentajes distintos a previas para esta especie. La biomasa total promedio de Eufáusidos fue 5098 ton con una producción promedio de 213 ton d^{-1} .

ABSTRACT: The euphausiid *Nyctiphanes simplex* is a keystone species in the trophodynamic-epipelagic ecosystem of the Gulf of California. To understand their position in the energy flow in this ecosystem was estimated abundance, biomass and total biomass production (for somatic growth, molt and eggs) by estimating the instantaneous growth rate (IGR), intermolt period (PIM), percentage of dry weight of the molt, period and clutch size filed during November 2005 (season warm-cold transition), January (cold season) and July 2007 (warm season). IGR decreased with increasing size of organisms and covary inversely with temperature and positively with the concentration of chlorophyll-a. ICT highest PIM longer (5 days) was observed in January when it registered the highest average concentration of chlorophyll-a integrated (55 mg Chl-a m⁻²) and lower surface temperature (16-21 °C). During July, had the lowest average IGR and PIM shorter (3 days) when you registered the lowest average integrated chlorophyll-a (28 mg Chl-a m⁻²) and higher surface temperatures (26-31 °C). November presented intermediate values in vital rates, chlorophyll concentration (Chl-a 47.4 m⁻²) and surface temperature (21-26 °C). The percentage average of dry weight of moult in relation to the animal's weight was 5.7%. A linear relationship was found of egg size with the total length of the female. In November and January, the abundance, biomass and total biomass production showed greater latitudinal gradient in the Northern Gulf and large islands with a decrease toward the southern Gulf. During July this distribution showed a longitudinal gradient being higher in the west coast. Regardless of sampling time animals were observed that did not grow (21-23% of the population) or shrank (3-30% of the population). The analysis of nonparametric multidimensional numerical ordering directly relate the abundance, biomass and biomass production with the depth of the mixed layer, and inversely with depth directly with the concentration of the pigment accessory grouping Alloxantina oceanographic stations in regions with high production neritic environments associated with moderate and low values associated with areas > 200 m depth. The total biomass production in the Gulf of California was 8.7 mg PS m⁻³ yr⁻¹. Of the total production somatic growth contributed on average 45%, while the seedlings reached 32% and eggs accounted for 22%, being different from previous rates for this species. The average total biomass of euphausiids was 5098 tons and average of biomass production of 213 tons d⁻¹.

1. Introducción

El Golfo de California (GC) es frecuentemente referido como un ecosistema con elevada biodiversidad y productividad biológica de relevancia ecológica, pesquera y ecoturística. En los últimos 50 años se han realizado numerosos estudios de biodiversidad, ecología y oceanografía con el fin de conservar y explotar de manera sostenida los recursos biológicos. Sin embargo, a la fecha no existe ningún estudio de producción de biomasa de organismos zooplanctónicos. Para realizar el manejo del ecosistema es útil obtener información precisa sobre la distribución y variabilidad espacio tiempo de la abundancia, biomasa, y producción de la biomasa (tasas vitales para estimar la tasa de reposición poblacional), estructura poblacional, así como la longevidad de las especies claves que lo componen (Hewitt *et al.*, 2002).

La producción primaria, que sustenta la trama trófica pelágica del Golfo de California ha sido estimada y caracterizada en numerosos estudios mostrando que los cambios temporales más pronunciados ocurren a escala estacional (Lara-Lara *et al.*, 1993; Bustos-Serrano, 1996; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Hidalgo-González *et al.*, 2005). La producción primaria nueva integrada verticalmente divide al año en cuatro periodos: temporada fría (diciembre-mayo) con valores que fluctúan entre 1.16–1.91 g C m⁻² d⁻¹, temporada cálida (julio-octubre) con valores cerca de 4 veces menores 0.39–0.49 g C m⁻² d⁻¹ y dos breves periodos de transición: cálido-frío (junio) y frío-cálido (noviembre) con valores intermedios (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004).

A pesar de que numerosos estudios aseveran que el Golfo de California es altamente productivo, en la actualidad no se cuenta con estimaciones directas de los niveles de producción de la biomasa del zooplancton que pudiera servir de base para conocer la capacidad de carga del ecosistema pelágico. De hecho, aún no existen investigaciones dirigidas a estimar las tasas vitales y procesos de producción de biomasa espacio-temporales de especies clave en el zooplancton del golfo, excepto el estudio de la producción de biomasa por crecimiento

somático del eufáusido *Nyctiphanes simplex* en la Bahía de La Paz (De Silva-Dávila & Palomares-García, 1998). Una aproximación frecuentemente utilizada para estimar tasas de transferencia de energía en las tramas tróficas son los modelos numéricos tipo Ecopath donde la producción de la biomasa de zooplancton es usualmente considerada una caja negra y asumida a partir de magnitudes de producción de biomasa estimadas en otras regiones del mundo (Morales-Zarate *et al.*, 2004) o como consecuencia del balance de biomasa implícito en los modelos basados en dicho enfoque (Pauly & Chritensen, 1990). Por lo tanto, es fundamental realizar estimaciones de producción de biomasa en el Golfo de California para compararlas con lo estimado en otros ecosistemas.

En el Golfo de California la abundancia y biomasa del zooplancton es dominada por copépodos (7-80%) y en menor magnitud por eufáusidos (<15 %) (Brinton, 1979; Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986). *N. simplex* presenta un relativo gran tamaño corporal (<19 mm), longevidad (6 meses a 1.5 años) y se reproduce durante todo el año en el golfo presentando un pico en marzo-abril. Los embriones eclosionan como naulio y son liberados, pasa por tres estadios caliptopis (< 18 días, < 2mm), seis estadios furcilia (19-50 días, 2-6 mm), juvenil (6-8.9 mm) y adulto (> 9 mm) (Brinton *et al.*, 1999). *N. simplex* tiene la capacidad de formar densos enjambres siendo la principal presa de múltiples especies depredadoras en el ecosistema pelágico por lo que estos pueden influenciar los patrones de distribución de organismos estenófagos como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) y en menor grado de especies eurípagas como el tiburón ballena (*Rhyncodon typus*), de peces pelágicos menores (*Sardinops sagax caerulea*, *Engraulis mordax* y *Trachurus symmetricus*) ballenas de aleta (*Balaenoptera physalus*) y de mantarrayas (*Mobula japonica* y *Mobula thurstoni*) entre otros depredadores (Gendron, 1992; Sampson *et al.*, en prensa).

La estructura de la comunidad de eufáusidos en el Golfo de California, esta compuesta por 11 especies, pero es dominada en términos de abundancia y biomasa por *Nyctiphanes simplex* de afinidad nerítica, *Nematoscelis difficilis* de afinidad templada oceánica y *Euphausia eximia* de afinidad tropical oceánica

(Brinton & Townsend, 1980; Brinton *et al.*, 1986; Lavaniegos-Espejo *et al.*, 1989; Gendron, 1992). La abundancia de *N. simplex* en el Golfo de California generalmente tiene un gradiente latitudinal de disminución de abundancia y biomasa de norte a sur con mayor abundancia entre enero-abril y menor en Julio-Octubre (Brinton & Townsend, 1980).

Sampson *et al.* (en prensa) estimaron en el suroeste del Golfo de California valores altos de $\Delta\delta^{15}\text{N}$ de *N. simplex* determinando que es una especie omnívora. Esta especie posiblemente tenga un espectro trófico similar a *Euphausia pacifica* consumiendo fitoplancton, zooplancton y nieve marina (Theilacker *et al.*, 1993). De esta manera *N. simplex* posiblemente estaría ingiriendo material orgánico reciclado que pueda incrementar su señal de $\Delta\delta^{15}\text{N}$. Kanaeva & Pavlov, (1976) estudiaron el contenido estomacal de varias especies de eufáusidos encontrando que la dieta de *N. simplex* esta compuesta por fitodetritus (88.6 %), crustáceos (9.1%), radiolarios (1%) y tintinidos (1.3). Utilizando esta información en el programa Trophlab se estimó que *N. simplex* tiene un nivel trófico de 2.1, siendo el nivel trófico más bajo que otras especies distribuidas en el Golfo de California (*Euphausia tenera* = 2.68, *E. eximia* = 2.84, *E. distinguenda* = 2.67 y *Nematoscelis gracilis* = 2.83).

En el contexto de la transferencia de energía a través de la trama trófica es relevante determinar las tasas de producción de biomasa (PS) de *N. simplex*, que en el caso de los crustáceos se define como la suma de la biomasa producida por unidad de área o volumen por unidad de tiempo a partir de tres procesos biológicos: 1) crecimiento somático, 2) ecdisis (mudas o exuvias) y 3) producción de huevos, asumiendo que la producción de gametos masculinos es energéticamente insignificante (Ritz & Hosie, 1982; Hosie & Ritz, 1983; Lavaniegos, 1995; Nicol *et al.*, 1995; Ross *et al.*, 2000). Sin embargo, Gómez-Gutiérrez *et al.* (en prensa) estimaron que los machos de *N. simplex* pueden consumir aproximadamente 7% de sus lípidos en la producción de un par de espermátóforos lo que sugieren que la actividad reproductiva de los machos consume más energía de lo previamente supuesto.

Existen estimaciones de la producción de biomasa (previamente referida como producción secundaria) de *Nyctiphanes simplex* que se han realizado mediante el análisis de muestras de zooplancton preservadas, recolectadas a lo largo de la costa occidental de Baja California Sur (Lavaniegos, 1995; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1996; De Silva-Dávila *et al.*, 2002) y en la Bahía de La Paz en el suroeste del Golfo de California (De Silva Dávila & Palomares-García, 1998). Excepto el estudio de Lavaniegos (1995), que estimó la producción de biomasa total (crecimiento somático, exuvias y producción de huevos), el resto de los estudios únicamente estimaron la producción de biomasa producida por crecimiento somático y todos usaron el método de análisis de cohortes. Uno de los supuestos de éste método es que asume que los eufáusidos crecen a lo largo de todo su ciclo ontogénico. Sin embargo, actualmente existe evidencia bioquímica y del seguimiento de la talla de eufáusidos bajo condiciones de laboratorio, que indican que pueden mudar sin crecer o inclusive disminuir en talla (crecimiento negativo) entre dos o más mudas sucesivas (Ikeda & Dixon, 1992; Nicol *et al.*, 1992; Feinberg *et al.*, 2007). Otro supuesto del modelo de producción es que entre muestreos sucesivos entre campañas oceanográficas se muestrea la misma población de organismos. Por estos motivos, el modelo de análisis de cohortes es cada vez menos utilizado para estimar las tasas de crecimiento somático de los eufáusidos (Kawaguchi *et al.*, 2006; Feinberg *et al.*, 2007). Actualmente, se han propuesto modelos de análisis de cohortes dependientes de la temperatura utilizados exitosamente en el krill Antártico (Wiedenmann & Mangel, 2008). Candy & Kawaguchi (2006) desarrollaron un método alternativo para predecir la tendencia de la distribución de tallas en la población de *E. superba* a través del tiempo, usando un modelo de crecimiento que combina mediciones de tasas instantáneas de crecimiento (TIC) calibradas con eufáusidos en pre- y post-muda recolectados en el campo.

Utilizando las mejores estimaciones de las tasas vitales conocidas a inicios de la década de 1980's, Ritz & Hosie (1982) y Hosie & Ritz (1983) estimaron la producción de biomasa total del eufáusido nerítico *Nyctiphanes australis* en Storm Bay en Tasmania (Australia) asumiendo que el período promedio de interpuesta

(PIP) era de 30 días (a partir de estimaciones indirectas de un estudio histológico de madurez gonadal de la especie sub-ártica *Meganyctiphanes norvegica* en el Atlántico Norte). De igual manera, Lavaniegos (1995) estimó la producción de huevos de *N. simplex* multiplicando la abundancia de hembras ovígeras estandarizada (ind m⁻²) por el tamaño de puesta asumiendo que el periodo de interpuesta era igual al de *N. australis* (30 días). Debido a que la frecuencia de los muestreos de estos dos estudios fueron aproximadamente cada mes ellos asumieron que las hembras de *Nyctiphanes* producían en promedio una puesta cada mes, por esta razón ellos consideraron que la proporción de hembras ovígeras en las muestras de zooplancton eran representativas de la proporción de hembras que se reproducen en la población (20-30%). Es decir, asumieron que no todas las hembras se reproducían en cada mes de muestreo. Con esta perspectiva Lavaniegos (1995) estimó que una hembra produce típicamente tres eventos de desove en su vida fecunda.

Gómez-Gutiérrez & Robinson (2005) observaron, mediante incubaciones en condiciones de laboratorio a bordo del B/O El Puma, que el desarrollo embrionario y el tiempo entre puestas de huevos sucesivas (periodo de interpuesta) de *N. simplex* es > 7 días, que la hembra liberaba del saco ovígero las larvas en estadio metanauplio en aproximadamente 5 días y que las hembras usualmente mudaban al sexto día inmediatamente después de liberar las larvas. Sin embargo, el periodo de interpuesta observado en el laboratorio del B/O EL Puma podía prolongarse hasta 15 días. Zavala-Hernández (2007) estimó que el periodo de interpuesta de *N. simplex* podía ser en casos extremos tan largo como 26 días. Esto indica que la producción de huevos previamente estimada por Hosie & Ritz (1983) y Lavaniegos (1995) (asumiendo un PIP de 30 días) fue subestimada en magnitud aproximadamente de 2 a 4 veces (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005; Gómez-Gutiérrez *et al.*, en prensa). Esto muestra la relevancia de estimar directamente las tasas vitales de los organismos en la región de estudio en vez de asumir tasas vitales similares de otras especies.

Algunas de las preguntas centrales de esta tesis son ¿Cuál es la variabilidad espacio-temporal (estacional) de la producción de biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California y qué variables ambientales pueden influenciar su variabilidad?, ¿La producción de biomasa de esta especie en el Golfo de California es de la misma magnitud que en la costa occidental de Baja California y Bahía de La Paz?, ¿cual es la biomasa promedio presente en le Golfo de California?. En la presente tesis la estimación de la abundancia y biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California se realizó mediante métodos de muestreo zooplanctónico estándar (Red Bongo), combinados con estimaciones de las tasas vitales inferidas a partir de incubaciones a bordo del buque B/O El Puma. De esta forma se presenta una aproximación de la producción de biomasa de *N. simplex* durante noviembre 2005 (periodo de transición cálido-frío), enero 2007 (periodo frío) y julio 2007 (periodo cálido) asociando mediante métodos multivariados la distribución de la abundancia y producción de biomasa de *N. simplex* con las variables ambientales.

2. Antecedentes

Lavaniegos (1992) realizó un trabajo pionero para estimar la producción de biomasa de *N. simplex*, midiendo las tasas de crecimiento y confirmando experimentalmente que el desarrollo larvario de *N. simplex* sigue distintas rutas de desarrollo larvario dependiendo del contenido energético de tres distintas dietas. Ella observó que las larvas alimentadas con nauplios de *Artemia franciscana* tuvieron tiempos de desarrollo más largos y periodos de intermuda mas prolongados en comparación con individuos alimentados con la clorofita *Tetraselmis suecica*. El periodo promedio de intermuda para las larvas fue de 3 días y el incremento en la longitud total fue más elevado que en aquellas larvas alimentadas con *Tetraselmis suecica*. Utilizando la ecuación de von Bertalanffy ($K= 0.01 \text{ d}^{-1}$, $L_{\infty} = 18.6 \text{ mm}$) estimó, sin considerar el posible efecto de encogimiento entre mudas, que esta especie tiene una longevidad promedio de

245 días (8 meses, ~17 mm) y que en casos excepcionales algunos individuos pueden llegar a tener un año de edad (~18.6 mm).

Lavaniegos (1995) publicó el único estudio que ha estimado la producción de biomasa total (PBT) de *N. simplex* estimando una producción anual de 1736 mg m⁻² año⁻¹ en Bahía Vizcaíno (usando exclusivamente muestras nocturnas recolectadas durante 1966). La producción de biomasa es relativamente elevada durante casi todo el año y valores máximos durante agosto-octubre (otoño). Ella estimó que el crecimiento somático contribuye con 75%, las mudas con 23% y la producción de huevos con 2% (tamaño de puesta promedio de 46 huevos por hembra) de la producción total de *N. simplex*.

Gómez-Gutiérrez *et al.* (1996) estimaron la producción de biomasa por crecimiento somático de *N. simplex* en la plataforma continental de Bahía Magdalena, Baja California Sur México a partir de muestras nocturnas recolectadas durante mayo, junio (dos cruceros independientes en este mes) y noviembre de 1986. Ellos estimaron que la producción por crecimiento era cuatro veces menor (273.42 mg m⁻² año⁻¹) que la estimada en Bahía Vizcaíno y que en Bahía Magdalena existía una marcada variación estacional con máxima producción por crecimiento durante mayo-junio con una notable disminución durante noviembre. En este estudio se propuso la hipótesis que existen variaciones significativas latitudinales de la producción por crecimiento con disminución asociadas a condiciones de elevadas temperaturas y bajas concentraciones de fitoplancton cuando la región sur de la península está bajo la influencia estacional de la Corriente Norecuatorial.

De Silva-Dávila & Palomares-García (1998) estimaron la producción de biomasa por crecimiento somático de *N. simplex* de muestreos diurnos que se realizaron mensuales durante 1990 en la Bahía de la Paz encontrando una elevada producción de biomasa en comparación con los dos estudios previos. Debido principalmente a que todos los muestreos fueron diurnos, la alta proporción de larvas y juveniles (< 6 mm) en las muestras, estimaron elevadas

tasas de producción y poca biomasa (elevado P/B). A partir de estas publicaciones se ha propuesto la posible existencia de un gradiente latitudinal en la producción de biomasa ó posiblemente el efecto causado por cambios de regímenes ya que los muestreos se realizaron en la década de los 60's, 80's y 90's en distintas regiones del Noroeste de México.

De Silva-Dávila *et al.* (2002) estimaron la producción de biomasa de *N. simplex* a lo largo de la costa occidental de la Península de Baja California (Bahía Magdalena, Punta Abreojos y en la plataforma continental de Bahía Vizcaíno) durante febrero 1994. Ellos corroboraron mayor producción de biomasa en la parte norte de la península (Bahía Vizcaíno, Punta Abreojos) que en la porción sur de la península (Bahía Magdalena) confirmando que existen marcadas variaciones latitudinales en la producción de biomasa de *N. simplex*. A la fecha no existen estimaciones de la producción de biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California.

3. Justificación

Debido a su comportamiento de formar densas agregaciones de biomasa y por ser la especie numéricamente dominante de la comunidad de eufáusidos del noroeste de México *N. simplex* es probablemente una especie clave en la trama trófica en ambas costas de la Península de Baja California. *N. Simplex* es presa de distintas especies macronectónicas como las mantarrayas y las ballenas rorcuales (Gendron 1992, Sampson 2007), que tienen un valor pesquero y/ó eco-turístico.

Por sus grandes agregaciones en zonas neríticas en el Golfo de California *N. simplex* podría ser explotada a pequeña escala comercialmente para abastecer la industria de alimento de peces de ornato o suplementos alimenticios (omega 13, enzimas antioxidantes), por lo cual es necesario conocer su producción, tasas vitales y tasas de duplicación poblacional antes de intentar iniciar cualquier plan de explotación.

4. Planteamiento del problema

Todas las estimaciones previas de producción de biomasa de *N. simplex* han sido realizadas a partir de muestras de zooplancton preservadas asumiendo sus tasas vitales por métodos indirectos (análisis de cohortes) sin considerar que los eufáusidos se encogen o no crecen subestimado probablemente su producción de biomasa. También algunas de las tasas vitales de *N. simplex* fueron previamente asumidas similares a las estimadas en otras especies de eufáusidos de otras regiones del mundo. Es evidente que las tasas vitales de los eufáusidos, al igual que el resto de los organismos ectotermos del zooplancton, responden a cambios ambientales y disponibilidad de alimento modificando sus tamaños de puesta, tasas de muda y/o disminuyendo en tamaño y peso de los organismos. Hasta el momento no se ha intentado realizar mediciones de tasas vitales en organismos vivos de *N. simplex*. Esta tesis pretende comprender cómo las tasas vitales y de producción de biomasa de *N. simplex* cambian espacio-temporalmente en el Golfo de California.

5. Hipótesis

Considerando que el Golfo de California tiene la mayor producción primaria durante la temporada fría (diciembre-mayo) con un gradiente de temperatura latitudinal decreciente de norte hacia el sur y la menor producción primaria durante la temporada cálida (julio-octubre) con gradientes principalmente longitudinales (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004) en esta tesis se plantea la siguiente hipótesis:

La producción de biomasa de *N. simplex* tendrá un pronunciado patrón de respuesta estacional y geográfico positivamente asociada y similar en magnitud a los cambios observados en la producción primaria neta integrada (PPNI) (Hidalgo-González & Álvarez Borrego, 2004) y concentración de clorofila-a presentando mayores tasas de producción de biomasa durante la temporada fría, mínima durante la temporada cálida e intermedia en los periodos de transición entre estas temporadas.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

Determinar los patrones estacionales de distribución de la abundancia, biomasa y tasas vitales del eufáusido *Nyctiphanes simplex* para estimar la producción de biomasa aportada por el crecimiento somático, mudas y huevos durante noviembre del 2005 (periodo de transición temporada cálida-fría), enero 2007 (temporada fría) y julio 2007 (temporada cálida) en la parte Norte y Centro del Golfo de California.

6.2 Objetivos particulares

- 1) Establecer los patrones de la variabilidad espacio-temporal de las variables ambientales y la disponibilidad de alimento (concentración de clorofila-a) en noviembre de 2005, enero y julio de 2007.
- 2) Determinar la distribución espacio-temporal de la abundancia (ind 1000 m⁻³) y biomasa (mg PS 1000 m⁻³) de juveniles y adultos de *N. simplex* en noviembre de 2005, enero y julio de 2007.
- 3) Estimar las tasas de producción de biomasa de *N. simplex* por crecimiento somático de juveniles y adultos mediante la estimación de la tasas instantánea de crecimiento somático (TIC) y el periodo de intermuda (PIM) bajo condiciones de laboratorio en noviembre de 2005, enero y julio de 2007.
- 4) Estimar la producción de biomasa de juveniles y adultos causada por mudas en noviembre de 2005, enero y julio de 2007.
- 5) Estimar las tasas de producción de huevos en noviembre 2005, enero y julio de 2007.
- 6) Determinar mediante el método de ordenación multivariada (NMDS) los principales modos de variabilidad de la biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* en función de la disponibilidad de alimento (concentración de clorofila-a integrada en cada estación oceanográfica de muestreo) y las condiciones ambientales.
- 7) Definir mediante el análisis permutacional de multi-respuesta si existen diferencias significativas de la biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* en función de los gradientes latitudinales, costa-océano y temporadas del año definidos por el analisis de ordenación multivariada NMDS.

7. Área de estudio

El Golfo de California (GC) (23-32 °N y 107 -117 °O) es un área que experimenta pronunciados cambios estacionales en las variables físico-químicas y biológicas (Fig. 1). Esta variabilidad responde directamente a la influencia de las corrientes del Océano Pacífico, los patrones e intensidad de los vientos y a la tasa de intercambio de calor entre la atmósfera y el océano (Lavín & Marinone, 2003). Los diferentes procesos de mesoescala como las corrientes geostroficadas, corrientes de marea, velocidad y dirección de los vientos, eventos de surgencias costeras, remolinos (ciclónicos y anticiclónicos) y radiación solar, modifican múltiples variables ambientales en este ecosistema pelágico marino. En el GC, los eventos de surgencia inducidos por forzamiento por vientos ocurren a lo largo de la costa este cuando los vientos provienen del noroeste (condiciones frías típicas de diciembre a mayo) y a lo largo de la costa peninsular, aunque con considerable menor intensidad asociados a los vientos del sureste (condiciones cálidas de julio a octubre). Aproximadamente en los meses de junio y noviembre prevalecen condiciones de transición frío-cálida y cálida-fría, respectivamente (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991).

En invierno los eventos de surgencias costeras son más intensos en la costa oriental. Los giros ciclónicos y anticiclónicos tienen un efecto significativo en la tasa de crecimiento del fitoplancton (Santamaría-Del Angel *et al.*, 1994; Lluch-Cota 2000). Durante invierno la columna de agua usualmente se encuentra bien mezclada hasta una profundidad de 100-120 m con una capa mínima de oxígeno profunda (Tremblay, 2008). Durante el verano, el incremento de la radiación solar y parcialmente la invasión hacia el norte de la masa de agua superficial ecuatorial favorece la estratificación de la columna de agua. Los relativamente débiles eventos de surgencias costeras forzadas por vientos y las surgencias causadas por giros ciclónicos tienen un efecto considerablemente menor en la concentración y generación de biomasa fitoplanctónica (Santamaría-Del Angel *et al.*, 1999). Asimismo, durante el verano la capa mínima de oxígeno es relativamente más

somera (60-100 m) que en el resto del año (Tremblay, 2008). La producción primaria anual (integrada verticalmente) está dividida en cuatro periodos: 1) temporada fría (diciembre-mayo) con valores que fluctúan entre 1.16–1.91 g C m⁻² d⁻¹, 2) temporada cálida (julio-octubre) con valores entre 0.39–0.49 g C m⁻² d⁻¹, lo cual representa tasas de producción neta, 4 veces menores que en invierno, 3 y 4) son los periodos de transición típicamente en junio y noviembre con valores de producción primaria intermedios (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004).

La altura de las marea en el norte del GC tienen un rango de 4-7 m. En la región de las Grandes Islas usualmente se detectan las temperaturas superficiales más bajas del golfo durante todo el año (Soto-Mardones *et al.*, 1999). La mezcla de agua provocada por la corriente de marea en la región de las Grandes Islas causa un aporte de agua fría y rica en nutrientes a la superficie durante todo el año. En la entrada del Golfo de California (Cabo San Lucas a Cabo Corrientes) existe una transición entre agua del Golfo y el agua proveniente del la Corriente de California con bajas temperaturas y baja salinidad así como del Pacífico Oriental Tropical (POT) esta última caracterizada por altas temperaturas y zona mínima de oxígeno somera (Roden & Groves, 1959; Álvarez-Borrego, 1983; Castro *et al.*, 2000).

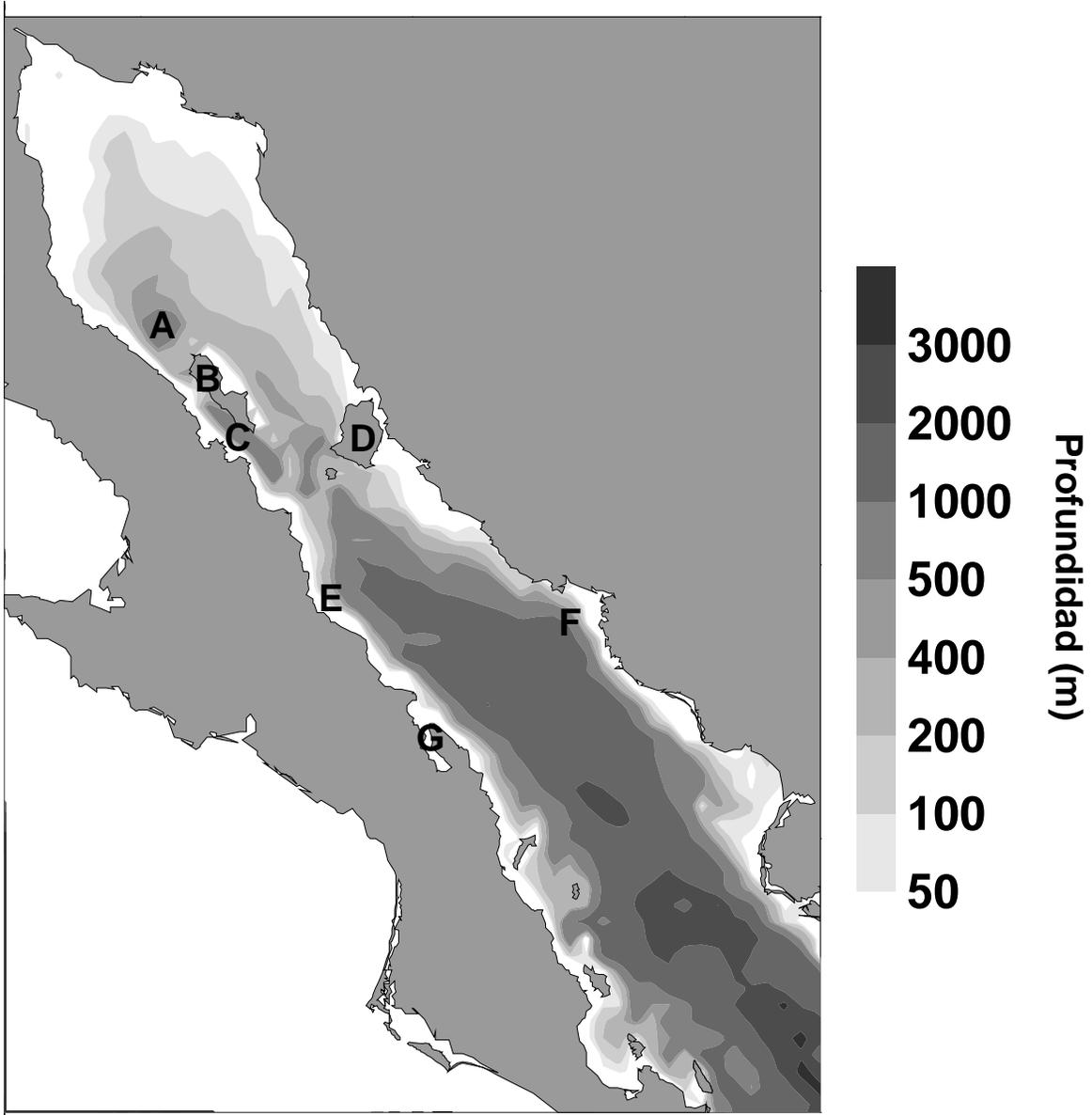


Figura 1. Toponimia del Golfo de California donde se realizaron los tres cruceros oceanográficos CAPEGOLCA. Bajo Delfín A), Isla Ángel de la Guarda B), Canal de Ballenas C), Isla Tiburón D), Bahía San Carlos E), Guaymas F) y Bahía Concepción G).

8. Materiales y Métodos

Se realizaron tres cruceros oceanográficos a bordo del B/O “El Puma” durante 16 de noviembre al 3 de diciembre 2005 (CAPEGOLCA I), 12 al 31 de enero 2007 (CAPEGOLCA II) y 17 de julio al 3 de agosto 2007 (CAPEGOLCA III) (Fig. 2). El trabajo de campo de este estudio se dividió en dos etapas: 1) de campo y 2) estimación experimental de las tasas de producción de biomasa de *N. simplex*. El muestro de campo se dividió a su vez en dos estrategias de muestreo: muestreo de variables ambientales y muestreo biológico enfocado a recolectar los eufáusidos.

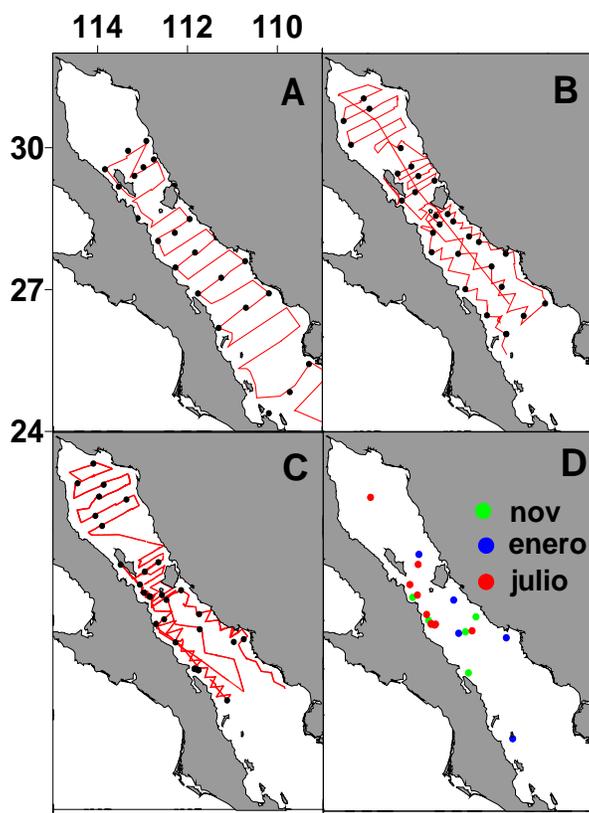


Figura 2. Localización de las estaciones oceanográficas de muestreo durante: A) CAPEGOLCA I (noviembre-diciembre, 2005, B) CAPEGOLCA II (enero 2007, C) CAPEGOLCA III (julio-agosto 2007 y D) Estaciones donde se recolectaron eufáusidos vivos para realizar experimentos de tasas vitales durante los tres cruceros.

8.1 Muestreo de variables ambientales

En cada estación oceanográfica de los cruceros de noviembre 2005 (CAPEGOLCA I) y enero 2007 (CAPEGOLCA II) se realizaron lances de CTD. En el crucero de Julio (CAPEGOLCA III) el CTD tenía adicionalmente sensor para medir la concentración de oxígeno disuelto y fluorescencia (Seabird SB-9). Se obtuvieron múltiples muestras de agua a profundidades discretas (superficie, 5, 10, 25, 50 75, 100, 150 y 200 m) empleando una roseta con 10 botellas Niskin de 20 L de capacidad para medir con un multi-sensor YSI 1556 en cada estrato de profundidad la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), concentración de oxígeno disuelto expresado en $\text{ml O}_2 \text{ L}^{-1}$, porcentaje de saturación de oxígeno (%) y pH. La concentración de clorofila-a de cada estrato de profundidad muestreada fue estimada a partir de la filtración por vacío de 350 ml de agua de mar obtenida de las botellas Niskin a través de un filtro GF/F de $0.7 \mu\text{m}$ de poro (congelados inmediatamente en nitrógeno líquido). Estos filtros fueron posteriormente analizados por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC-FD).

El muestreo de variables ambientales se complementó con el análisis realizado por el Dr. Carlos Robinson Mendoza del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de las imágenes de satélite de temperatura superficial del mar obtenida del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, a bordo del satélite, Terra 9 km resolución) y clorofila integrada de la primera profundidad óptica obtenida del sensor SeaWiFS (clorofila-a 4 km de resolución) (Robinson, datos sin publicar). El análisis incluyó un promedio mensual por cada pixel geo-referenciado de la serie de datos de enero 1998 a diciembre 2008 del cual se graficaron los valores promedio de noviembre, enero y julio de todos los años de la serie. Asimismo, se graficaron los valores observados y las anomalías (valor observado-valor promedio del mes de la década analizada) de los meses de noviembre 2005, enero y julio 2007.

8.2 Recolección de organismos

Para conocer los patrones de distribución de la abundancia y biomasa de los eufáusidos (juveniles y adultos) se realizaron arrastres oblicuos con una estructura Bongo equipada con redes de 333 y 505 μm de tamaño de poro. Los organismos de la red de 505 μm se preservaron en alcohol etílico al 96% y la de 333 μm en formol al 10% neutralizado con borato de sodio. La metodología de captura y estandarización de la biomasa de zooplancton y de la abundancia de *N. simplex* se realizó de acuerdo con la metodología estándar propuesta por Smith & Richardson (1979).

8.2.1 Separación, identificación, cuantificación de la abundancia y biomasa de juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex* a partir de muestreos con red Bongo

Los juveniles y adultos (hembras y machos) del eufáusido *N. simplex* se separaron de las muestras de zooplancton recolectadas con la red Bongo de 505 μm a partir de alícuotas realizadas con Folsom \leq (1/16 cuando el volumen de la biomasa del zooplancton excedía los 16 ml). Los eufáusidos se separaron e identificaron a nivel de especie siguiendo criterios de Baker *et al.* (1990) y Brinton *et al.* (1999). Se midió la longitud total (LT), desde la parte posterior del ojo a la punta del telson, de al menos 30 eufáusidos (seleccionados aleatoriamente) por estación de muestreo con la finalidad de obtener una muestra representativa de la distribución de tallas de los individuos de la estación (Fig. 3).

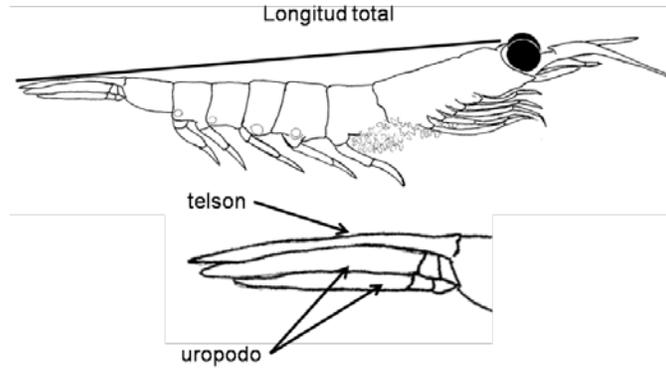


Figura 3. Esquema que muestra la medición de la longitud total de juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex* para estimar su biomasa. y del telson, uropodo de las mudas y organismos para estimar la tasa instantánea de crecimiento somático.

De la distribución de frecuencias relativas (%) de las longitudes totales de los juveniles y adultos de *N. simplex* de cada muestra Bongo se extrapoló la abundancia de cada intervalo de talla (N_i) del total de la muestra. Con esta distribución de tallas expresada en individuos por 1000 m⁻³ se estimó el peso seco (PS) de cada organismo a partir de la relación peso-longitud total estimada para *N. simplex* ($r^2 = 0.76$, intervalo de tallas 5-16 mm), utilizando la ecuación (Gómez-Gutiérrez & Robinson (1997):

$$PS = 0.005371(LT^{2.31596})$$

Donde: PS = peso seco en miligramos y LT = longitud total en milímetros

La biomasa total de juveniles y adultos *N. simplex* en cada estación de muestreo se estimó con la siguiente ecuación:

$$B = \sum_{i,j}^B (PS_i N_i)$$

Donde: B = biomasa total de *N. simplex* por estación de muestreo expresada en miligramos por 1000 m⁻³, PS_i = integración del peso seco por intervalo de talla, y N_i

= abundancia por intervalo de talla de juveniles y adultos de *N. simplex* expresado en individuos por 1000 m⁻³.

8.3 Experimentos de tasas vitales de *N. simplex*

Los eufáusidos incubados a bordo del B/O El Puma se recolectaron con una red de zooplancton de 1 m de diámetro de boca, 5 m de largo, 333 µm de luz de malla color negro, equipada con un copo colector cerrado de PVC de 0.25 m de diámetro y 0.70 m de largo denominada red 'viva' (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2006). La red fue arrastrada a la profundidad a la cual la ecosonda Simrad EY-60 detectaba el estrato con la más densa capa de dispersión del sonido dejándola en este estrato en un periodo estándar de 10 minutos. La red no contaba con flujómetro por lo que la captura de organismos era de carácter cualitativo. Inmediatamente después de la captura el zooplancton contenido en el copo se depositó en una hielera con agua marina recolectada por el mismo copo. Los eufáusidos saludables (transparentes y con movimiento natatorio activo y ágil) y sin partes del cuerpo dañadas se separaron aleatoriamente con cucharas de plástico. Cada eufáusido se incubo en una botella de plástico (policarbonato de 1 L o de ½ L) etiquetadas, acomodadas en cajas de plástico (jvas) por experimento llenas con agua de mar tamizada con malla de 20 µm para eliminar partículas y organismos provenientes del medio (potencial alimento para los eufáusidos) y fueron incubados en el cuarto frío del B/O el Puma a 16°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) y oscuridad. Las botella fueron observadas cada 12 h durante 48 h aunque en algunos casos se hicieron incubaciones de los organismos hasta por 6 días consecutivos para detectar periodos de intermuda.

Se realizaron tres tipos de mediciones (experimentos) de tasas vitales de los organismos: 1) Tasas instantáneas de crecimiento somático (TIC), 2) Producción de mudas y periodo de intermuda (PIM) y 3) tasas de producción de huevos (PH), que se describen en detalle a continuación. En todos los análisis estadísticos de las estimaciones de la producción de biomasa, se utilizaron únicamente las mediciones obtenidas en < 48 h para minimizar el sesgo de

inanición y efecto de confinamiento de los eufáusidos. Es decir los organismos no fueron alimentados durante el periodo de incubación para que sus tasas vitales observadas durante los experimentos indiquen la producción *in situ* de los organismos asumiendo que la calidad y concentración del alimento consumido en condiciones naturales fue metabolizada y transformada en producción de biomasa por crecimiento somático, mudas y/o huevos (Pinchuk & Hopcroft, 2006b; Gómez-Gutiérrez et al., 2007).

Pasado el tiempo de incubación de cada experimento (48 h) se preservaron en un solo frasco en formol al 4% neutralizado con borato de sodio en solución saturada etiquetándolo con los datos de la estación de incubación y el tiempo de incubación todos los eufáusidos que no mudaron, no pusieron huevos pero que sobrevivieron hasta el final de la incubación.

1) Tasas instantáneas de crecimiento somático (TIC): Se incubaron individualmente juveniles y adultos (machos y hembras) de 6 a 19.2 mm de longitud total en botellas de ½ litro (juveniles) y 1 L (adultos) (n = >30 botellas por estación oceanográfica). Los eufáusidos fueron observados cada 6 a 12 horas para detectar animales que hayan mudado. La tasa de crecimiento se estimó de la diferencia de la longitud del telson y el uropodo del animal con respecto a la longitud del telson y el uropodo de la muda. Cuando un animal mudaba era preservado junto con su exuvia en alcohol al 96% para la posterior medición de la longitud del telson y uropodo del animal y de la muda usualmente en menos de 1 mes después de terminado el crucero oceanográfico.

2) Producción de mudas y tasas de intermuda: Para medir el periodo de intermuda (PIM) de los eufáusidos juveniles y adultos, es decir el tiempo transcurrido entre dos eventos de muda sucesivas, se incubaron varios organismos bajo condiciones de laboratorio por más de 48 h. Estos organismos fueron alimentados con una mezcla de fitoplancton y zooplancton obtenida con un tamiz de 20 µm y concentrado de la toma de agua limpia del B/O el Puma. Se

observó y mantuvo vivo cada uno de los animales hasta detectar la segunda muda consecutiva después del cual se sacrificó el animal.

3) Producción de huevos: Las hembras grávidas listas para desovar, con gónada estadio IV reconocidas fácilmente por el característico color rosa pálido del cefalotórax (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005), se incubaron individualmente en botellas de 1 L. El número de hembras maduras incubadas dependió de su disponibilidad en la estación oceanográfica. Cuando una hembra madura producía huevos y el saco ovígero se veía completo en menos de 48 h se procedía a medir la longitud total de la hembra. Las hembras ovígeras se preservaron en alcohol al 96% o formol al 4% para su posterior conteo del tamaño de puesta y medición del diámetro de al menos 10 huevos de cada saco ovígero en el laboratorio del CICIMAR.

8.3.1 Estimación de tasas vitales

Para estimar las tasas de producción de biomasa total de *N. simplex* se estimaron las tasas vitales antes mencionadas así como el porcentaje del peso de la muda con respecto al peso total del eufáusido y se estimó el peso seco promedio de los embriones en el saco ovígero de cada hembra.

Tasa instantánea de crecimiento: En cada organismo recién mudado se midió el telson (L_{t_a} , de la parte posterior del sexto segmento abdominal hasta la punta terminal del telson) y el urópodo (ambos lados) extendiéndolo lateralmente para poder observar todo el urópodo (Fig. 3), con un micrómetro calibrado en un estereoscopio Carl Zeiss, modelo SV 11. Este procedimiento se aplicó también para la medición del telson y urópodos de la muda (L_{t_m}). La diferencia en longitud entre el telson ó el urópodo del eufáusido y el de la muda indicó si el organismo creció, no se detectó cambio alguno en su longitud ó decreció una vez que el animal mudo. .

Se estimó el incremento en peso mediante el cálculo de la longitud total del eufáusido con un modelo potencial entre longitud total del animal y la longitud del telson. Debido a la movilidad de los uropodos fue mas difícil medir sus longitudes. De hecho, la correlación de la longitud total con la longitud del urópodo tuvo una menor variabilidad y mejor ajuste al modelo estadístico por lo que esta no fue utilizada para estimar las tasas instantáneas de crecimiento somático (Fig. 4).

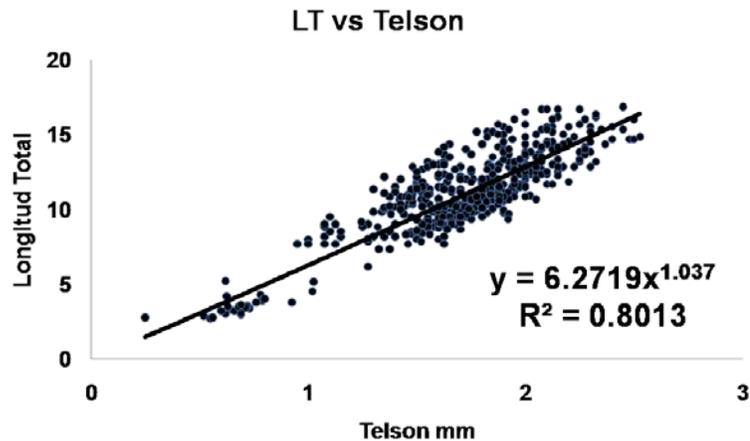


Figura 4. Modelo de regresión de la correlación entre longitud total y longitud del telson. n= 500.

Posteriormente con la estimación de la longitud total de cada individuo de *N. simplex* se calculó el peso seco mediante la ecuación de peso-longitud expresada en peso seco ($PS = 0.005371 \times LT^{2.31596}$, $r^2=0.757$) (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 1997). Estos pesos secos fueron utilizados para estimar la tasa instantánea de crecimiento somático expresada en peso seco por día ($C_{PS} = \text{mg PS día}^{-1}$) usando la siguiente ecuación (Pinchuck & Hopcroft, 2006b):

$$C_{PS} = \frac{PS_a - PS_m}{PIM}$$

Donde PS_a = peso seco del animal (mg), PS_m = peso seco de la muda y

PIM = Periodo de intermuda promedio medido para todos los organismos de la estación oceanográfica donde se realizaron incubaciones. Las tasas instantáneas de crecimiento fueron expresada en días mediante la siguiente ecuación (Pinchuck & Hopcroft, 2006b):

$$C_{PS} = \frac{\ln PS_a - \ln PS_m}{PIM}$$

Periodo de intermuda y peso de la muda: Para estimar la producción de biomasa producida por mudas se midió la proporción del peso seco de la muda en relación con el peso seco del eufáusido asociado al periodo de intermuda promedio estimado para cada crucero oceanográfico. Los eufáusidos recién mudados y sus mudas (preservados en alcohol o formol) se lavaron con agua destilada secándolas en un horno a 60° C durante 24 h en taras de aluminio previamente pesadas de manera similar a lo descrito en Gómez-Gutiérrez & Robinson (1997). Las muestras secas se depositaron en un desecador con capsulas de silicato para posteriormente ser pesadas en una balanza analítica (precisión 0.0001 g) restando el peso final de la tara con el animal o la muda del peso de cada una de las taras antes de poner la muda (PS_m) o el animal (PS_a). El porcentaje del peso seco se calculó con la siguiente ecuación:

$$\%_{PS} = \left(\frac{PS_m}{PS_a} \right) 100$$

Donde PS_m = peso seco de la muda expresada en mg, PS_a = peso seco del animal expresado en mg.

Tamaño de puesta: En cada hembra ovígera se contabilizó el número de huevos en el saco ovígero denominado tamaño de puesta (TP = huevos hembra⁻¹) y se determinó el estadio de desarrollo de los embriones siguiendo los criterios propuestos por Gómez-Gutiérrez & Robinson (2005). Se midió el diámetro de al menos 10 embriones (preferentemente recién eclosionados con forma esférica) de

cada saco ovígero para calcular el diámetro promedio de los embriones (DH) de la puesta de cada hembra ovígera. Con este DH se calculó el volumen promedio de los embriones de la puesta con la ecuación de volumen de una esfera expresados en μL :

$$V = \frac{3}{4} \pi \left(\frac{DH}{2} \right)^3$$

Donde DH = diámetro promedio de los huevos de la misma hembra ovígera (μl^3), π = 3.14159265 que es el cociente constante entre la longitud de la circunferencia (perímetro) y la longitud de su diámetro.

Una vez calculado el volumen de cada huevo se estimó su peso seco a partir de una relación empírica de volumen del embrión y contenido de carbono (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2007). Los valores fueron convertidos a peso seco asumiendo que el peso en carbono es 40% del peso seco de cada embrión. Con este supuesto se estimó el peso en carbono con la relación $1.37 \times 10^{-7} \mu\text{g C } \mu\text{l}^{-3}$ informada por Gómez-Gutiérrez *et al.* (2007).

$$PS_h = \frac{V \left(\frac{1.37 \times 10^{-7}}{1000} \right)}{0.4}$$

Donde V = volumen de cada embrión dentro del saco ovígero de *N. simplex* expresado en μl^3

Periodo de Interpuesta: Se utilizaron las estimaciones promedio y rango del PIP de *N. simplex* medidas y/o estimadas mediante tres métodos independientes (Zavala-Hernández, 2007; Gómez-Gutiérrez *et al.*, en prensa) que se resumen a continuación cada uno de los métodos:

1) **Observación directa del PIP:** Las hembras que desovaron en < 48 h, se mantuvieron bajo incubación proveyéndoles alimento natural (concentrado de fitoplancton y microzooplancton) y a temperatura constante (16°C en los tres cruceros) durante varios días. Estas hembras fueron observadas al menos cada 12 horas para detectar cuándo desovaron de nuevo. Las observaciones fueron más frecuentes (usualmente cada cuatro horas) cuando las hembras grávidas poseían una gónada estadio IV (color rosa pálido). Esta precaución fue necesaria porque las hembras en cautiverio cuando desovan de nuevo, desovan ovocitos infértiles que se desintegran rápidamente haciendo difícil la detección de un segundo desove (Gómez-Gutiérrez y Robinson 2005). De esta forma el periodo de interpuesta (PIP) fue el periodo entre dos desoves consecutivos. Con estas observaciones se detectó que el PIP más corto detectado fue de 7 días y el máximo detectado a bordo del buque fue de 15 días.

2) **Método de sincronización temporal del desarrollo gonádico de la hembra ovígera y desarrollo de los embriones en el saco ovífero:** La mayor parte de las hembras ovígeras incubadas en el B/O El Puma fueron fotografiadas diariamente para definir temporalmente su estadio de madurez gonádica, estadio el desarrollo embrionario y medir las tasas de eclosión de los embriones en el saco ovífero (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005). Considerando la proporción relativa de hembras ovígeras y hembras grávidas en estadio IV (Ross *et al.* 1982) y la estimación de la mediana de la tasa de desarrollo embrionario (Gómez-Gutiérrez y Robinson 2005) se ha inferido que el PIP no puede ser menor de 7 días a 16°C, ya que la hembra libera los embriones a los 5 días y en ocasiones

mudan en el sexto día. Únicamente el 22% de las hembras incubadas tuvieron estadio de gónada III con la capacidad de producir dos puestas en 7 días. Usando este método se evidenció que ninguna hembra ovígera puede tener simultáneamente gónada lista para desovar (estadio IV) lo cual indica que el ciclo gonádico es siempre mas largo que el tiempo de desarrollo de los embriones dentro del saco ovígero.

3) Método indirecto del periodo de interpuesta inferido de la proporción de hembras ovígeras en la población: La variabilidad del PIP posiblemente tenga una distribución binomial, presente (hembra ovígera) o ausente (hembra no ovígera), que en términos de la variabilidad de la proporción es teóricamente comprendida entre 0 y 100%. A partir de incubaciones realizadas en Bahía Magdalena se calculo el inverso ($1/p$) de la proporción de hembras grávidas (estadio IV) en la población total de hembras y hembras ovígeras, incubados en grupos de 30-300 durante 48 h ($n= 1024$) de acuerdo a la metodología propuesta por Ross *et al.* (1982). Este método asume que: 1) todas las hembras son fértiles, 2) que no existe una sincronía poblacional en el proceso de desove y 3) que las hembras están distribuidas homogéneamente en el área de muestreo. Con este método se estimó que PIP promedio es de 10 días y el PIP más largo estimado es de 26 días.

8.4 Estimación de la producción de biomasa

Con la información de las tasas vitales antes descritas se estimaron las tasas de producción de biomasa por crecimiento somático, mudas y huevos de *N. simplex*.

8.4.1 Producción de biomasa por crecimiento somático

La producción de biomasa por crecimiento somático ($\text{mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) se estimó con la ecuación:

$$PC = \sum_{i=j}^c TIC_i B_i$$

Donde TIC_i = tasa instantánea de crecimiento dependiente de la talla expresada en días, y B_i = es la biomasa de los juveniles y adultos de *N. simplex* expresada en peso seco estandarizados a un metro cúbico (mg PS m^{-3}).

8.4.2 Producción de biomasa por mudas

La producción de biomasa por mudas ($\text{mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) se estimó con la siguiente ecuación:

$$PM = PS_a \left(\frac{\%PS}{PIM} \right) N_i$$

Donde PS_a = peso seco de un animal específico inferido de su longitud total, $\%PS$ = porcentaje del peso seco de la muda con respecto al peso seco total del animal en función de su talla, PIM = período de intermuda expresada en días y N_i = abundancia estandarizada a m^{-3} de cada intervalo de talla i .

8.4.3 Producción de biomasa por huevos

Los periodos de interpuesta (PIP) informados por Gómez-Gutiérrez *et al.* (en prensa) indican que el 22% de las hembras tienen un PIP de 7 días y que el promedio del PIP es de 10 días con un valor máximo estimado de 26 días. De esta forma, debido a que cualquier hembra en la población tiene la posibilidad de producir entre 1 y 4 puestas por mes y que una hembra ovígera no puede mudar antes de liberar los embriones de su saco ovígero se consideró un PIM de 6 días para el 22 % de las hembras y de 10 días para el restante 78% de las hembras de la población. La producción por huevos (mg PS m⁻³ d⁻¹) se calculó con una ecuación modificada de Winberg (1971) en el cual se estimó de la siguiente forma:

$$PH = \frac{PS_h}{PIP} \sum_{i=j}^{AH} \left(\frac{F_i + F_{i+1}}{2} \right) N_i$$

Donde PS_h = biomasa de huevo en peso seco, F_i = tamaño de puesta por intervalo de talla en el tiempo i , F_{i+1} = tamaño de puesta por intervalo de talla en el tiempo $i+1$, N_i = abundancia de hembras por intervalo de talla de cada estación oceanográfica

8.5 Producción total promedio de *N. simplex* en el Golfo de California

Se estimó la tasa de producción promedio diaria representativa de todo el año (mg PS m⁻³ d⁻¹) y el promedio de la producción anualizada a 365 días (mg PS m⁻³ año⁻¹) del área de estudio con la siguiente ecuación:

$$PA = PD * 365$$

Donde PA = promedio de la producción anual, PD = promedio de la producción diaria y 365 es el número de días de un año no bisiesto.

Una vez que se estimó una producción de biomasa promedio conceptualmente estimada para 1 m^3 , por último, se estimó la biomasa y producción de biomasa total de *N. simplex* en su hábitat pelágico de distribución (volumen de agua contenido de la superficie a 200 metros de profundidad con intervalos de profundidad 50-100, 101-150 y 151-200 m y asumiendo distribución homogénea de *N. simplex*). El área de cada intervalo de profundidad de distribución de *N. simplex* en la plataforma continental (para considerar la pendiente del fondo marino) se estimó utilizando el método gravimétrico de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$A = \frac{PAP_i * AC}{PAC}$$

Donde A = Área del intervalo de profundidad del fondo marino de la plataforma continental expresado en km^2 , PAP_i = peso del área de un intervalo de profundidad i expresado en mg, AC = Área de calibración de $1^\circ \times 1^\circ$ de latitud y longitud expresado en km^2 equivalente a $12,361 \text{ km}^2$ y PAC = peso del área de calibración de $1^\circ \times 1^\circ$ de latitud y longitud expresado en mg.

El área de calibración y el de cada intervalo de profundidad fue pesado en una balanza analítica con una precisión de 0.0001 g. Se estimó el volumen de cada intervalo de profundidad asumiendo una profundidad promedio para cada intervalo (75 para el intervalo de 50-100, 125 para el intervalo de 101-150 y 175 para el intervalo de 150-200). En regiones con $>200 \text{ m}$ (zona oceánica) se estimó únicamente el volumen de 200 m que es el intervalo de distribución vertical de *N. simplex* en el Golfo de California (Tremblay, 2008).

$$V_i = A_i * P_i$$

Donde: V_i = volumen de un intervalo de profundidad, A_i = es el área estimada en cada intervalo de profundidad i del fondo marino en la plataforma continental y P_i = profundidad de un intervalo de profundidad i

Por ultimo se estimó el promedio de la biomasa y producción total diaria extrapolando el valor promedio en 1 metro cúbico al volumen de cada intervalo de profundidad:

$$B_i = \sum_{i:j}^B V_i * B_i \text{ (Toneladas)}$$

Donde B_i = es le promedio de la biomasa de todo el periodo de muestreo en el volumen correspondiente a un intervalo de profundidad i , V_i = volumen de un intervalo de profundidad y B_i es la biomasa de un intervalo de profundidad.

Y la producción de biomasa

$$PB_v = \sum_{i:j}^{PB} V_i * PB_i \text{ (Toneladas día}^{-1}\text{)}$$

Donde PB_v = el promedio de la producción diaria de todo el periodo de muestreo, V_i = Volumen de un inervalo de profundidad y PB_i = producción total de biomasa de un intervalo de profundidad i .

8.5 Análisis de datos

La biomasa y tasas de producción de la biomasa de *N. simplex* fueron asociadas a la concentración de pigmentos fotosintéticos y accesorios así como a las condiciones ambientales registradas por estación oceanográfica permitiendo evaluar espacio-temporalmente cómo varía la distribución de la biomasa y producción de *N. simplex* en función de los gradientes de la concentración de pigmentos y las condiciones ambientales. Este análisis multivariado se realizó con la técnica de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM) calculado con el programa PC-ORD ver. 4.25 beta (McCune & Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002).

El análisis multivariado requiere dos matrices de datos. 1) La primera, denominada matriz de “especies” incluyó 69 estaciones (renglones) (noviembre = 19, enero = 25 y julio = 25 estaciones oceanográficas) con la información en columnas de la biomasa de juveniles, biomasa de adultos, producción integrada de juveniles y adultos por producción por crecimiento somático, mudas y huevos). 2) La segunda matriz, denominada matriz de ‘variables ambientales’, incluyó las mismas 69 estaciones secuenciadas exactamente en el mismo orden que en la matriz de especies (renglones) incluyendo 12 variables ambientales numéricas y cuatro variables categóricas (columnas): temperatura (°C) (promedio 100 metros), profundidad de la capa de mezcla (m), profundidad de la capa mínima de oxígeno (m, concentraciones $<1.5 \text{ mg L}^{-1}$), porcentaje de saturación de oxígeno (%), profundidad del fondo marino en la ubicación de cada estación oceanográfica (m), profundidad del pico máximo de clorofila (m), clorofila integrada hasta 75 m (mg m^{-2}), concentración de pigmentos accesorios alloxantina, zeaxantina, clorofila b, fucoxantina, biomasa zooplanctónica (ml m^{-3}), así como variables categóricas: mes de muestreo (1 = noviembre, 2 = enero, 3 = julio), región (NG = norte del golfo, GI = Grandes islas y CG = Centro del Golfo (de acuerdo con el criterio de Lavín & Marinone, 2003) y ambiente nerítico y oceánico (nerítico = 1, oceánico = 2) y por grupos definidos por un análisis de agrupamiento de Sorensen.

Con el fin de disminuir la variabilidad entre la magnitud de la biomasa y la producción, ambas matrices fueron transformadas mediante una relativización general por columna con la siguiente ecuación $(X_{ij}/(\sum X_j * p) \times 1/p)$ donde X_{ij} = al valor en el renglón i y la columna j y $p = 1$.

8.5.2 Análisis de agrupamiento

Una vez obtenidas la matriz de especies relativizada por columnas se utilizó el análisis de agrupamiento con la medida de distancia de Sorensen, también conocido como Bray-Curtis (Bray-Curtis, 1957), para medir el grado de similitud entre la abundancia, biomasa y producción de biomasa entre estaciones oceanográficas mediante un gráfico de dendrograma. Este análisis exploratorio permitió identificar las principales agrupaciones de estaciones con similar magnitud de abundancia, biomasa y producción de biomasa espacio-temporal que posteriormente permitirían identificar grupos funcionales (como variable categórica).

8.5.2 Escalamiento no-métrico multidimensional (ENMM)

Debido a que sospechaba que el modo de variabilidad más pronunciado serían los cambios estacionales en la biomasa y producción, un análisis de ENMM inicial sorprendentemente no mostró agrupación de las estaciones por crucero oceanográfico. Sin embargo, al incluir la definición de los grupos obtenidos mediante el análisis de agrupamiento previamente descrito como una variable categórica adicional se definió claramente la naturaleza de la agrupación de las estaciones oceanográficas y los gradientes ambientales en el análisis de ordenamiento (ENMM). Con este análisis a diferencia del análisis de agrupamiento es posible cuantitativamente identificar que variables ambientales influyen el modo de variabilidad de la magnitud de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *N. simplex*. De esta forma se identificaron los principales modos de

variabilidad en relación con los gradientes de las variables ambientales (McCune & Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002).

8.5.3 Comprobación de hipótesis mediante el Procedimiento de Permutación de Multi-Respuesta (PPMR)

Una vez identificados los principales modos de variabilidad de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* (componentes o ejes del ENMM) se probaron estadísticamente si existen diferencias significativas en la biomasa y producción de biomasa en distintos agrupamientos de estaciones oceanográficas mediante distintas hipótesis nulas (H_0) utilizando el Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR) (McCune & Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002). Esta es una prueba no-paramétrica por lo que no es necesario asumir que los datos biológicos tengan una distribución normal.

9. Resultados

9.1 Condiciones ambientales

Temperatura superficial del mar: Las imágenes de satélite de temperatura superficial del mar (TSM) promedio en el Golfo de California durante noviembre, enero y julio de 1998-2008 mostraron pronunciados cambios estacionales que claramente definen la representatividad de cada crucero oceanográfico como temporada de transición cálido fría (noviembre 2005), temporada fría (enero 2007) y temporada cálida (julio 2007) al compararlas con la misma escala de variabilidad (Fig. 5 A-I). La imagen sinóptica de temperatura superficial de noviembre 2005 mostró una variabilidad entre 21-26°C y anomalías de temperatura positivas (con respecto al promedio mensual de 1998-2008) en gran parte del golfo (Fig. 5 A, D, G). La TSM de enero 2007 fue homogéneamente baja con un intervalo de variabilidad relativamente pequeño (16-20°C) presentando anomalías negativas al

norte del golfo y anomalías positivas en la parte central del Golfo (Figura 5 B, E, H). La TSM en noviembre y enero mostraron un gradiente de variación latitudinal. En julio la TSM se incrementó sustancialmente (27-30°C) pero con un típico patrón de gradiente térmico longitudinal con mayores temperaturas a lo largo de la costa este del golfo. En julio 2007 se registraron anomalías de temperatura negativas al sur del golfo y las positivas al norte del golfo (Fig. 5 C, F, I). En las tres temporadas, la región de las Grandes Islas fue la zona relativamente más fría (Fig. 5 D-F). Noviembre se caracterizó por tener numerosas regiones con anomalías positivas comparadas con el promedio de 1998-2008. Mientras que en la parte central del golfo en enero y julio 2007 las anomalías fueron negativas, mientras que la región del Norte del Golfo tuvo temperaturas cercanas al promedio decadal.

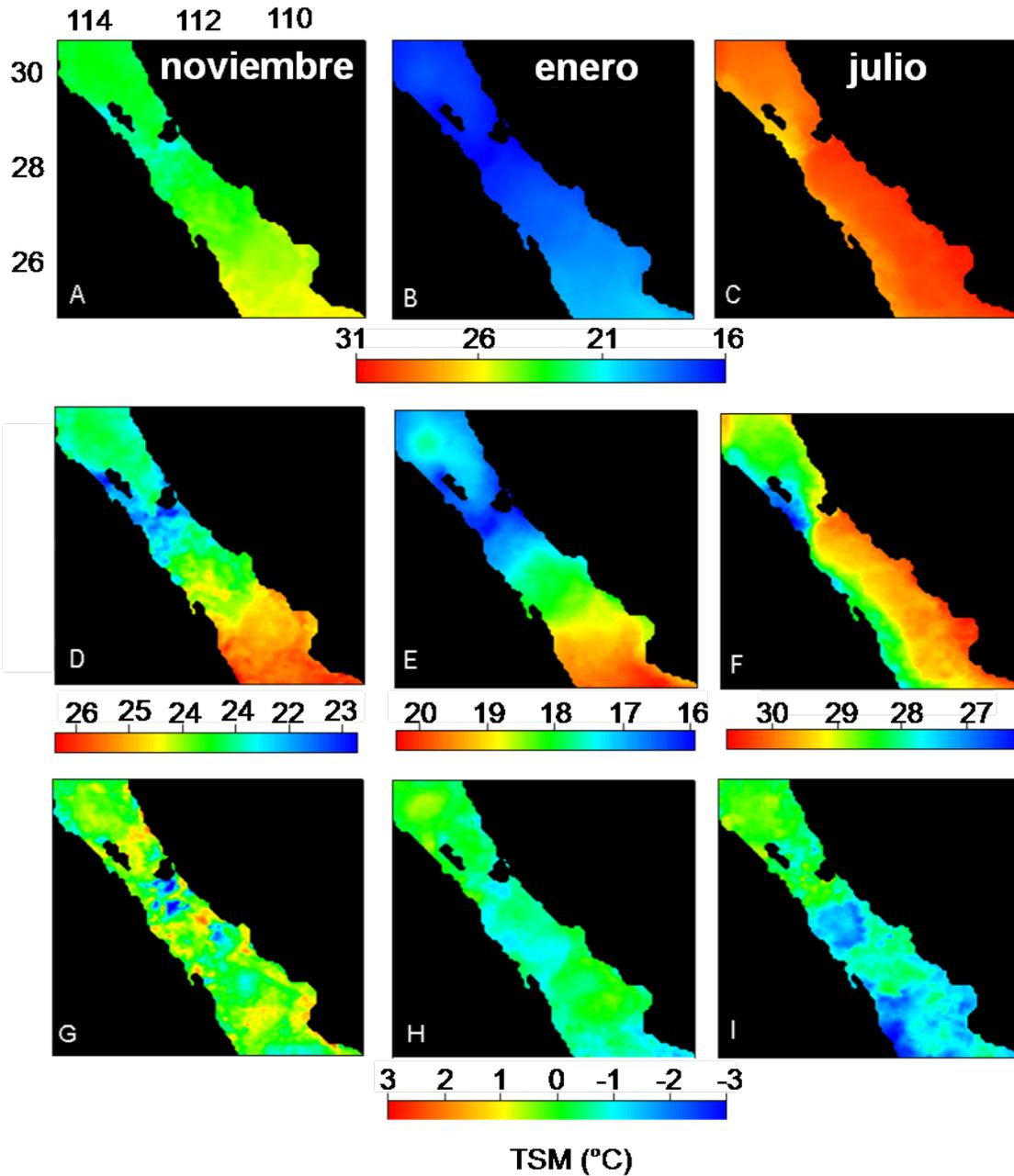


Figura 5. A-C) Temperatura superficial del mar promedio mensual de 10 años (1998-2008) estimado para los meses de noviembre, enero y julio. D-F) temperatura superficial sinóptica para los meses de cada crucero oceanográfico y G-I) anomalías de temperatura superficial del mar detectada en estos meses en relación de la temperatura promedio de los meses de 1998-2008. Figura cortesía de Robinson (datos sin publicar).

Zona mínima de oxígeno: Durante enero 2007 la zona mínima de oxígeno (ZMO) ($<1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) tuvo una profundidad promedio de 190 m. Las mayores profundidades de la ZMO se distribuyeron en la costa oeste del canal Salsipuedes hasta Bahía Concepción y Guaymas en la costa este del golfo (Fig. 6). En julio, la ZMO se detectó en promedio a 140 metros. Las mayores profundidades de la ZMO se registraron en la zona norte del golfo y en las Grandes Islas. Se detectó una zona hipóxica relativamente somera que se extendió desde el sur de Isla Tiburón hasta el norte de Guaymas (Fig. 6). La concentración de oxígeno disuelto en Noviembre 2005 fue medida únicamente hasta 75 m, en cuyo estrato no se detectaron concentraciones $<1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$ por lo que la ZMO probablemente estuvo ubicada entre 75 (profundidad máxima de muestreo) y 190 m (profundidad en enero) propio de un periodo de transición (Tremblay, 2008).

Profundidad de la capa de mezcla: La profundidad de la capa de mezcla (CM) fue significativamente más somera durante noviembre y julio que durante enero (Mann-Whitney, $p < 0.05$). La profundidad promedio de la CM durante noviembre fue de 30 m siendo más profunda al norte de Guaymas y frente a Bahía Concepción ($> 50 \text{ m}$) que en el resto del golfo ($< 40 \text{ m}$) (Fig. 7). En enero 2007 la profundidad promedio de la capa de mezcla fue de 95 m. Las mayores profundidades de la CM se distribuyeron a lo largo de la costa oeste del golfo (Fig. 7). En julio 2007 el grosor de la capa de mezcla promedio fue de 24 m siendo más somera en el suroeste en comparación con la costa oeste con excepción del sur de Isla Ángel de la Guarda, donde generalmente existen eventos de surgencias inducidas por vientos e intensas corrientes de marea durante todo el año y al norte de Isla Tiburón (Figs. 5 y 7).

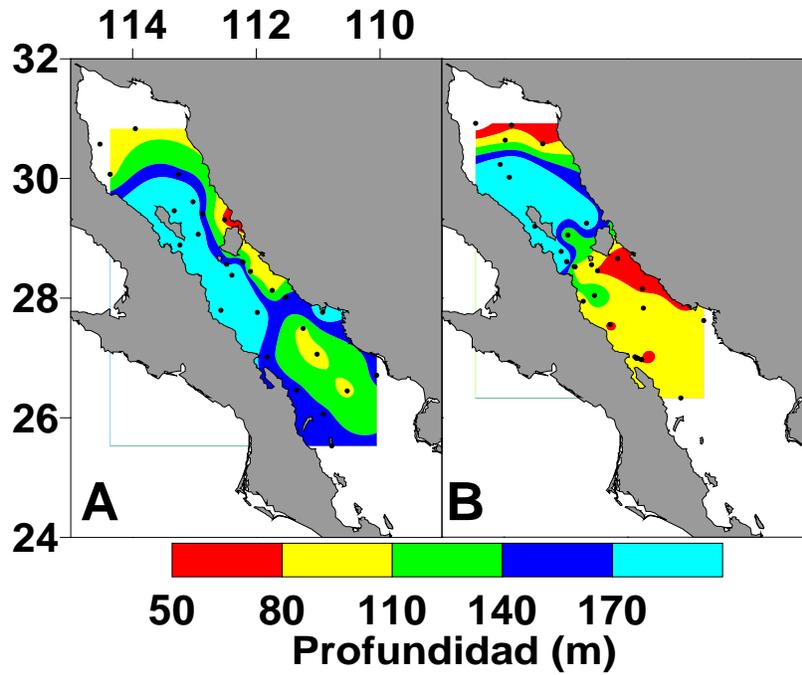


Figura 6. Profundidad de la Zona Mínima de Oxígeno ($<1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) en el Golfo de California durante A) enero y B) julio 2007.

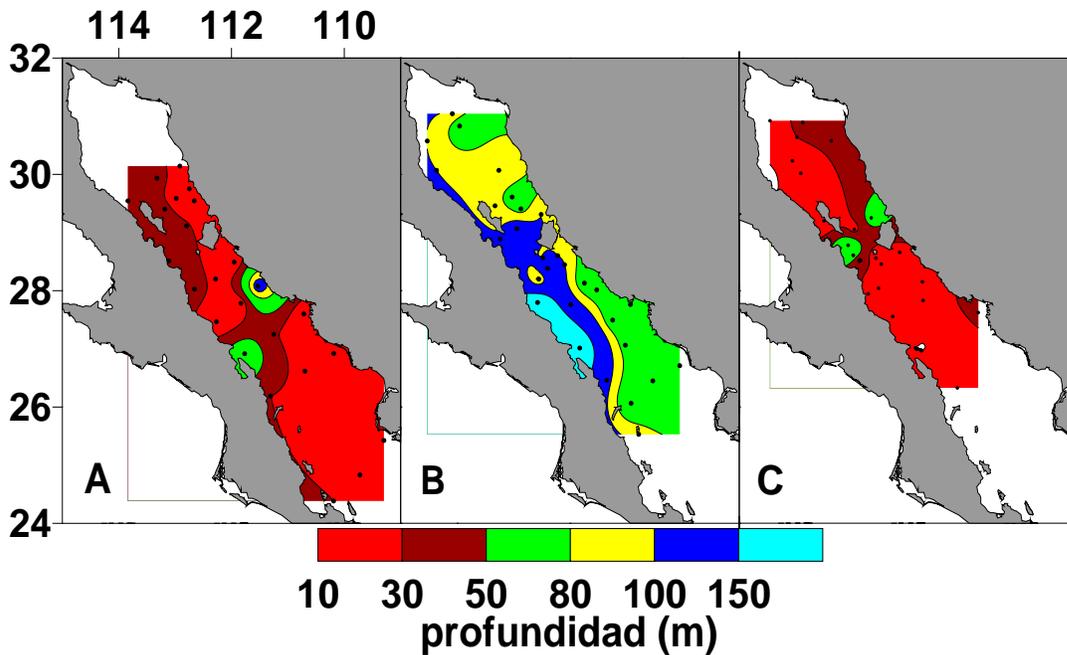


Figura 7. Profundidad de la capa de mezcla en el Golfo de California durante A) noviembre 2005, B) enero y C) julio 2007.

Concentración de clorofila en la primera profundidad óptica con imágenes de satélite y profundidad de la máxima concentración de clorofila-a:

Considerando los valores promedio mensuales de noviembre, enero y julio de 1998-2008 se detectó que noviembre y enero tiene la mayores concentraciones de clorofila-a en la costa este del golfo mientras que julio tiene las menores concentraciones, pero con sus máximas concentraciones en la costa oeste del golfo (Fig. 8 A-C). Durante noviembre 2005 se detectó una elevada concentración de clorofila-a a lo largo de la costa este del golfo, especialmente alrededor de Isla Tiburón, Guaymas y la porción más sureña del área de estudio, originados posiblemente por los procesos de surgencia costera y a las elevadas profundidades de la capa de mezcla alrededor de Isla Tiburón. Se detectaron anomalías positivas al sur del golfo (Fig. 8 A, D, G). La profundidad del pico máximo de clorofila-a en gran parte de golfo se registró en la superficie (0-5, 50% de las estaciones) y solo en el canal de Salsipuedes ubicado en la costa suroeste y en el sur del golfo el pico máximo de clorofila-a fue detectado en la capa entre 5 y 20 m (Fig. 9).

Durante enero la concentración de clorofila-a fue elevada en la zona de las Grandes Islas y a lo largo de la costa Este del golfo posiblemente asociado a eventos de surgencias costeras inducidas por viento. Se detectaron anomalías positivas al norte de las Grandes Islas (Fig. 8 B, E, H). El máximo de clorofila se detectó en promedio a los 28 m de profundidad. La región del Norte del Golfo y la costa oeste presentaron las concentraciones máximas de clorofila-a más profundas. La costa sureste del golfo presentó el máximo a profundidades relativamente menores en comparación con el resto del golfo (Fig. 9). Durante julio 2007 la concentración de clorofila superficial disminuyó considerablemente. Durante Julio 2007 se detectaron mayores concentraciones y anomalías positivas de concentración de clorofila alrededor de las Grandes Islas y a lo largo de la costa peninsular del golfo (Fig. 8 C, F, I). La profundidad del máximo de clorofila fue en promedio de 18 m. La mayor profundidad del máximo de clorofila-a se registró frente a Guaymas. En gran parte del Norte del Golfo y alrededor de las Grandes Islas el máximo se ubicó por arriba de los 20 m (Fig. 9). En todos los

meses analizados, la región con mayores concentraciones relativas de clorofila fue la región de las Grandes Islas (Fig. 8 D-F).

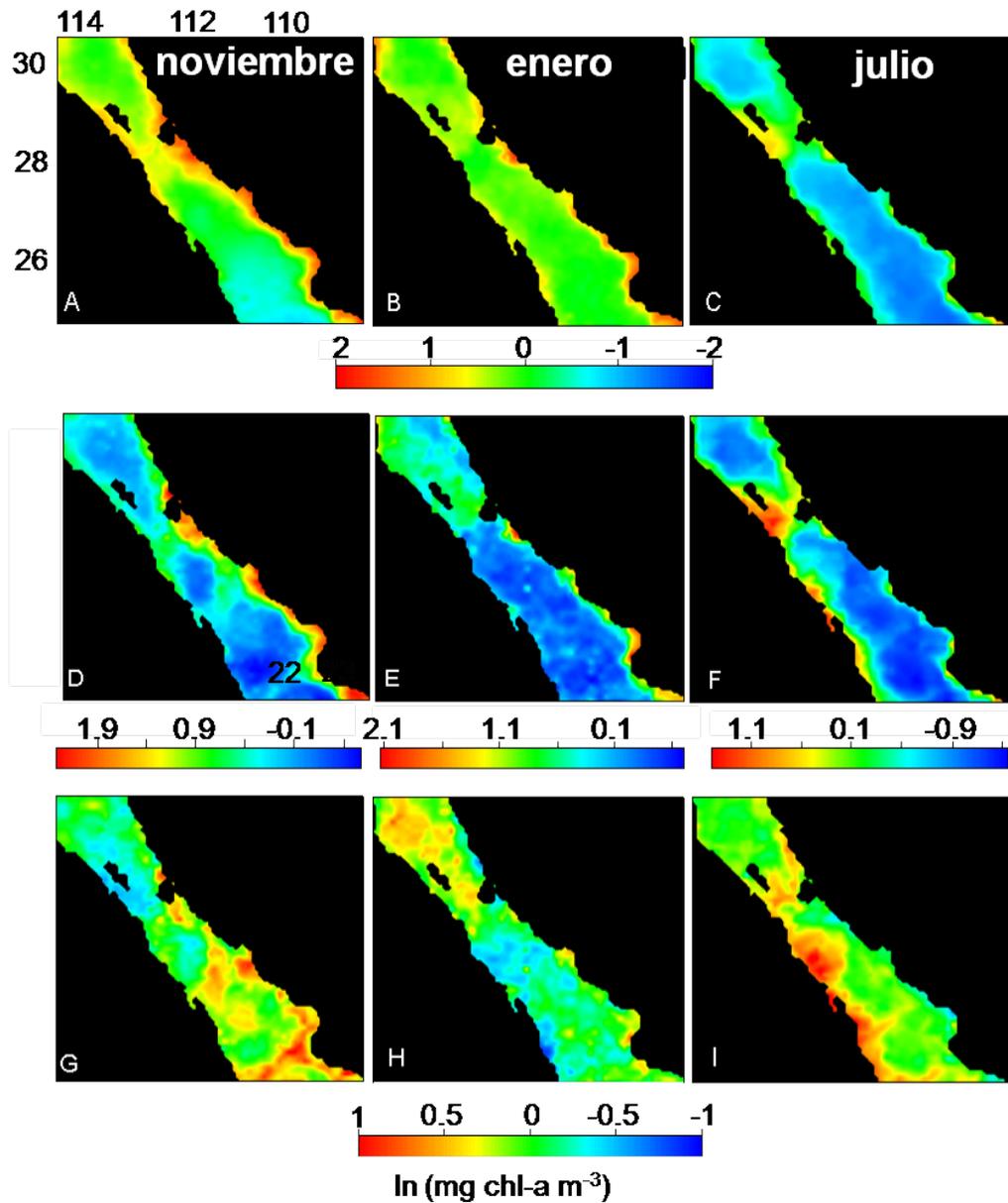


Figura 8. A-C) Concentración promedio de clorofila en la capa de la primera profundidad óptica estimada para los meses de noviembre, enero y julio de 10 años (1998-2008), D-F) Concentración sinóptica de noviembre 2005, enero y julio 2007 y G-I) anomalías de concentración de clorofila-a de los meses donde se realizaron los cruceros. Figura cortesía de Robinson (datos sin publicar).

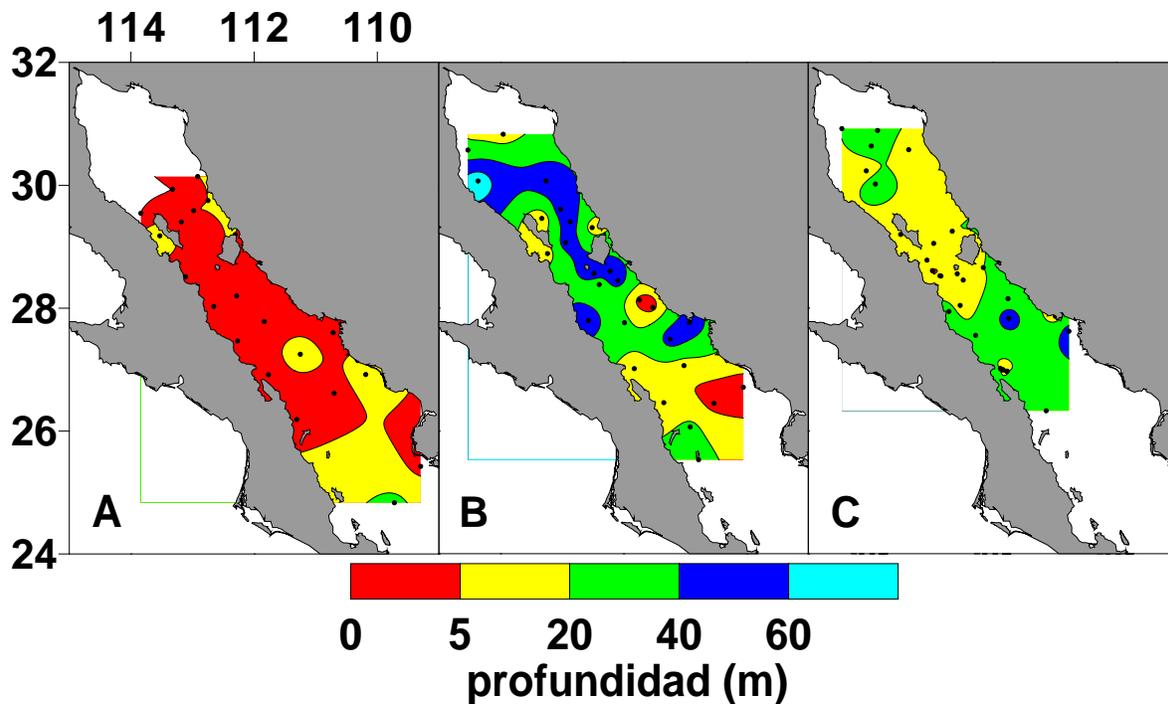


Figura 9. Profundidad de la concentración máxima de clorofila-a en el Golfo de California medida en los primeros 100 m de profundidad durante A) noviembre 2005, B) enero y C) julio 2007.

9.2 Distribución de la abundancia y biomasa de juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex*.

La abundancia y biomasa fue estimada hasta una profundidad máxima de 230 metros que es la profundidad máxima que entra la red bongo con 300 m de cable filado y 45° de ángulo del cable. Durante los tres cruceros, la abundancia de *N. simplex* fue numéricamente dominada por los juveniles (< 76% de la abundancia, 6-8.9 mm de longitud total) (Fig. 10). Sin embargo, en términos de biomasa, durante noviembre la biomasa de *N. simplex* fue dominada por los juveniles en relativamente menor proporción (59%) y en julio los juveniles únicamente aportaron el 30% de la biomasa. Durante enero los adultos de 12 mm de longitud total aportaron mayor biomasa (Fig. 10). Durante julio 2007 los juveniles dominaron la abundancia pero los adultos fueron los que aportaron en mayor magnitud la biomasa poblacional (Fig. 10).

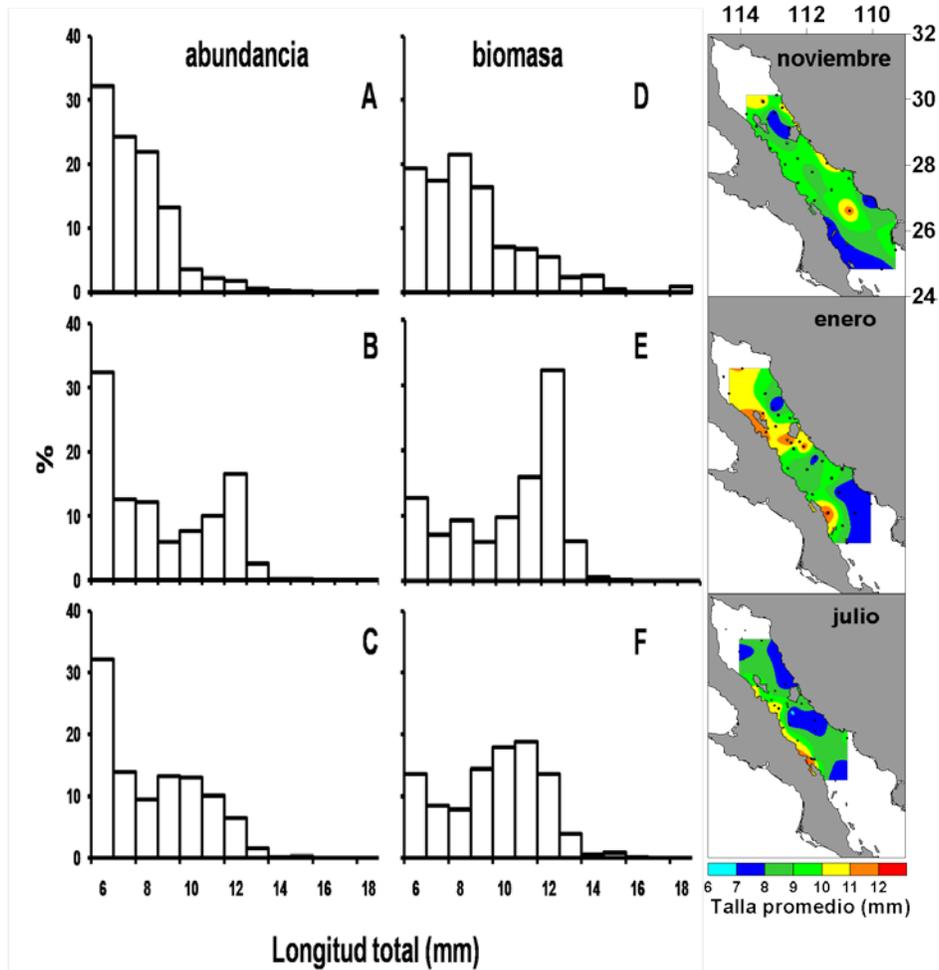


Figura 10. Mapas de distribución de la longitud total promedio e histogramas de frecuencia de la abundancia y biomasa expresada en peso seco en función de la longitud total de de *Nyctiphanes simplex* capturados con la red Bongo (500 μm) en el Golfo de California durante A, D) noviembre 2005, B, E) enero y C, F) julio 2007. Los juveniles tuvieron un intervalo de longitudes totales entre 6 y 8.9 mm aunque existieron casos extremos de hembras ovígeras de 7 mm.

Durante noviembre 2005 los juveniles se distribuyeron principalmente al noroeste del Golfo con elevadas concentraciones (>1000 ind. 1000 m^{-3}). Elevadas abundancias de adultos de *N. simplex* se localizaron al norte de la Isla Tiburón (>1000 ind. 1000 m^{-3}). Los juveniles ($100-999$ ind. 1000 m^{-3}) y adultos se distribuyeron a lo largo de la costa occidental (alrededor de Isla Ángel de la

Guarda, Bahía San Carlos, frente a Bahía Concepción y Loreto) (Fig. 11 A-C). En enero 2007 se detectaron centros de distribución con densidades elevadas en la zona norte del golfo, alrededor de Isla Ángel de la Guarda, Isla Tiburón y Guaymas (> 1000 ind. 1000 m^{-3}). La abundancia de *N. simplex* disminuyó considerablemente hacia el sur y en la costa occidental del golfo (Fig. 11 D-F). Durante julio 2007 la abundancia de juveniles y adultos disminuyó en gran parte del Norte del Golfo y zona de las Grandes Islas (100-999 ind. 1000 m^{-3}). La región de Guaymas presentó elevada abundancia de juveniles y Bahía San Carlos y el Norte del Golfo elevada abundancia de adultos (> 1000 ind. 1000 m^{-3}). El resto del área de estudio presento abundancias < 99 ind. 1000 m^{-3} (Fig. 11 G-I).

En noviembre la distribución de la biomasa de los juveniles y adultos de *N. simplex* mostró zonas con biomasa > 1000 mg PS 1000 m^{-3} al norte de la Isla Tiburón principalmente sobre la costa oriental y con biomásas 100-999 mg PS 1000 m^{-3} al rededor de la Isla Ángel de la Guarda, Guaymas y sur del área de estudio. El resto del golfo presento biomásas < 99 mg 1000 m^{-3} (Fig. 12 A-C). En enero las regiones con biomasa de juveniles y adultos de *N. simplex* > 1000 mg PS 1000 m^{-3} se localizaron en el norte del golfo, Grandes Islas y Guaymas. La biomasa de *N. simplex* 100-999 mg PS 1000 m^{-3} se distribuyó a lo largo de la costa occidental frente a Bahía San Carlos y Bahía Concepción (Fig. 12 D-F). Durante julio las zonas con biomasa >1000 mg PS 1000 m^{-3} se distribuyeron la porción central del norte del golfo, Bahía San Carlos y Guaymas siendo los adultos los que contribuyeron con mayor magnitud en la biomasa total. Las regiones con biomasa entre 100-999 mg PS 1000 m^{-3} se distribuyeron en la costa occidental del golfo. Por ultimo baja o nula biomasa se distribuyó en la costa oriental del golfo (Fig. 12 G-I).

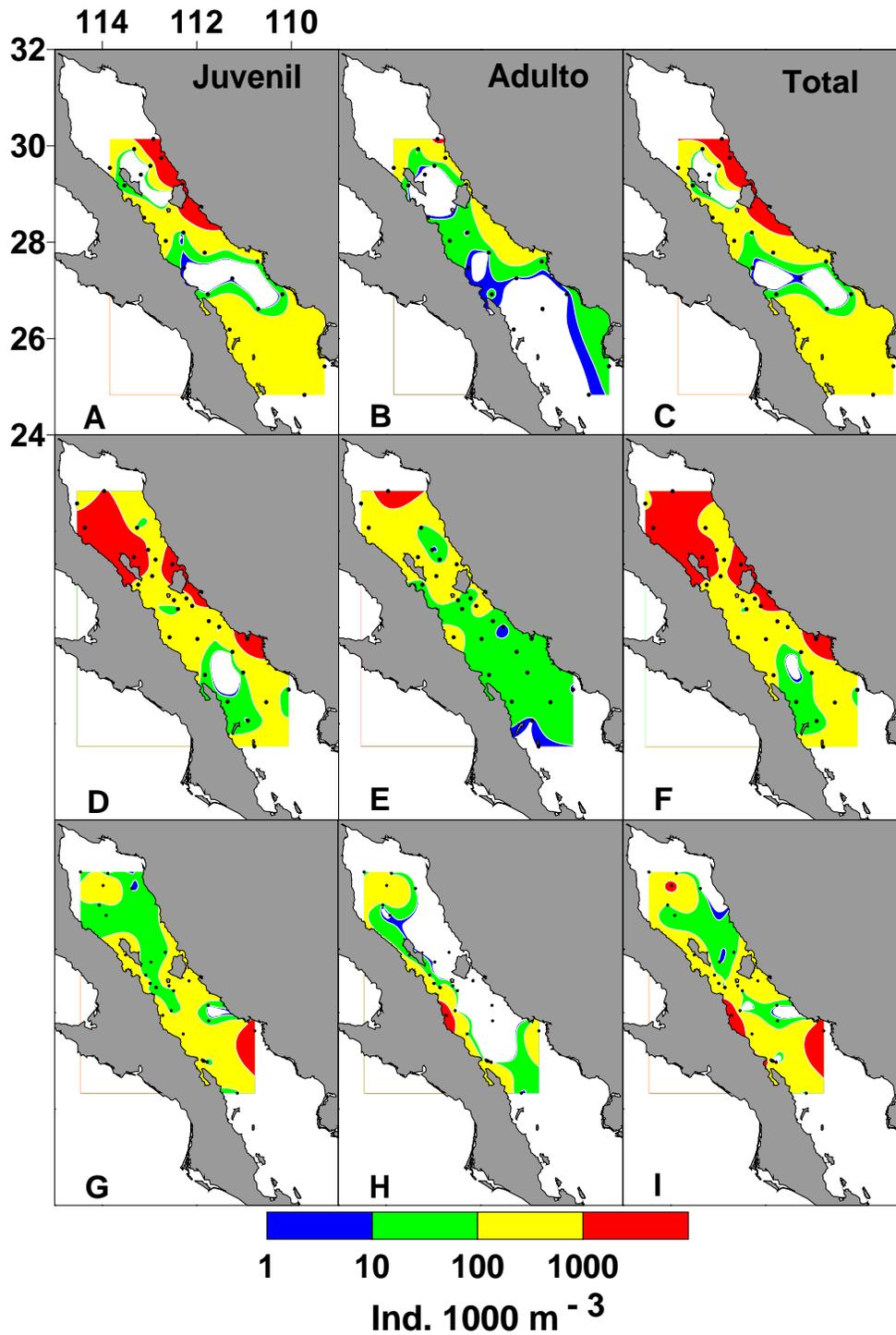


Figura 11. Distribución de la abundancia (ind. 1000 m⁻³) de juveniles y adultos de *N. simplex* durante A-C) noviembre 2005, D-F) enero y G-I) julio 2007.

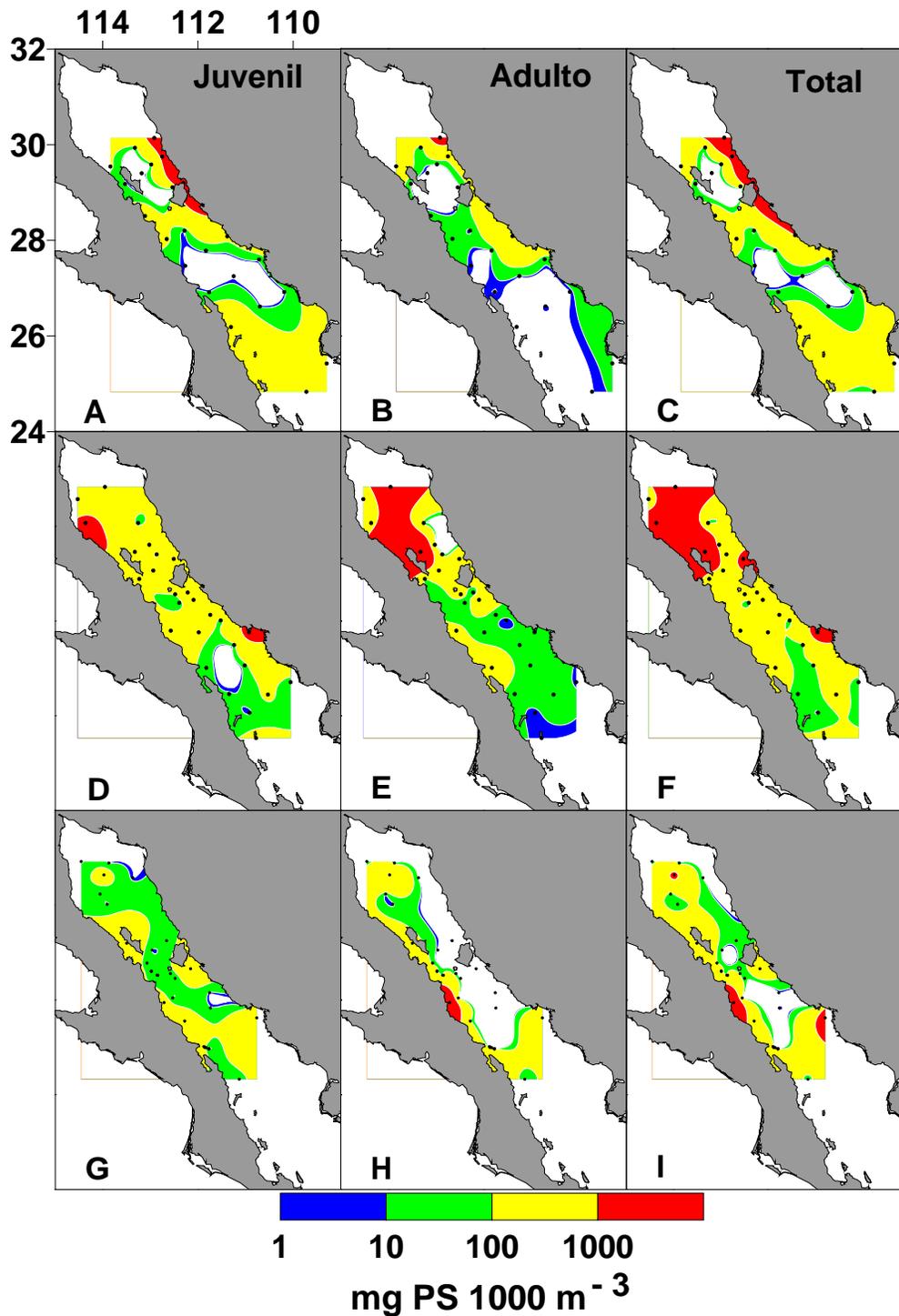


Figura 12.- Distribución de la biomasa de juveniles y adultos de *N. simplex* expresada en peso seco (mg PS 1000 m⁻³) durante A-C) noviembre 2005, D-F) enero y G-I) julio 2007.

9.3 Tasas vitales

9.3.1 Periodo de intermuda

La distribución de frecuencias del periodo de intemuda (PIM) de los juveniles y adultos (ambos sexos) de *N. simplex* mostraron una mediana y moda de 5 días (intervalo 3-7 días) para enero 2007 y de 3 días (intervalo 2-8 días) en julio 2007 (Figura 13 A). Debido al reducido número de experimentos realizados en noviembre 2005 no fue posible calcular un valor de mediana del PIM para ese mes, de esta forma sólo se estimó un PIM de 4 días (n= 28) como mediana de todos los valores de PIM observados en enero y Julio.

Estas medianas de PIM se utilizaron para estimar la tasa de crecimiento somático y producción de mudas de juveniles y machos adultos para cada crucero oceanográfico. Aunque las hembras no ovígeras pueden tener un PIM similar al de machos debido a que la mayor parte de las hembras ponen de una (PIP de 26 días) a cuatro puestas (PIP 7 días) de huevos por mes, el periodo de intermuda de las hembras ovígeras debe ser mayor al periodo de interpuesta. Lo anterior está relacionado con que una hembra ovígera raramente puede mudar antes de liberar los embriones de su saco ovígero (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005). Por lo tanto, se consideró que las hembras de *N. simplex* > 7 mm que es la hembra ovígera más pequeña observada tuvieron un PIM promedio de 10 días (Gómez-Gutiérrez *et al.*, en prensa b).

9.3.2 Tasa instantánea de crecimiento

A pesar de que se hicieron incubaciones de eufáusidos de hasta 8 días, para minimizar el posible efecto del cautiverio y ayuno en la tasa instantánea de crecimiento (TIC) se utilizaron únicamente datos de TIC de los eufáusidos que mudaron en las primeras 48 h de incubación. El incremento de la tasa instantánea de crecimiento en función de la longitud total fue significativamente mayor durante

enero que los estimados durante noviembre y julio (Kruskal-Wallis, $P < .05$). Independientemente de la temporada de muestreo parte de los eufáusidos incubados no crecieron cuando mudaron con tasa de crecimiento igual a 0 (noviembre 23%, enero 3% y julio 22%). La proporción de animales con tasa de crecimiento < 0 (que disminuyeron su longitud) y por lo tanto su biomasa fue en noviembre 30%, enero 21% y julio 30% (Fig. 13 B). Esto indica que aunque en los tres meses una proporción de la población de *N. simplex* no crece o se encoge, las relativamente mejores condiciones ambientales para la producción de biomasa por crecimiento somático fueron detectadas en enero con 76% de la población mostrando tasas de crecimiento positivas (Fig. 13 B).

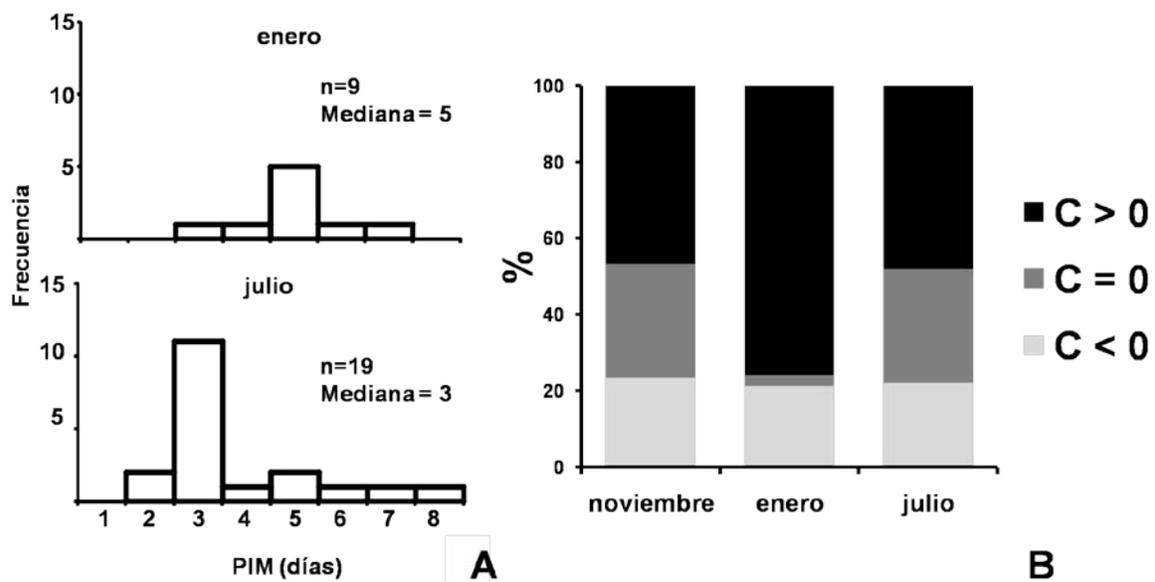


Figura 13. A) Distribución de frecuencia del periodo de intermuda estimado en enero y julio 2007 y B) porcentaje de eufáusidos con tasa de crecimiento positiva (> 0), cero (0) y negativa (< 0) durante noviembre 2005, enero y julio 2007 (incubaciones ≤ 48 h).

Las tasas instantáneas de crecimiento (TIC) en función en la longitud total de los eufáusidos se ajustaron a un modelo potencial para cada mes de muestreo. Las tasas instantáneas de crecimiento fueron mayores en los eufáusidos

pequeños y disminuyó paulatinamente al aumentar la talla de los animales. Durante enero las TIC fueron mayores que las observadas durante noviembre y julio posiblemente asociados con la temperatura y disponibilidad de alimento (Fig. 14). La relación potencial entre la longitud total y la tasa instantánea de crecimiento de cada mes se utilizaron para estimar las tasas de producción por crecimiento somático para todos los organismos recolectados en cada mes (Tabla 1).

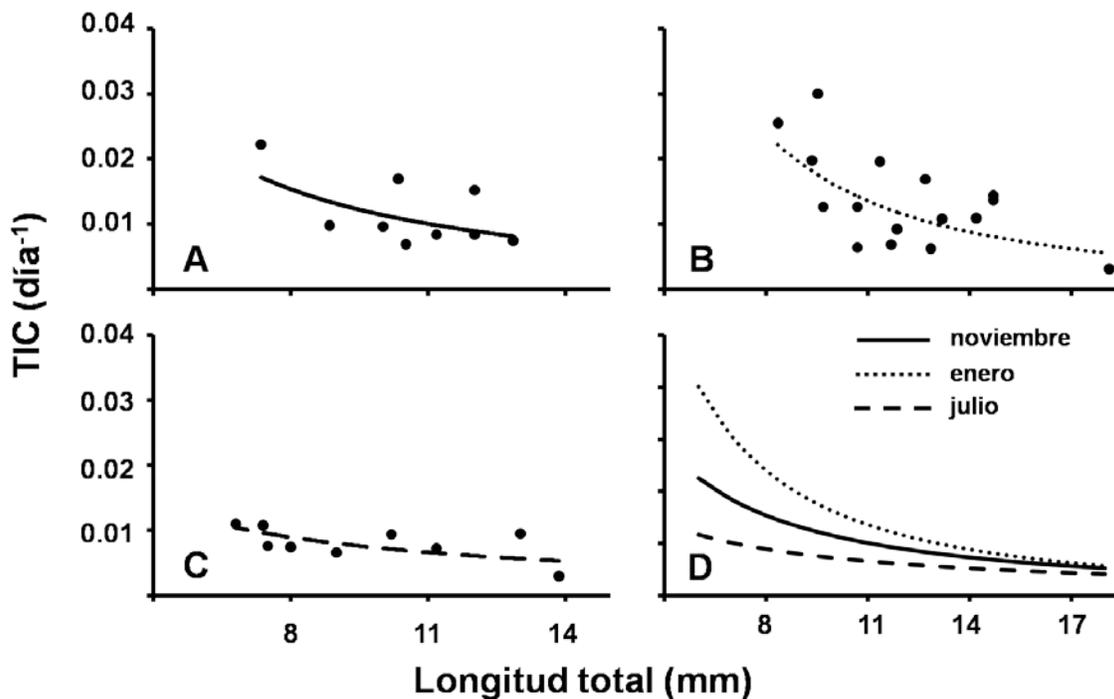


Figura 14. Tasas instantáneas de crecimiento de juveniles y adultos de *N. simplex* observadas en incubaciones a bordo del buque ajustadas a un modelo de regresión potencial. Organismos capturados durante A) noviembre 2005, B) enero, C) julio 2007 y. D) Comparación de la tasa instantánea de crecimiento promedio dependiente de la longitud total retro calculada con el modelo potencial para cada mes.

Tabla 1.- Ecuaciones del modelo potencial ajustado a la tasa instantánea de crecimiento (TIC) de animales incubados a bordo del B/O El Puma durante los cruceros realizados en el Golfo de California.

Mes	TIC (día ⁻¹)	R ²
noviembre 2005	$TIC = 0.2469(LT^{-1.335})$	0.3219
enero 2007	$TIC = 0.9977(LT^{-1.792})$	0.3891
julio 2007	$TIC = 0.0631(LT^{-0.94})$	0.3807

9.4 Tamaño de puesta y abundancia de hembras.

Las hembras con longitud total < 10 mm tuvieron un tamaño de puesta promedio < 40 huevos hembra⁻¹. El máximo tamaño de puesta promedio fue producido por hembras de 12 mm de longitud total (55 huevos hembra⁻¹) (Fig. 15 A). Sin embargo, aunque el tamaño de puesta es directamente proporcional con la longitud total (LT) de las hembras ($r^2 = 0.4114$, $p < 0.05$, $TP = -52.30 + 8.33 \times LT$ mm), también se observó una mayor desviación estándar en el número de huevos puesto por las hembras más grandes (Fig. 15 B).

En noviembre las hembras (ovígeras y no ovígeras) se distribuyeron con abundancias > 1000 hembras 1000 m⁻³ al norte de Isla Tiburón y de 100-999 hembras 1000 m⁻³ al norte de la Isla Ángel de la Guarda y en la región entre Isla Tiburón y Guaymas (Fig. 15 C). Durante enero 2007 la mayor abundancia de hembras (> 1000 hembras 1000 m⁻³) se ubicó al norte del golfo con un gradiente de disminución hacia el sur con abundancias moderadas (100-999 hembras 1000 m⁻³) al norte de isla Tiburón y frente a Guaymas (Fig. 15 C). Durante julio la abundancia de hembras disminuyó considerablemente registrándose densidades 99-999 hembras 1000 m⁻³ en el norte del golfo, Bahía San Carlos y frente de Bahía Concepción. La abundancia de hembras en la costa este del golfo fue muy baja o

nula en algunas estaciones de muestreo con un centro de distribución (< 99 hembras 1000 m^{-3}) frente a Guaymas (Fig. 15 C).

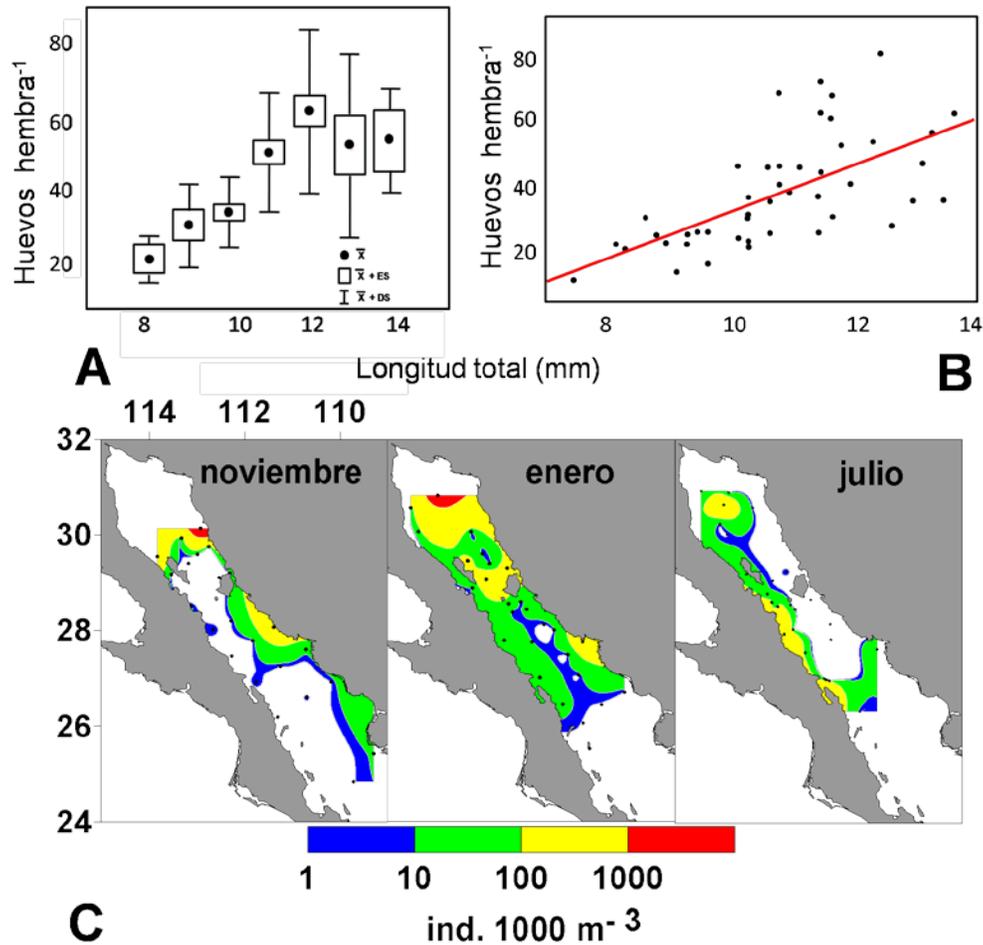


Figura 15. (A) Promedio (círculos negros), error estándar (cajas) y desviación estándar (líneas) del tamaño de puesta de *N. simplex* por intervalo de longitud total de las hembras recolectadas con red Bongo ($500\ \mu\text{m}$), B) relación del tamaño de puesta con la longitud total de las hembras y c) distribución de la abundancia de hembras en el Golfo de California.

9.5 Producción de biomasa

Durante noviembre 2005 se registro una producción por crecimiento somático entre 0.001 y 0.009 $\text{mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$. Esta se distribuyó al norte y sur de Isla Tiburón mientras que en el resto del golfo se registró una producción baja en la mayoría de las estaciones ($< 0.001 \text{ mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$) y un núcleo al centro del golfo sin valores de producción (Fig. 16 A). Durante enero altas tasas de producción por crecimiento somático ($> 0.1 \text{ mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$) se localizaron entre el norte del golfo y norte de la Isla Ángel de la Guarda. La producción por crecimiento somático 0.01-0.09 $\text{mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$ se distribuyó alrededor de las Grandes Islas, el resto del gofo presentó producción por crecimiento somático $< 0.001 \text{ mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 16 B). En julio la producción por crecimiento somático 0.09-0.01 se distribuyó frente a Bahía San Carlos, la producción por crecimiento somático disminuyó en el resto del área del estudio ($< 0.001 \text{ mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$) (Fig. 16 C).

Durante noviembre las tasas de producción de biomasa por mudas 0.01-0.09 $\text{m}^{-3} \text{d}^{-1}$ se ubicaron al norte y sur de Isla Tiburón disminuyendo hacia el sur (Fig. 16 D). Durante enero las regiones con tasas de producción de biomasa por mudas 0.01-0.09 $\text{m}^{-3} \text{d}^{-1}$ se distribuyeron al norte del golfo y Grandes Islas, de nuevo mostrando un gradiente de disminución hacia el sur (Fig. 16 E). Durante julio, el patrón de distribución de las tasas de producción por mudas fue semejante al de crecimiento somático con producciones 0.01-0.09 $\text{mg m}^{-3} \text{d}^{-1}$ en la parte central del Norte del Golfo, Bahía San Carlos, Frente a Bahía Concepción y Guaymas. El resto del golfo presentó tasas de producción de biomasa por mudas $< 0.001 \text{ m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 16 F).

Durante noviembre las tasas de producción de huevos 0.01-0.09 $\text{mg PS m}^{-3} \text{d}^{-1}$ se distribuyeron al norte de Isla Tiburón y norte de Guaymas y producciones $< 0.009 \text{ mg PS m}^{-3} \text{d}^{-1}$ en el resto del golfo (Fig. 16 G). En enero la producción de huevos 0.01-0.09 $\text{mg PS m}^{-3} \text{d}^{-1}$ se distribuyó en el Norte del golfo, alrededor de la Isla Ángel de la Guarda y norte de Isla Tiburón (Fig. 16 H). Durante julio la

producción de huevos $0.01-0.09 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ se distribuyó en Bahía San Carlos y en el centro del Norte del Golfo (Fig. 16 F).

La producción de biomasa total de juveniles y adultos (integrando los tres procesos: crecimiento, mudas y huevos) durante noviembre 2005 fue $> 0.1 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ al norte de Isla Tiburón. La producción total $0.01-0.09 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ se distribuyó frente al norte de las Grandes Islas y porción noreste hasta Guaymas. La producción total $< 0.009 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ se distribuyó en el resto del golfo (Fig. 16 G). Durante enero 2007 la producción de biomasa total se incrementó sustancialmente principalmente en la parte del Norte del Golfo y alrededor de la Isla Ángel de la Guarda ($> 0.1 \text{ mg m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). La porción noreste de la costa oriental, Norte del Golfo, Bahía San Carlos y frente a Bahía Concepción mostró tasas de producción total $0.01-0.09 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. En el resto del área de estudio tuvo valores $< 0.009 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 16 K). Durante julio 2007 las tasas de producción de biomasa total disminuyeron considerablemente con valores $0.01-0.09 \text{ mg PS m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en el Norte del Golfo, Bahía San Carlos y frente a Guaymas (Fig. 16 L). Durante noviembre y enero la producción total de *N. simplex* mostró un gradiente latitudinal con tendencia de disminución de norte a sur. Durante julio la producción de biomasa de *N. simplex* mostró un gradiente longitudinal decreciente de la costa oeste a la costa este, con excepción de la zona de Guaymas con relativamente alta producción total (Fig. 16 L).

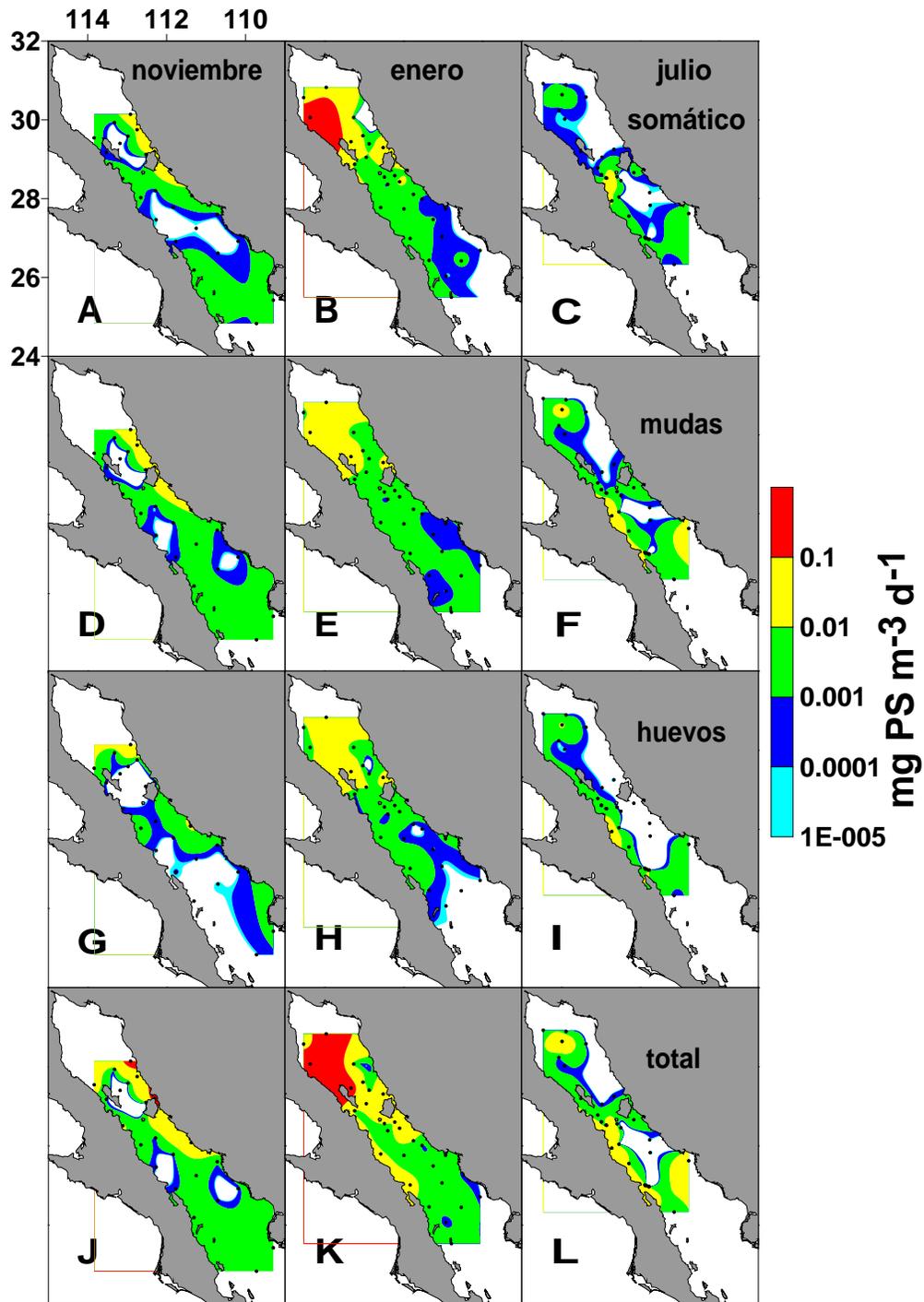


Figura 16. Distribución de la producción de biomasa de *Nyctiphanes simplex* (juveniles y adultos) por A-C) crecimiento somático, D-F) mudas, G-I) huevos y J-L) producción total de los tres componentes en el Golfo de California durante noviembre 2005, enero y julio 2007.

9.6 Análisis de agrupamiento

El análisis de agrupamiento (de similitud de Bray-Curtis) formó cuatro grupos de estaciones oceanográficas con un criterio de agrupación de 55 % de similitud (Fig. 17). Contrario a lo esperado no se detectaron grupos que indiquen variaciones estacionales (entre cruceros). Los grupos se separaron de acuerdo a la magnitud de las tasas de producción regional, con valores promedio de abundancia biomasa y producciones moderadas en el grupo 1, valores altos en el grupo 2, bajos y muy bajos para el grupo 3 y 4, respectivamente (Tabla 2 y 3, Fig. 17).

9.7 Variabilidad de la biomasa y producción de biomasa en función de los gradientes de las condiciones ambientales

El análisis multivariado de Escalamiento No-Métrico Multi-dimensional (ENMM) mostró un pronunciado traslape de estaciones entre meses de muestreo, por lo que sorpresivamente no hubo agrupamiento coherente en función de la variabilidad estacional de las condiciones ambientales. El NMDS retroalimentado con los grupos formados por el análisis de agrupamiento (adicionada como variable categórica en la matriz ambiental) separó claramente las estaciones con elevada abundancia, biomasa y producción de biomasa en función de los gradientes ambientales. Esto quiere decir que las tasas de producción de biomasa en función de las condiciones ambientales no variaron significativamente con los cambios estacionales, sino que *N. simplex* tiene relativamente altas, intermedias o bajas tasas de producción de biomasa en condiciones ambientales específicas que varían de posición geográfica a lo largo de las temporadas del año.

La tabla 4 muestra el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson-Kendall (R) de la asociación entre la ordenación entre las distancias y la distancia original en el espacio n-dimensional para las variables ambientales registradas. La prueba de Monte Carlo muestra con una probabilidad $p < 0.05$ que

el nivel de estrés final < 10 de la solución de la ordenación con dos ejes fue significativamente distinta de la que pudiera ser estimada aleatoriamente.

El análisis multivariado mostró el $r^2 = 0.718$ para el primer eje y $r^2 = 0.026$ para el segundo eje, explicando aproximadamente el 74% de la variabilidad total de la producción de biomasa de *N. simplex* es explicada por estos dos componentes (Tabla 4). La figura 18 muestra la distribución de los cuatro grupos formados por el análisis de agrupamiento sobre el primer eje, los vectores indican que la variabilidad de la biomasa y tasas de producción de biomasa de *N. simplex* estuvieron directamente relacionadas en orden decreciente con la profundidad de la capa de mezcla, de manera inversa con la profundidad del fondo marino (hábitat nerítico vs. oceánico), directamente relacionada con la concentración del pigmento accesorio alloxantina y en menor magnitud directamente relacionada con la profundidad del pico máximo de clorofila indicando una mayor disponibilidad de alimento en estratos más profundos (Tabla 4). El segundo eje indicó que la variabilidad de la abundancia, biomasa y tasas de producción de biomasa de *N. simplex* estuvo directamente relacionada con la biomasa de zooplancton y la concentración del pigmento accesorio de alloxantina y en menor magnitud inversamente relacionada con la profundidad del fondo marino, pico máximo de clorofila-a y concentración de clorofila-b (Tabla 4).

La biomasa y tasas de producción de biomasa de *N. simplex* estuvieron altamente agregadas con respecto a la ordenación multidimensional en relación a los gradientes ambientales ya que se está analizando las variaciones intra-específicas e indicando el considerable grado de asociación entre los tres procesos de producción (crecimiento somático, mudas y huevos) de esta especie. Como era de esperarse la producción total estuvo determinada en gran medida por la magnitud de la producción por crecimiento somático de juveniles y adultos. La biomasa total y abundancia total de los juveniles y las tasas de producción de muda y producción de huevos estuvieron relativamente más cercanamente asociadas a la abundancia y biomasa de adultos (Fig. 18).

Tabla 2. Valores promedio (Prom), error estándar (ES) e intervalo de las variables de abundancia, biomasa y producción de los juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex* y de las variables ambientales en cada uno de los cuatro grupos formados con el análisis de agrupamiento de Sorensen.

	Grupo 1			Grupo 2			Grupo 3			Grupo 4		
	Prom	ES	Intervalo	Prom	ES	Intervalo	Prom	ES	Intervalo	Prom	ES	Intervalo
Abundancia												
Juveniles	327.8	52.3	3.3- 987.3	2076.3	542.9	81.5-8492.5	37.1	8.3	0-148.9	10.1	2.5	4-23.4
Adultos	59.4	11.3	0-213.6	618.3	166.4	39.255.7	4.8	1.6	0-17.1	0	0	0-0
Hembras	32.2	8.1	0-145.3	416.3	141.7	0-2134.2	0.8	0.5	0-6.1	0	0	0-0
Total	387.3	51.9	3.3-1000	2694.7	519.9	362.9-8598.7	41.9	7.9	13.4-148.9	10.1	2.5	4-23.47
Biomasa												
Juveniles	182.8	28.5	0-485.6	853.4	240.0	31.7-4042.8	13.8	2.1	0.6-28.4	3.5	0.8	0.6-6.2
Adultos	77.5	15.5	0-290	1099.5	284.9	34.6-4096	4.0	1.3	0-13.24	0	0	0-0
Total	260.3	31.0	2.8-616.7	1952.9	338.4	419.2-5097.6	17.9	2.0	0.6-33.3	3.5	0.8	0.6-6.2
Crecimiento Somático												
Juveniles	0.0018	0.0004	0-0.009	0.0289	0.0155	0-0.26	0.00014	0.00003	5E-6-0.0003	3E-05	1E-05	5E-6-1E-4
Adultos	0.0004	0.0001	0-0.003	0.0137	0.0056	0.0008-0.077	0.00003	0.00001	0-0.00019	1E-06	1E-06	0-9E-6
Total	0.0022	0.0004	0.00001-0.009	0.0426	0.0198	0.0008-0.34	0.00017	0.00003	5E-6-0.0005	3E-05	1E-05	5E-6-1E-4
Producción												
Mudas	0.0035	0.0004	0.0005-0.01	0.0243	0.0050	0.0005-0.061	0.00025	0.00003	1E-5-0.0004	6E-05	2E-05	1E-5-1E-4
Huevos	0.0015	0.0003	0-0.007	0.0188	0.0053	0-0.077	0.00003	0.00001	0-0.00018	0	0	0-0
Total	0.0072	0.0008	0.001-0.01	0.0857	0.0226	0.003-0.37	0.00045	0.00005	1E-5-0.0007	9E-05	2E-05	1E-5-1E-4

Tabla 3. Valores promedio (Prom), error estándar (ES) e intervalo de las variables ambientales en cada uno de los cuatro grupos formados con el análisis de agrupamiento.

	grupo 1			grupo 2			grupo 3			grupo 4		
	X	ES	intervalo	X	ES	Intervalo	X	ES	intervalo	X	ES	Intervalo
Temperatura (°C)	18.5	0.5	14.5-24.2	18.1	0.7	15.1-23.6	19.7	0.7	15.04-25	19.3	0.6	16.9-21.23
Profundidad (m) de:												
Capa de mezcla	61.9	9.7	8-200	59.9	8.5	16-121	42.1	9.8	10-150	27.9	7.9	13-65
Máximo de clorofila a	17.1	3.2	0-50	23.8	5.6	0-75	16.2	4.5	0-50	12.9	4.6	0-30
La estación	582.9	104.0	50-1800	180.6	31.0	50-400	474.1	99.6	75-1500	267.9	76.1	75-600
Capa de mínimo Oxígeno	136.6	11.4	50-300	118.6	14.9	50-300	131.0	14.7	75-300	140.5	29.2	75-300
Biomasa de zooplancton (ml L ⁻¹)	205.7	27.1	0-496.7	265.3	28.6	60.9-424.3	248.7	48.9	48.7-705.1	202.1	72.3	50-529.2
Saturación de oxígeno (%)	51.4	2.8	30.1-80.7	52.6	4.4	30.2-89.4	55.4	4.6	29.2-80	44	6	29.7-67.375
Concentración integrada de pigmentos (mg m ⁻²)												
Clorofila-a	42.5	4.4	8.5-81	51.4	11.5	5.1-193.6	36.4	6.7	7.7-102.5	41.3	7.8	10.7-74.1
Alloxantina	1.0	0.2	0-4.9	1.1	0.3	0-5.03	0.6	0.2	0-2.47	0.5	0.3	0-2.05
Zeaxantina	0.9	0.2	0-3.5	1.2	0.3	0.02-4.9	1.0	0.2	0.07-2.4	1.3	0.3	0.3-2.4
Clorofila-b	4.7	0.8	0.5-16.4	3.6	0.5	0.07-9.35	3.1	0.6	0.2-9.02	2.9	0.8	0.9-7.5
Fucoxantina	13.1	2.3	1.1-48.2	19.0	7.4	0.5-126	11.6	2.9	0.6-34.2	11.7	4.3	0.8-31.5

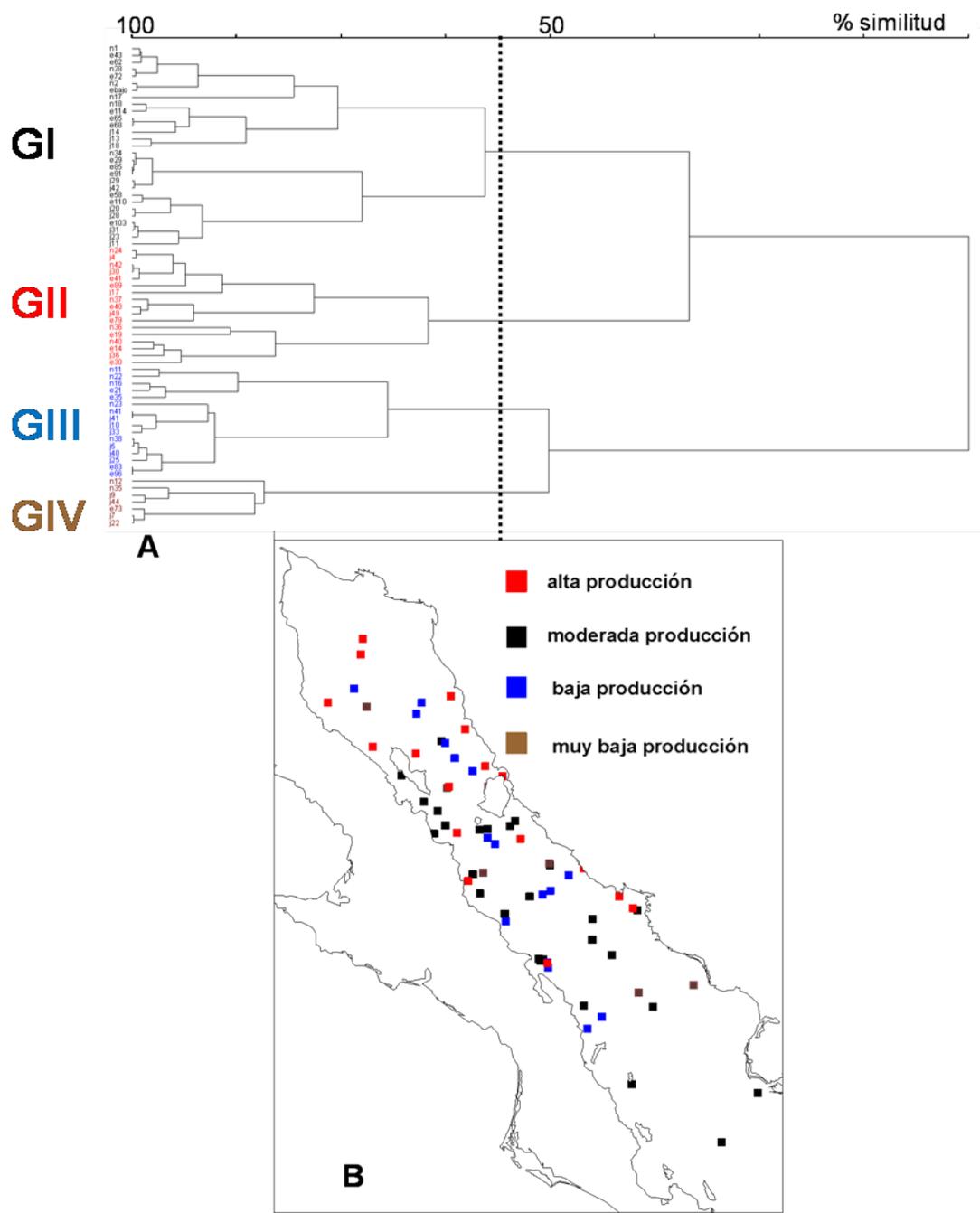


Figura 17. A) Análisis de agrupamiento realizado con la abundancia, biomasa y producción de *N. simplex* y B) Distribución de las estaciones por grupos obtenidos en el dendrograma durante noviembre 2005 y enero y julio 2007.

Tabla 4. Resultados del análisis de ordenamiento del Escalamiento No-Métrico Múltidimensional en función las condiciones ambientales. Se muestra el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson-Kendall (R)

VARIABLES AMBIENTALES	EJE 1 ($r^2=0.718$) R	EJE 2 ($r^2=0.026$) R
Profundidad capa de mezcla (m)	0.239	-0.087
Profundidad de estación (m)	-0.227	-0.155
Concentración alloxantina (mg m^{-2})	0.201	0.218
Profundidad máximo de clorofila (m)	0.191	0.128
Temperatura promedio (0 - 100 m)	-0.186	-0.104
Concentración fucoxantina (mg m^{-2})	0.144	0.084
Concentración clorofila-a (mg m^{-2})	0.136	0.044
Concentración clorofila-b (mg m^{-2})	0.107	0.105
Profundidad capa mínima de oxígeno (m)	-0.053	-0.020
Porcentaje de saturación oxígeno promedio (0 - 75 m)	0.041	0.079
Biomasa de zooplancton ($\text{ml } 1000 \text{ m}^{-3}$)	0.038	-0.218
Concentración zeaxantina (mg m^{-2})	0.003	-0.103

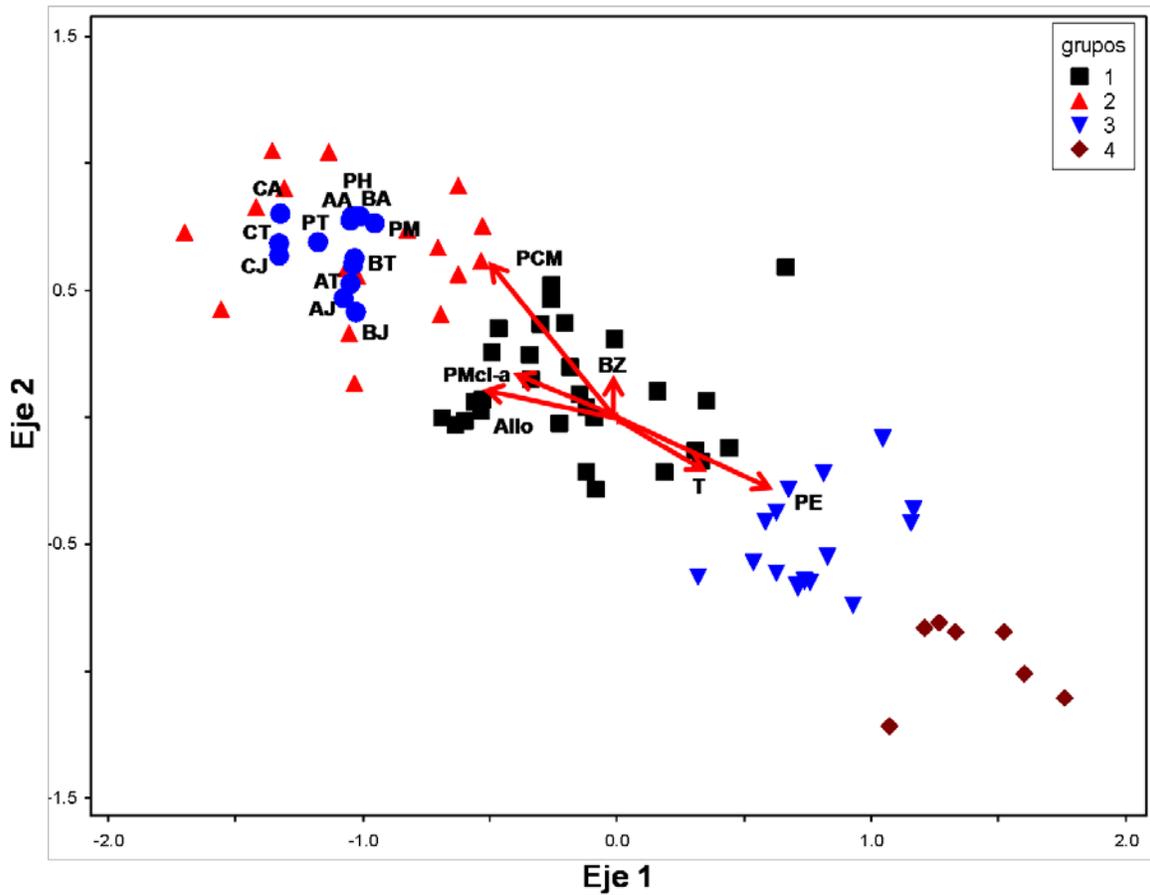


Figura 18. Análisis multivariado de Escalamiento No-Métrico Multi-Dimensional (NMDS) de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *Nyctiphanes simplex* para noviembre 2005, enero y julio 2007. Abundancia de juveniles (AJ), abundancia de adultos (AA), biomasa de juveniles (BJ), adultos (BA) y total (BT), producción por crecimiento somático de juveniles (CJ), adultos (CA) y total (CT), producción de huevos (PH), biomasa zooplanctónica (BZ), profundidad de la capa de mezcla (PCM), profundidad de estación (PE), concentración alloxantina (Allo), temperatura (T) y profundidad máximo de clorofila a (PMcl-a).

9.8 Procedimiento Permutacional de multi-respuesta (PPMR)

Se elaboraron siete hipótesis nulas para determinar si existen diferencias significativas en la distribución espacio-temporal de la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* entre temporadas de muestreo, entre regiones (Norte del golfo, Grandes Islas y centro del golfo), entre hábitats nerítico vs oceánico y así como entre los grupos formados por el análisis de agrupamiento de Sorensen (Tabla 5). En la tabla 5 se muestran los valores: $A = 1 - (\text{delta observada} / \text{delta esperada})$, $A_{\text{max}} = 1$ cuando todas las especies (biomasa o producción de biomasa) dentro de los grupos comparados son idénticas ($\text{delta}=0$), $A = 0$ cuando la heterogeneidad dentro de los grupos iguala a lo esperado por aleatoriedad, $A < 0$ cuando más heterogeneidad existe dentro de los grupos que lo esperado por aleatoriedad y p = probabilidad de obtener un delta más pequeño o igual.

El análisis PPMR indicó diferencias significativas en la distribución de la abundancia, biomasa y producción de biomasa entre regiones (norte del golfo vs Grandes Islas vs centro del golfo y norte del golfo vs Grandes Islas + centro del golfo). Existen diferencias significativas entre las estaciones distribuidas en el hábitat nerítico (<200 m) y oceánico (>200 m) en concordancia con la afinidad nerítica del eufáusido *N. simplex*. También existen diferencias significativas entre los grupos de producción de biomasa formados con el análisis de agrupamiento de Sorensen (Tabla 5). La contrastación de hipótesis mediante el MRPP permitió definir que el Norte del Golfo tiene una mayor abundancia, biomasa y producción de biomasa que las Grandes Islas y el centro del golfo. Así mismo las mayores producciones de *N. simplex* se distribuyeron en las estaciones oceanográficas ubicadas en la zona nerítica caracterizadas con elevada concentración de clorofila-a. Por su parte, este procedimiento corrobora los grupos definidos mediante el análisis de agrupamiento indicando que la producción más importante de biomasa de *N. simplex* se distribuyó en el norte del golfo durante noviembre y enero y en Guaymas y Bahía San Carlos en julio (Fig. 19).

Tabla 5. Listado de hipótesis nulas contrastadas mediante el Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR).

Hipótesis de diferencias significativas probadas:	t-estadístico	*A	p-valor
Norte del Golfo vs Grandes Islas vs Centro	-2.004	0.030	0.040
Norte del Golfo vs Grandes Islas + Centro	-2.975	0.031	0.019
Norte del Golfo + Grandes Islas vs Centro	0.603	-00000	0.363
Norte del Golfo + Grandes Islas vs Centro (julio)	0.591	-0.017	0.663
noviembre vs enero vs julio	0.16	-0.002	0.470
Hábitat nerítico vs oceánico	-3.86	0.039	0.008
Grupo I vs grupo II vs grupo III vs grupo IV	-32.4	0.596	0.000

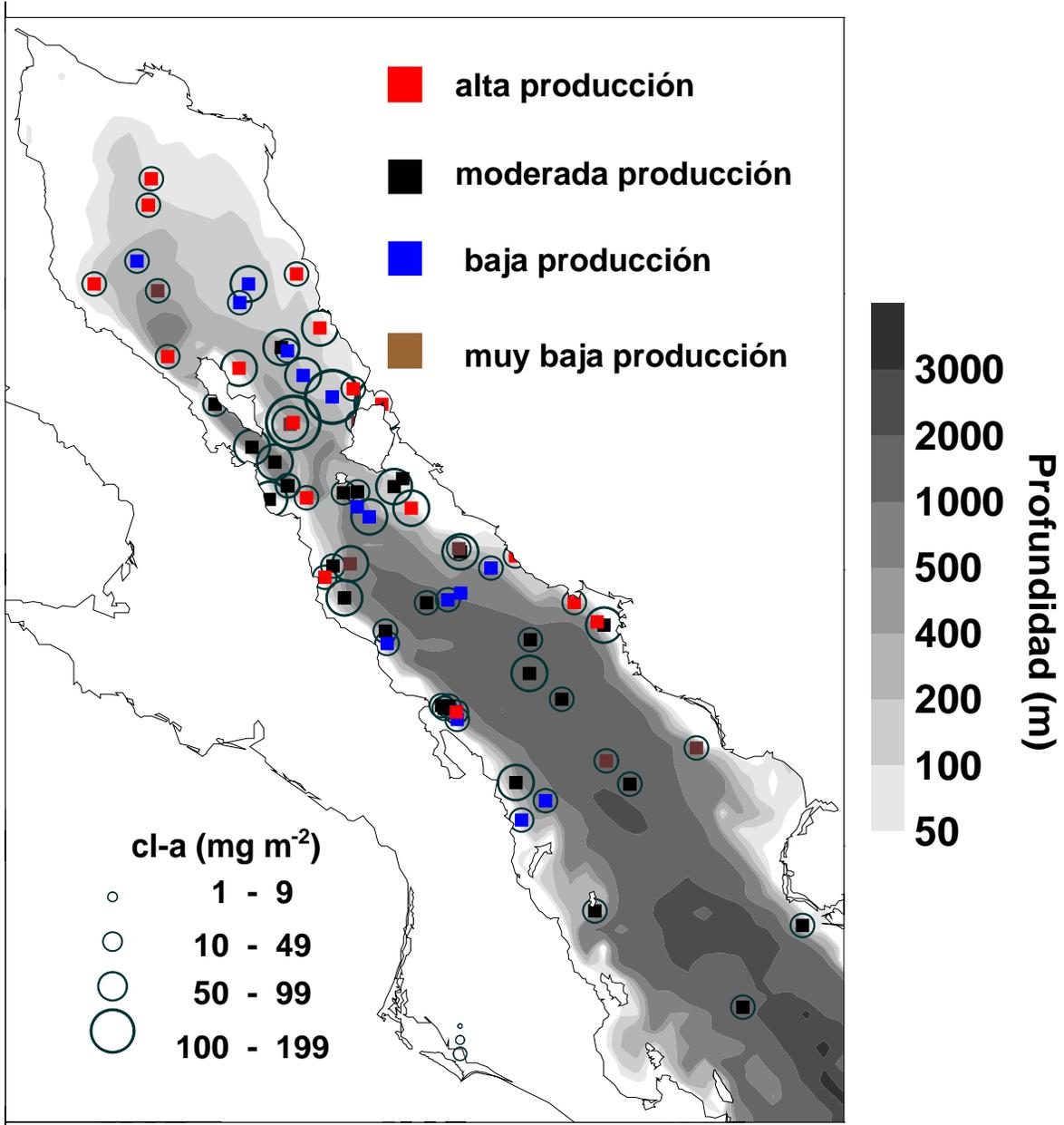


Figura 19. Distribución de las estaciones oceanográficas con intervalos de producción de biomasa de *N. simplex* asociadas a la batimetría del golfo y concentración de clorofila-a (como indicador de alimento).

9.9 Producción anual

En el golfo el valor promedio de la producción de biomasa total diaria fue 0.024 mg m⁻³ d⁻¹ (ES + 0.006) con una producción total anualizada de 8.8 mg m⁻³ año⁻¹ (ES + 2.5). El volumen del hábitat de *N. simplex* en el Golfo de California en este estudio fue extrapolado mediante el cálculo con el método gravimétrico en intervalos de profundidad 51-100, 101-150, 151-200 m en la plataforma continental (para suavizar la estimación de volumen en la pendiente de la plataforma continental) estimando un volumen de prospección de 7E10¹² m³ que representa una producción de biomasa promedio disponible en esta región del golfo equivalente a 213 ton d⁻¹ y una biomasa de 5098 ton (Tabla 6).

Tabla 6. Intervalos de profundidad, volumen de agua marina de cada intervalo estimado mediante el método gravimétrico, biomasa y producción de biomasa promedio y extrapolación de la biomasa y producción de biomasa promedio en el volumen de agua marina de cada intervalo de profundidad.

Intervalo de Profundidad (m)	Volumen (m ⁻³)	Biomasa mg m ⁻³	Producción mg m ⁻³ d ⁻¹	Biomasa toneladas	Producción ton d ⁻¹
50-100	9E ⁺¹¹	1102	0.037	1020	35
100-150	2E ⁺¹²	1256	0.071	1983	111
150-200	2E ⁺¹²	759	0.024	1641	52
>200	2E ⁺¹²	202	0.006	499	16
total	7E ⁺¹²			5098	213

Durante noviembre la elevada producción total se distribuyó principalmente a lo largo de las isobatas de 50-100 m. Durante enero y julio la producción de biomasa total promedio fue elevada principalmente en el intervalo de profundidades entre 101-150 m (Fig. 20). El aporte relativo de cada componente de la producción total cambió en función de la temporada del año. Durante noviembre la tasa de crecimiento somático con un periodo de intermuda promedio de 4 días mostro que los eufáusidos ≤ 9 mm aportaron la mayor parte de la

producción. Sin embargo, debido a que menos de la mitad de la población estuvo creciendo, la magnitud del aporte relativo de la producción por crecimiento somático (29%) fue menor que la magnitud de la producción de mudas (38%) y la producción de huevos (33%). Las hembras < 11 mm, distribuidas en la región norte del área de estudio fueron las que aportaron la mayor magnitud de la producción de huevos (Fig. 21).

Durante enero cuando las condiciones ambientales fueron favorables para *N. simplex*, ya que se detectaron las mayores tasas de crecimiento somático y una elevada proporción de la población (75%) tuvo tasas de crecimiento positivas. Los eufáusidos con tallas ≤ 10 mm, distribuidos principalmente en el Norte del Golfo y las Grandes Islas fueron los que aportaron la mayor magnitud de la producción por crecimiento somático a pesar de que estuvieron asociados a periodos de intermuda relativamente más largos (5 días). Durante este mes la producción por crecimiento somático aportó cerca del 64%, la de mudas 19% y la de huevos 17% (Fig. 21).

Durante julio las tasas de crecimiento somático disminuyeron parcialmente debido a que únicamente el 48% de la población tuvo tasas de crecimiento somático positivas. Los eufáusidos grandes (11-15 mm) dominaron la biomasa, distribuyéndose principalmente en la costa occidental del golfo. A pesar de las elevadas temperaturas y que tuvieron un corto periodo de intermuda promedio (3 días) *N. simplex* tuvo biomasa relativamente bajas siendo la producción por mudas la que tuvo mayor aporte relativo (45%) a la producción total, seguido de la producción por crecimiento somático (29%) y en menor medida por la producción de huevos (26%) (Fig. 21). El aporte relativo anual de la producción de biomasa total en el área de estudio fue dominada en promedio por la producción por crecimiento somático (46%), seguido por la producción de mudas (32%) y en menor magnitud de la producción de huevos (22%).

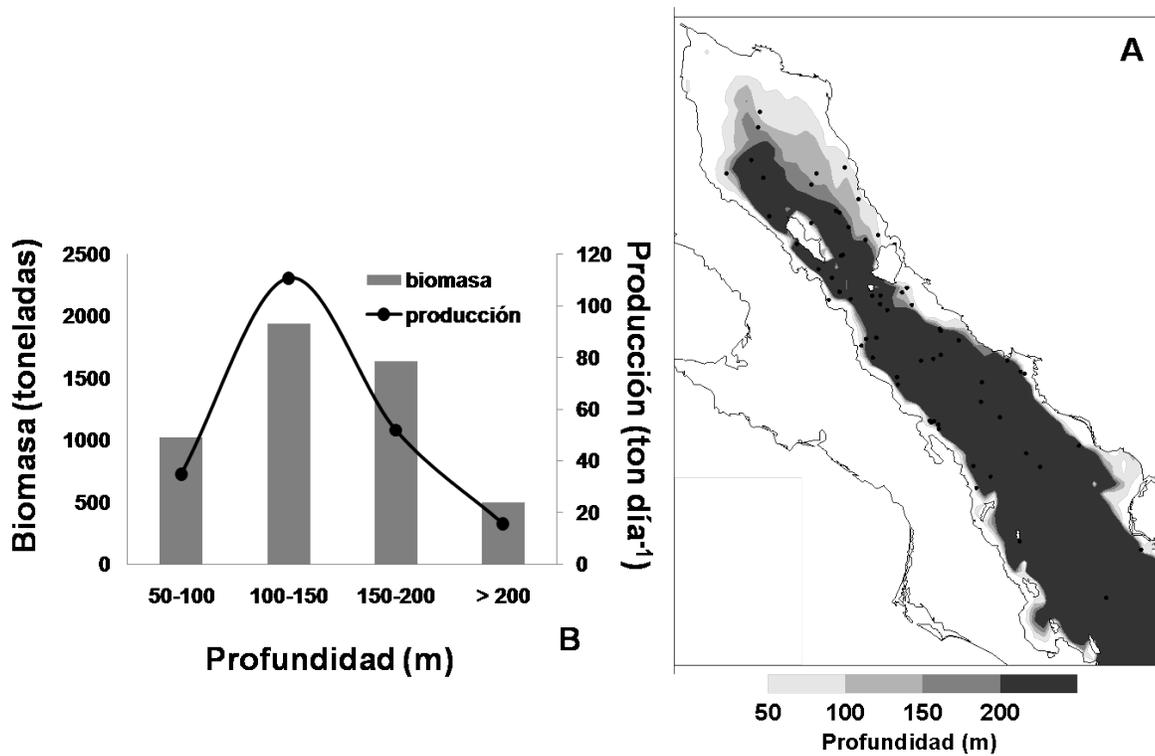


Figura 20 A) Biomasa promedio y producción diaria promedio extrapolada al volumen estimado en cada intervalo de profundidad definidos por las isobatas de 50-100, 101-150 y 151-200 m y B) distribución de los límites de los intervalos de profundidad.

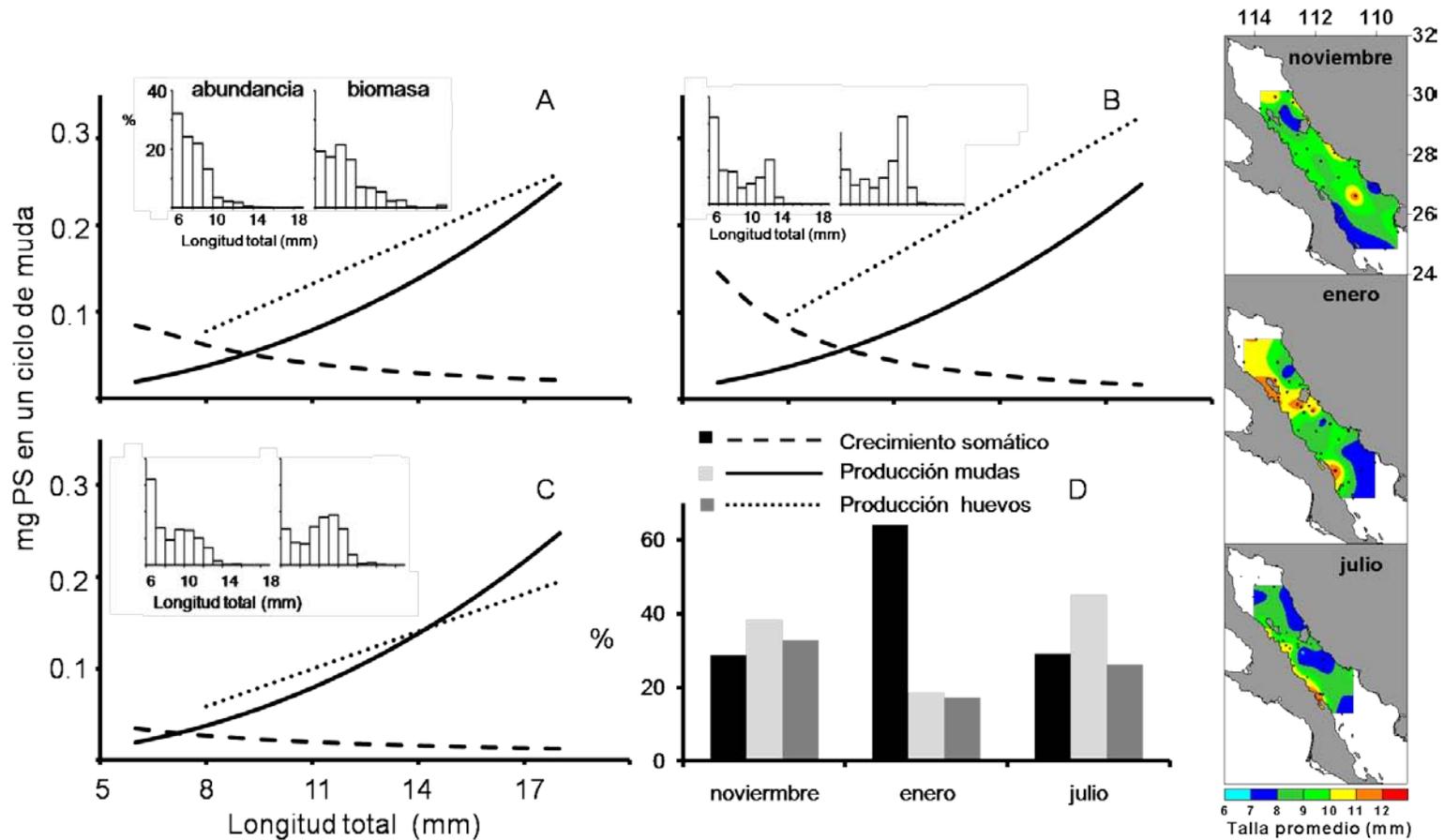


Figura 21. Comparación de la producción por crecimiento somático, mudas y huevos (mg PS en un ciclo de muda para: A) noviembre, B) enero y C) julio y D) comparación del aporte relativo de cada componente durante los mismos meses. Se muestra la distribución promedio de tallas de cada mes y la distribución de frecuencias del aporte relativo de cada talla a la abundancia y biomasa.

10 Discusión

Para comprender el flujo de energía y estimar la capacidad de carga del ecosistema pelágico del Golfo de California es necesario estimar la biomasa y producción de biomasa de las especies dominantes que componen la biocenosis. La estimación de la producción de la biomasa del holozooplankton es compleja, altamente dinámica pero su adecuada estimación permite comprender cuál es la tasa de reposición poblacional y cómo esta fluctúa en función de las condiciones ambientales. Esta información es relevante para proponer planes y medidas conservacionistas o de manejo para la explotación racional de las poblaciones que ahí habitan y posiblemente será indispensable para el enfoque de estudios de pesquerías ecosistémicas donde los depredadores de eufáusidos son de sujetas de explotación pesquera.

A pesar de que numerosos estudios aseveran que el Golfo de California es altamente productivo, en la actualidad no existen estimaciones de las tasa de producción de biomasa de ninguna especie del zooplankton en el golfo, a excepción de la estimación de la producción de biomasa por crecimiento somático de *N. simplex* en Bahía de La Paz (De Silva-Dávila & Palomares-García, 1998). Por lo tanto, el presente estudio es la primera estimación de producción de biomasa de *N. simplex* y de cualquier especie del zooplankton en el Golfo de California y el primero para la especie basada en estimaciones de las tasas vitales bajo condiciones experimentales. La discusión se enfocará primero a los aspectos metodológicos de la estimación de la producción de biomasa y las consecuencias de asumir *a priori* las tasas vitales para la estimación de la producción biológica de *N. simplex*. Posteriormente se mencionará la relevancia de integrar la información generada de la biología de los organismos con el fin de modelar matemáticamente sus tasas vitales y producción de biomasa lo más cercano posible a la realidad y asociados a la variabilidad espacio-temporal de las condiciones ambientales mediante una ordenación multidimensional no-paramétrica. Por último, se discutirá sobre los mecanismos que afectan la magnitud y el patrón de distribución de la

abundancia, biomasa y producción de la biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California.

10.1 Aspectos metodológicos de la estimación de la producción de biomasa.

Las primeras estimaciones de producción por crecimiento somático de *N. simplex* en aguas de la costa occidental del Pacífico mexicano evidenciaron un patrón de variabilidad latitudinal mediante estimaciones realizadas con el método de análisis de cohortes a partir muestras recolectadas mensualmente durante casi todo el año en Bahía Vizcaíno (Lavaniegos, 1995) y estacionalmente en la plataforma continental de Bahía Magdalena (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1996) y en tres regiones latitudinales (Punta Eugenia, Punta Abreojos y Bahía Magdalena) muestreadas únicamente durante febrero (De Silva-Dávila *et al.*, 2002). Esta metodología tiene implícito al menos tres supuestos que afectan la interpretación de las tasas de crecimiento estimados: 1) se asume que se está muestreando la misma población de *N. simplex* a través del tiempo, 2) que la mortalidad de los individuos no depende de la longitud del organismo y por ende que los depredadores y parasitoides indistintamente aniquilan cualquier fase de vida de los eufáusidos y posiblemente la más relevante es que 3) el método implícitamente asume mediante la asociación temporal de modas de distinto intervalo de talla que los animales invariablemente crecen (en raras ocasiones se infiere que no crecen) a lo largo de su ciclo de vida (Lavaniegos, 1995; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1996, De Silva Dávila & Palomares-García, 1998; De Silva Dávila *et al.*, 2002).

Sin embargo, actualmente es ampliamente reconocido que los eufáusidos frecuentemente no crecen o se encogen entre dos o mas mudas sucesivas como respuesta a la inadecuada calidad y/o concentración de alimento (Hosie & Ritz, 1989; Nicol *et al.*, 1992; Sun *et al.*, 1995) o a temperaturas desfavorablemente elevadas (Marinovic & Mengel, 1999). Estos supuestos que no consideran la biología, etología y fisiología de los eufáusidos que hacen suponer que todas las estimaciones previas de producción de biomasa por crecimiento somático

posiblemente sean imprecisas (con amplio intervalo de incertidumbre). También se ha observado que los juveniles y adultos de *Thysanoessa inermis* y *T. raschii* tienen alta tasa de crecimiento instantáneo (incrementos hasta el 8% de su peso seco por día) en contraste con el bajo crecimiento somático de las hembras (< 1% del peso seco por día) indicando que invierten su recurso en el almacenamiento estacional de lípidos y reproducción (Pinchuk & Kenneth, 2008). La producción de biomasa debe ser estimada considerando esta característica fisiológica de los eufausidos con el fin de disminuir lo más posible la incertidumbre de la estimación.

La primera estimación de producción de biomasa (referida entonces como producción secundaria) total de *N. simplex* (crecimiento somático, mudas y huevos) fue realizada a partir de muestras mensuales recolectadas en 1966 en Bahía Vizcaíno (Lavaniegos, 1995). Estudios posteriores realizaron estimaciones solamente de la producción por crecimiento somático estimado indirectamente, mediante análisis de cohortes, las tasas de crecimiento promedio entre clases de tallas de animales colectados en cruceros oceanográficos sucesivos (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1996; De Silva-Dávila & Palomares-García, 1998; De Silva-Dávila *et al.*, 2002). Estos trabajos estimaron elevada producción por crecimiento somático debido a la presencia de alta abundancia de larvas (< 6 mm). A pesar de que en este trabajo se estimó solamente la producción de juveniles y adultos, la producción de estos estadios está bien representada debido a que se utilizaron tasas vitales de la especie observadas *in situ*. En contraste Lavaniegos (1995) asumió para estimar producción por mudas, que *N. simplex* tenía un periodo de intermuda (PIM) de 8 días para animales entre 6 y 7 mm y de hasta 16 días para animales de entre 12 y 13 mm lo cual son PIM estimados sustancialmente más largos que los observados experimentalmente en este estudio (3-6 días) o en observaciones de *N. simplex* en California (5-7 días) (Jerde & Lasker, 1966). Esto posiblemente cause una subestimación de las tasas de producción por crecimiento somático y mudas de *N. simplex*.

Nyctiphanes simplex responde fisiológicamente de manera distinta en cada una de las temporadas del año en el Golfo de California y en la costa occidental de la península de la Baja California. En este trabajo se obtuvo una mediana del PIM de cinco días representativa para la temporada fría (Dic-May) y tres días para la temporada cálida (Jul-Oct). La variabilidad en el PIM de *N. simplex* es similar a PIM observados en otros eufáusidos, como el caso de *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa spinifera*, *Thysanoessa inermis* y *Euphausia pacifica* que incrementa los PIM al exponer animales a bajas temperaturas y viceversa (Ikeda & Dixon, 1982; Pinchuk & Hopcroft, 2006). Los PIM de juveniles, machos y hembras no ovíferas de *N. simplex* observados experimentalmente fueron extrapolados a juveniles y adultos machos de eufáusidos recolectados con la red Bongo. Consideramos que los PIM de hembras con saco ovífero son más largos por la imposibilidad biológica de mudar antes de liberar los embriones del saco ovífero.

Se ha observado por métodos histológicos y de observación directa de desarrollo gonádico que el 22% de las hembras producen huevos cada 7 días y que el resto de las hembras de la población tienen un periodo de interpuesta promedio de 10 días (Gómez-Gutiérrez *et al.*, en prensa). Por lo tanto las hembras necesariamente tienen un PIM más prolongado. Para estimar los PIM de las hembras se asumió que el 22% de las hembras recolectadas con la red bongo tenían un PIM de 6 días y las restantes (78%) tenían un PIM de 11 días. Lavaniegos (1995) estimó la producción de huevos asumiendo un periodo de interpuesta de 30 días, sugiriendo que solo las hembras ovíferas recolectadas con la red Bongo representaban la proporción de las hembras que se reproducían en el medio natural (<30% de las hembras). La principal modificación de la presente tesis es que se considero que todas las hembras > 8 mm tienen la probabilidad de producir de una (PIP máximo de 26 días) a cuatro puestas (PIP 7 días) mensuales; por lo tanto el tamaño de puesta dependiente de la talla de la hembra debe ser extrapolada a la totalidad de las hembras y no solo a las hembras ovíferas recolectadas durante el crucero oceanográfico. Esto cambia la percepción de que *N. simplex* es considerablemente más fecunda de lo previamente supuesto con una producción de únicamente 2% de la producción de

biomasa total (Lavaniegos, 1995) debido a que asumió que una hembra puede producir hasta tres puestas en su ciclo de vida mientras que Gómez-Gutiérrez *et al.* (en prensa) mencionan que una hembra puede producir hasta 24 sacos ovígeros y considerando un promedio de puesta de 40 huevos una hembra desova ~960 huevos en su periodo de vida reproductivo de aproximadamente seis meses.

En general, las hembras no pueden mudar su exoesqueleto cuando se están desarrollando los embriones en su saco ovígero, sin embargo este raro evento ya ha sido observado y los embriones inevitablemente murieron (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005). En términos de selección natural las hembras que tienden a mudar prematuramente, además de la pérdida de cerca del 8.3% de su peso en una puesta y energía en cuidado parental, perderían también su oportunidad de transmitir sus genes a la siguiente generación debido a la muerte de los embriones (tasa de adecuación = 0). Esta sincronización del proceso de muda y el desove es fundamental en las especies de eufáusidos con estrategia de desove en saco ovígero que de acuerdo con Feinberg *et al.*, (2007) la sincronización es menos consistente en especies con estrategia de desove externo como *Euphausia pacifica*. Sin embargo en la especie con desove externo *Meganyctiphanes norvegica* aparentemente también se ha detectado un grado de sincronización entre el proceso de muda y el desove (Tarling & Cuzin-Roudy, 2003).

Las estimaciones de producción de biomasa de crecimiento somático y mudas asumiendo 1) periodos de intermuda prolongados, 2) que todos los organismos de la población invariablemente crecen (ignorando que una parte relevante de la población se encoge en mudas sucesivas), y 3) que no existen diferencias entre las tasas vitales (de hembras ovígeras, machos y hembras no ovígeras) incrementan considerablemente la incertidumbre de las estimaciones previas. A pesar de que estudios rutinarios usualmente pueden observar la variabilidad espacial y temporal de la abundancia y menos comúnmente de la biomasa, el desconocimiento de las tasas vitales y la fisiología de *N. simplex* (o cualquier organismo del ecosistema pelágico) no permite realizar una estimación

adecuada de la cantidad de biomasa que se produce por unidad de área o volumen por unidad de tiempo (por ejemplo mg PS m⁻³ d⁻¹). Por lo tanto la estimación de las tasas instantáneas de crecimiento y el periodo de intermuda son variables críticas para estimar la producción por crecimiento somático y mudas de *N. simplex* de manera precisa de acuerdo a la biología y fisiología de esta especie.

10.2 Integración de la información de la biología de *N. simplex* para modelar numéricamente sus tasas vitales y producción de biomasa.

En los últimos años se ha avanzado en el conocimiento de la distribución vertical y biología de *N. simplex* que realiza migraciones verticales diarias de <200 m de amplitud en el Golfo de California (Brinton, 1979; Lavaniegos, 1996). Tremblay, (2008) y Gómez-Gutiérrez *et al.*, (en prensa) establecieron que durante la temporada fría (enero 2007) cuando la columna de agua está altamente mezclada y fría (<18°C) *N. simplex* tuvo amplios intervalos en migración vertical diaria con frecuentes agregaciones superficiales, mientras que durante la temporada cálida (julio 2007) cuando los juveniles y parte de la población de machos adultos son frecuentemente observados en estratos cerca de la superficie por arriba de la termoclina (>22 °C), las hembras ovígeras estuvieron casi exclusivamente distribuidas debajo de la termoclina (>50 m de profundidad) y por encima de la capa mínima de oxígeno. También durante julio 2007 la actividad enzimática antioxidante de *N. simplex* se incrementó hasta 30 veces mas que durante enero 2007, siendo aparentemente insuficiente la actividad antioxidante para impedir el daño oxidativo a lípidos cuya magnitud fue estimada de hasta 100 veces mayor durante julio que en enero (Tremblay, 2008). Es probable que los cambios fisiológicos detectados en *N. simplex* estacionalmente estén asociados a las tasas vitales de crecimiento somático, mudas y producción de huevos de *N. simplex* debido a que en enero 2007 las tasas vitales y producción de biomasa en la población fueron mas elevadas que en julio 2007.

Los crustáceos son organismos ectotermos por lo tanto el costo energético para mantener la homeostasis posiblemente sea elevado a temperaturas extremas en el intervalo de tolerancia biológica de la especie, dependiendo de su hábitat y de su afinidad zoogeográfica. Durante julio el efecto combinado del incremento de la temperatura (promedio de la superficie a 100 m = 21.3 °C), relativamente somera zona mínima de oxígeno, elevado estrés oxidativo y aparente disminución de la disponibilidad de alimento (concentración de clorofila-a promedio de 20 mg cl-a m⁻²) tuvieron un efecto negativo en la tasa de crecimiento somático, mudas y producción de huevos. Por el contrario en enero cuando la temperatura promedio fue 15 °C, la zona mínima de oxígeno fue profunda, el estrés oxidativo fue relativamente menor que en julio y hubo mayor concentración de alimento disponible (promedio 55.6 mg cl-a m⁻²) las tasas de crecimiento somático, mudas y producción de huevos fueron mayores (Fig. 14). Los eufáusidos pueden emplear varios mecanismos para sobrevivir durante periodos de baja disponibilidad de alimento y cambios estacionales de temperatura. En latitudes subárticas los eufáusidos pueden acumular lípidos durante periodos con abundancia de alimento y posteriormente utilizarlos y también como ultima estrategia encogerse para disminuir las tasas metabólicas (Pinchuck & Hopcroft, 2006 a, b). En latitudes subtropicales no se conoce con precisión cuáles son los mecanismos fisiológicos que funcionen en cambios estacionales en la temperatura o en la cantidad y composición de lípidos, incluso si éstos se acumulan o no, y cómo éstas pueden influenciar las tasas de crecimiento.

Durante esta investigación una parte considerable de la población de *N. simplex* no creció o inclusive se encogió en mudas sucesivas independientemente de la época del año. Durante enero el porcentaje de eufáusidos con tasa de crecimiento negativo fue mayor que en noviembre y julio siendo la tasa de producción de huevos mayor que en los otros meses de muestreo. Esto sugiere que los cambios estacionales en la estratificación y profundidad de la capa de mezcla modifican la fisiología de *N. simplex* y por ende sus tasas de producción que se reflejan en una sustantiva disminución de la abundancia durante el verano. Este es el segundo registro de encogimiento de eufáusidos del género

Nyctiphanes después del observado en *Nyctiphanes australis* (Hosie & Ritz, 1989) aunque considerando la diversidad de especies en las cuales se han detectado anteriormente es posible que sea una característica inherente de todas las especies del Orden Euphausiacea. La respuesta de encogimiento somático fue inicialmente atribuida a inanición (Hosie & Ritz, 1989; Iguchi & Ikeda, 1995). Los eupáusidos que se han encogido tienen casi el doble de núcleos por unidad de área que los eupáusidos que no se han encogido indicando que éstos se encogen por la reducción del volumen celular, en vez de por pérdida de células por un proceso de reabsorción (McGaffin *et al.*, 2002). Por otro lado, es bien conocido que las tasas metabólicas de los eupáusidos varían con la temperatura por ser organismos ectotermos (Marinovic & Mengel, 1999; Kawaguchi *et al.*, 2006). Recientemente se demostró que a pesar de que eupáusidos de la especie *M. norvegica* fueron alimentados en exceso bajo condiciones de laboratorio varios individuos se encogieron al incrementarse la temperatura (Buchholz *et al.*, 2005). Ross (1980 a, b) demostró que la tasa instantánea de crecimiento y la eficiencia en el crecimiento de *Euphausia pacifica* fue mayor en individuos incubados a 12°C que en eupáusidos incubados a 8°C. Marinovic & Mangel (1999) demostraron experimentalmente y con datos de campo que individuos de *E. pacifica* expuestos a una temperatura > 16.5 °C son incapaces de compensar el costo metabólico a través de la alimentación disminuyendo su longitud en mudas sucesivas y Feinberg *et al.* (2007) demostraron que hembras grávidas (con gónada morada) que producen puestas por periodos de varios días consecutivos tienden a reducir su tamaño corporal..

La variabilidad en las tasas de muda observadas estacionalmente en el Golfo de California es relevante ya que si hipotéticamente un animal de 6 mm (dos meses de edad) en enero y suponiendo que sobrevive durante 8 meses entonces potencialmente puede mudar 45 veces (equivalente ~3.5 mg PS) lo que posiblemente sea una considerable inversión de energía y producción de biomasa a lo largo de su ciclo de vida que es exportada de la capa epipelágica a estratos más profundos. La relación entre el porcentaje del peso seco de la muda del peso

total del animal de 5.7% calculado en este estudio idéntico al utilizado por Lavaniegos (1995) tomado de la especie *N. australis*. Esto indica una posible consistencia en el porcentaje del peso de la muda del género *Nyctiphanes* y posiblemente de los eufáusidos en general. Los exoesqueletos producidos son posiblemente consumidos por ciliados exuviotróficos (Landers *et al.*, 2006) y seguramente degradados por bacterias hasta convertirse en parte de la materia orgánica particulada y finalmente en detritus que por una parte puede ser remineralizado por la biota microbiana o se hunde en forma de nieve marina. La evidente variabilidad de las tasas de muda observadas en el golfo, sugiere que durante los meses de estrés térmico y baja disponibilidad de alimento (noviembre y julio) el aporte de mudas al ciclo del carbono es relevante que en enero tanto para la biota zooplanctónica como para la fracción microbiana que pueda explotar esta biomasa producida por mudas de eufáusidos (Nicol & Stolp, 1989).

Por su parte la producción de huevos de *N. simplex* se ha conceptualizado más detalladamente debido a la observación e incubación de hembras en laboratorio (Gómez-Gutiérrez & Robinson, 2005) y al estudio histológico de sus gónadas (Zavala-Hernández, 2007; Gómez-Gutiérrez *et al.*, en prensa). Lo anterior ha permitido comprender más detalladamente los procesos reproductivos que influyen y permiten tener una precisa estimación de la producción de huevos. Anteriormente, las estimaciones de la producción de huevos de *N. australis* (Hosie & Ritz 1983) y *N. simplex* (Lavaniegos 1995) fueron realizadas asumiendo un periodo de interpuesta de 30 días. Debido a que sus muestreos consecutivos eran aproximadamente cada mes, implícitamente asumieron dos aspectos relevantes: 1) que las hembras solo pueden poner una puesta por mes y 2) que la proporción de hembras en la población que producen huevos está bien representada por la abundancia (relativa y estandarizada a unidad de volumen ó área) de las hembras ovígeras presentes en las muestras de zooplancton.

Gómez-Gutiérrez & Robinson (2005) demostraron que las hembras de *N. simplex* pueden desovar sucesivamente en 7 días, indicando que las hembras pueden potencialmente producir hasta 4 desoves por mes. Posteriormente

Gómez-Gutiérrez *et al* (en prensa) descubrieron que el desarrollo gonádico de *N. simplex* es sincrónico por grupos con una estrategia de desove parcial evidenciado por la presencia de cuatro diferentes subestadios de ovocitos en cada fase de desarrollo gonádico. Ellos estimaron que las hembras son capaces de generar 4 o 5 puestas por ciclo gonadal. Ellos también estimaron el periodo de interpuesta (PIP) por tres métodos distintos encontrando un promedio de 10 días. Por lo tanto las hembras de la población pueden producir, en promedio tres puestas al mes. Considerando lo anterior, las estimaciones previas de la producción de huevos y el aporte relativo de la producción de huevos con respecto a la producción total posiblemente esté subestimada debido a que, desde esta perspectiva, cualquier hembra tiene una probabilidad similar de producir huevos entre 1 y 4 puestas por mes.

El conocimiento de la biología de *N. simplex* ha permitido entender como los procesos anabólicos se ven afectados por la variabilidad ambiental. Este enfoque permitió generar un modelo de la producción de biomasa por crecimiento somático en *N. simplex*, considerando únicamente el porcentaje poblacional de eufáusidos que crecieron (sin considerar el porcentaje de los animales que no crecieron o se encogieron) (Fig. 13C). La tasa de producción de mudas de las hembras fue estimada utilizando los PIM inferidos del periodo de interpuesta con un PIP promedio de diez días para la abundancia total de las hembras.

10.3 Mecanismos que están influenciando la magnitud y el patrón de distribución de la abundancia, biomasa y producción de la biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California

Brinton & Townsend (1980) es sin duda la publicación más comprensiva de la distribución y abundancia de eufáusidos en el Golfo de California estimando que los eufáusidos constituyen aproximadamente 7% de la biomasa zooplanctónica. Ellos reconocieron que *N. simplex* es la especie numéricamente dominante durante todo el año y que presenta el pico máximo de abundancia durante abril. En este estudio la abundancia, la biomasa y la producción de biomasa mostraron el mismo patrón de distribución espacio temporal a escala estacional que ellos encontraron en 1957. Sin embargo, la producción anual, en la cual la producción de enero fue considerada como representativa de la temporada fría, posiblemente haya sido subestimada por no incluir información durante el pico de máxima abundancia y reproducción en el golfo que seguramente ocurre durante marzo-abril.

Durante noviembre y enero se observó que la abundancia, biomasa y producción de biomasa en el golfo mostró un gradiente latitudinal con disminución de norte a sur. La zona de las Grandes Islas, donde se registró consistentemente elevada biomasa y tasas de producción es la región más fría durante todo el año provocado por eventos de surgencias inducidos por la mezcla de corrientes de marea y procesos de surgencias inducidos por viento. La presencia de elevadas concentraciones de clorofila-a durante enero y noviembre en comparación a julio fueron evidentes alrededor de las Grandes Islas evidenciando el efecto de afloramiento de nutrientes sub-superficiales por los procesos hidrodinámicos mencionados, en especial al norte de la Isla Tiburón y sur de la Isla Ángel de la Guarda donde se registraron las mayores biomásas y tasas de producción de biomasa de *N. simplex* (Figs. 8, 9, 12, 16 y 20).

En julio los gradientes ambientales fueron en sentido costa-océano. En la costa occidental de Baja California existe una evidente tendencia de disminución

de abundancia y biomasa de *N. simplex* de costa a océano (Gómez-Gutiérrez, 1995) que, sugiere también una disminución en la producción de biomasa costa-océano. Aunque los gradientes costa-océano son más complejos en el Golfo de California, el NMDS permitió detectar zonas de alta producción y biomasa asociadas al ambiente nerítico con notable disminución en relación directa con la profundidad del fondo marino.

El análisis de agrupamiento, no detectó cambios o agrupamiento de estaciones significativamente distintos en función de la temporada del año sino que en cada una se detectaron grupos de estaciones con cuatro distintas magnitudes de producción de biomasa, las mayores producciones de biomasa fueron detectadas en zonas cercanas a la costa, principalmente en el Norte del Golfo y región de las Grandes Islas en una estrecha banda entre 100 y 150 m de profundidad.

El NMDS confirmó la relación de agrupamiento de estaciones con la elevada producción están positivamente asociadas con regiones someras y la profundidad de la capa de mezcla, e inversamente asociados con la temperatura en cada época del año. Sorprendentemente, se encontró una considerable asociación con la concentración del pigmento accesorio de Alloxantina el cual es un pigmento característico de microalgas de la división Cryptofita. La asociación eufáusidos-alloxantina posiblemente esté indirectamente relacionado con la simbiosis que tienen las cryptophiceas con proliferaciones masivas del ciliado *Miryonecta rubra*, los cuales posiblemente sean parte de la dieta de varias especies de zooplancton (Henrik *et al.*, 2000). Esta asociación simbiótica es bien conocida en otras partes del mundo pero no fue evaluada en el Golfo de California. Los lugares de elevada producción de *N. simplex* durante la temporada fría y el periodo de transición usualmente se encontraron en el Norte del Golfo principalmente en alrededor del bajo Delfín y zona de las Grandes Islas con excepto del Canal Salsipuedes (Fig. 19).

Pese a que existen diferencias en las metodologías empleadas y a que es difícil hacer una comparación de la producción de biomasa entre la costa occidental de Baja California y Golfo de California la estimación de la producción de biomasa total anualizada del golfo ($8.8 \text{ mg m}^{-3} \text{ año}^{-1}$) fue menor en comparación con la estimación en Bahía Vizcaíno ($21.2 \text{ mg m}^{-3} \text{ año}^{-1}$). Sin embargo el aporte relativo de la producción de huevos fue estimado 10 veces mayor al estimado en Bahía Vizcaíno y aunque parece evidente que elevadas tasas de producción de huevos también existen en Bahía Vizcaíno si el cálculo de producción de huevos involucra a toda la población de hembras adultas en vez de únicamente las hembras ovigeras detectadas durante los muestreos muy probablemente el aporte relativo de este componente sería mayor. Los valores de porcentajes promedio estimados en este trabajo (crecimiento somático = 46%, mudas = 32% y huevos = 22 %) son diferentes a las proporciones estimadas con muestras preservadas por Lavaniegos (1992) (crecimiento somático = 74.7 %, mudas = 23.4% y huevos = 1.9 %) y por Hosie y Ritz (1982) en donde estimaron que *N. australis* en Tasmania tenía una proporción por crecimiento somático = 74.2 %, mudas = 24.3 % y huevos 1.3%. Estas dos últimas estimaciones son prácticamente idénticas debido a que se asumió que estas especies tienen las mismas tasas vitales y que estos crecen todo el tiempo evidenciando el riesgo que se corre en asumir tasas vitales de otras especies.

Debido a las notables diferencias metodológicas empleadas para estimar la producción a partir de muestras preservadas y la combinación de éstas con experimentos de tasas vitales además de la posible subestimación de la producción de la biomasa de *N. simplex* por la carencia de muestreo durante la época de mayor densidad poblacional (marzo-abril) en el Golfo de California de este trabajo es sumamente difícil realizar comparaciones directas de la producción de biomasa de *N. simplex* en distintas regiones del noroeste de México; inclusive comparando las proporciones P/B, considerada como una medida de la tasa de reposición poblacional. Sin embargo, tanto en la costa Occidental de la Península de Baja California como en el Golfo de California existe una tendencia latitudinal en la temporada de máxima producción (temporada fría) donde la topografía y los

procesos oceanográficos influyen en gran medida la magnitud de la abundancia y producción de biomasa de *N. simplex*. Por último la evidencia de este estudio y los trabajos previos confirman que esta especie se distribuye preferentemente en profundidades < 200 m (afinidad nerítica) y que encuentra condiciones favorables para proliferar en temperaturas templadas (16-20 °C), elevada concentración de alimento (~51 mg m⁻²), capa de mezcla profunda, pico de clorofila-a profundo así como zona de mínimo oxígeno profunda y su efecto en la trama trófica va a ser más fácilmente estimado una vez que se tiene una mejor aproximación de sus variaciones estacionales en la abundancia, biomasa y producción de biomasa en el Golfo de California.

11. Conclusiones

1) El patrón de variación estacional y espacial de la abundancia, biomasa y producción de la biomasa de juveniles y adultos de *N. simplex* estuvo significativa y directamente relacionado con la profundidad de la capa de mezcla, concentración de Alloxantina e inversamente con la profundidad teniendo las mayores biomásas y producciones de biomasa en profundidades entre 50-200 m (afinidad nerítica) asociadas a temperaturas entre 16 y 20°C, elevada concentración de clorofila (~51 mg Cl-a m⁻²) particularmente en regiones con pico de clorofila-a profundo así como profundas capa de mezcla, y zona de mínimo oxígeno.

2) Contrario a lo que se pensaba anteriormente que *N. simplex* tiene una amplia distribución en el Golfo de California, el hábitat de esta especie esta restringido a un volumen relativamente estrecho delimitado por la plataforma continental del golfo con una biomasa total de 5098 toneladas y una tasa de producción de biomasa de aproximadamente 4% (213 toneladas). El hábitat oceánico (>200 m de profundidad) contiene 9.8 % de la biomasa y 7.3 % de la producción de biomasa de la población.

3) Durante noviembre y enero la abundancia, biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* mostró un gradiente latitudinal de norte al sur concentrándose en la región de las Grandes Islas. Durante julio, estos gradientes fueron longitudinales con relativamente mayores biomásas y producciones de biomasa en la costa oeste del golfo que disminuyeron hacia el este del golfo. Indicando que la biomasa y producción de biomasa no varió estacionalmente sino que existió una redistribución de las zonas de alta biomasa y producción de biomasa a lo largo del año.

4) Considerando toda la población (2-16 mm de longitud total) en Bahía Vizcaíno la producción total de *N. simplex* esta particionada en 75% producción por crecimiento somático, 23% en mudas y 2% en huevos. En el Golfo de California la producción total de *N. simplex* de la porción de la población de 6 a 19.2 mm de longitud total fue 46% por crecimiento somático, 32% por mudas y 22% por huevos

5) Independientemente de la época del año en el Golfo de California una parte de la población juvenil y adulta de *N. simplex* crece (47-76%), no crece (3-30%) o se encoge (21-23%).

6) Se confirma que las mudas de juveniles y adultos de *N. simplex* tienen una proporción constante de 5.7% del peso seco del animal independientemente de la talla pero se establece que los periodos de intermuda son mas cortos (3-6 días) que lo previamente supuesto (8-16 días).

7) Las hembras de *N. simplex* pueden producir huevos desde una longitud total de 7 mm, con tamaño de muestra promedio máxima a 12 mm de longitud total produciendo de 1 a 4 puestas por mes lo que en teoría toda la población de hembras interviene mensualmente en la reproducción de la población aunque su periodo de intermuda debe ser mayor al de el periodo de interpuesta.

12. Recomendaciones

Se recomienda realizar experimentos de tasas vitales bajo diferentes temperaturas así como de diferentes concentraciones y tipo de alimento en un laboratorio instalado en tierra con la finalidad de observar la respuesta fisiológica de los organismos a esta variabilidad y complementar las relativamente limitadas estimaciones realizadas a bordo del B/O El Puma.

Si se desea obtener una estimación mas precisa de la biomasa y producción de biomasa de *N. simplex* se recomienda incrementar el esfuerzo de muestreo sobre la plataforma continental así como realizar un crucero oceanográfico durante el periodo del máximo reproductivo y de abundancia de *N. simplex* (marzo-abril).

Se recomienda incluir los estadios larvarios (caliopsis y furcillas) en posteriores estimaciones de la producción de biomasa dentro del Golfo de California ya que estos posiblemente podrían aportar misma magnitud de biomasa que los juveniles y adultos en producción de biomasa por crecimiento somático y mudas.

Se recomienda estimar la biomasa de *N. simplex* recolectado con muestras de redes verticalmente estratificadas en los tres cruceros de esta tesis para definir a que profundidad y específicamente a que condiciones ambientales están asociadas las mayores biomásas y producciones de biomasa de esta especie.

Debido a que la estimación de biomasa estimada a partir de muestras recolectadas en distintas estaciones oceanográficas requiere una considerable extrapolación espacial, para incrementar la precisión de la estimación de biomasa de *N. simplex* en el Golfo de California se recomienda analizar los datos hidroacústicos (realizados en Noviembre 2005, enero y julio 2007) entre los volúmenes de dispersión de -66.7 y -69.9 (Sv, dB) (Gómez-Gutiérrez & Robinson,

2006) corroborados con observaciones de cámaras submarinas y las biomasa estimadas en esta tesis a partir de muestreos tipo Bongo para obtener una estimación de biomasa con mejor resolución espacial.

Por ultimo se recomienda hacer estudios morfo-métricos para determinar el tipo de crecimiento (alométrico u isométrico) de *N. simplex* a traves de sus distintas fases de desarrollo ontogenético (calyoptopis, furcilia, juveniles y adultos.

Se recomienda estandarizar el método de estimación de biomasa y producción de biomasa utilizando las mismas unidades y métodos de muestreo para poder hacer comparativos los estudios realizados en distintas regiones y temporadas de la misma especie. Una vez comprendido esto estudiar las tasas vitales y biomasa de otras especies de eupáusidos como *Nematoscelis difficilis* y especies tropicales (*Euphausia eximia*, *E. distinguenda* o *E. tenera*).

13. Literatura citada

- Álvarez-Borrego, S. & J. R. Lara-Lara, 1991. *The physical environment and productivity of the Gulf of California*. Pp 555-567, En: Dauphin, J. P. & Simoneit, B. (Eds.). *The Gulf and peninsular province of the Californias*. *Am. Assoc. Pet. Geol. Mem.*, XXX p.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. *Gulf of California*. Pp 427-449, En: Ketchum, B.H. (Eds.). *Ecosystems of the World, Estuaries and Enclosed Seas*, Elsevier Scientific Pub House, XXX p.
- Baker, A. C. Boden, P. Brinton E. 1990. A practical guide to the euphausiids of the world. *Natural History Museum Publications. London* pp 96
- Bray, J. R. & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349.
- Brinton, E. 1979. Parameters relating to the distribution of planktonic organism, especially euphausiids in the Eastern tropical Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 8(3):125-189.
- Brinton E, A. W. Townsend. 1980. Euphausiids in the Gulf of California. The 1957 cruises. *Calif Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 21:211-236.
- Brinton E, A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *Calif Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 32:228-266.
- Brinton, E., M.D. Ohman, A.W. Townsend, M.D. Knight & A.L. Bridgeman. 1999. Euphausiids of the world ocean, Series: *World diversity Data Base CD-ROM Series Window version 1.0*. Expert Center for Taxonomic Identification, Amsterdam, Netherland.

- Buchholz F 1985. Moulting and growth in euphausiids. Pp 339–345, In: Siegfried, W. R., Condy P. R., and Laws R. M. (Eds.) Antarctic nutrient cycles and food webs. *Sprin. Ber. Heidelberg*, XXX p.
- Bustos-Serrano H , R. Millán-Núñez, R. Cajal-Medrano. 1996. Tidal effect on organic primary productivity in a coastal lagoon of Ballenas channel, Gulf of California. *Cienc. Mar.*, 22(2):215-233.
- Candy, S G. & S. Kawaguchi. 2006. Modelling growth of Antarctic krill. II. Novel approach to describing the growth trajectory. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 306:17-30.
- Castro C, A. S. Mascarenhas, R. Durazo & C. A. Collins. 2000. Variación estacional de la temperatura y salinidad en la entrada del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.*, 26(4):561-583.
- De Silva-Dávila, R. & R. Palomares-García. 1998. Unusual larval growth production of *Nyctiphanes simplex* in Bahía de La Paz, Baja California, México. *J. Crust. Biol.*, 18:490-498.
- De Silva-Dávila, R., R. Palomares-García, A. Martínez-López & M. A. Carballido-Carranza. 2002. Standing stock of *Nyctiphanes simplex* in the southern region of the California Current System. *J. Plankton Res.*, 24:1057-1066.
- Feinberg, L. R., C. T. Shaw & W. T. Peterson. 2006. Larval development of *Euphausia pacifica* in the laboratory: variability in developmental pathways. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 316:127–137.
- Feinberg, L. R., C. T. Shaw & W. T. Peterson. 2007. Long-term laboratory observations of *Euphausia pacifica* fecundity: a comparison of two geographic regions. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 341:141-152.

- García-Pámanes, J. & J. R. Lara-Lara. 2001. Microzooplankton grazing in the Gulf of California. *Cienc. Mar.*, 27(1):73-90.
- Gendron, D. 1992. Population structure of daytime surface swarms of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphausiacea) in the Gulf of California, México. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 87:1-6.
- Gómez-Gutiérrez, J. 1995. Distribution patterns, abundance and population dynamics of the euphausiids *Nyctiphanes simplex* and *Euphausia eximia* in the west coast of Baja California, México. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 119:63-76.
- Gómez-Gutiérrez, J. 2003. Hatching mechanism and accelerated hatching of the eggs of a sac-spawning euphausiid *Nematoscelis difficilis*. *J. Plankton Res.*, 25(11):1397-1411.
- Gómez-Gutiérrez, J. & C. J. Robinson. 1997. Circadian biomass and abundance changes of five euphausiids along the west coast of Baja California Mexico, December 1993. *Cienc. Mar.*, 61:27-35.
- Gómez-Gutiérrez, J. & C. J. Robinson. 2005. Embryonic, early larval development time, hatching mechanism and interbrood period of the sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* Hansen. *J. Plankton Res.*, 27(3):279-295.
- Gómez-Gutiérrez J. & C. J. Robinson. 2006. Tidal current transport of epibenthic swarms of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* in a shallow subtropical bay in Baja California Sur, México. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 320:215-231.
- Gómez-Gutiérrez, G. J., R. De Silva-Dávila & B. E. Lavaniegos. 1996. Growth production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* at the coastal shelf of

Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 138:309-314.

Gómez-Gutiérrez, J., L. R. Feinberg, T. C. Shaw & W. T. Peterson. 2006. Variability in brood size and female length of *Euphausia pacifica* among three populations in the North Pacific. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 323:185-194.

Gómez-Gutiérrez, J., S. Martínez-Gómez & C. J. Robinson. 2007. Influence of termo-haline fronts forced by tide near-surface zooplankton aggregations and community structure in Bahía Magdalen, Mexico. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 346:109-125.

Gómez-Gutiérrez, J., L. R. Feinberg, T. C. Shaw & W. T. Peterson. 2007a. Interannual and geographical variability of the brood size of the euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa spinifera* along the Oregon coast (1999-2004). *Deep-Sea Research Part I: Oceanogr. Res.*, 54:2145-2169.

Gómez-Gutiérrez, J,

Henrik, L., Jefferson T. T., Torkel G. N., & Hansen B. W., 2000. On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 204:65-77.

Hewitt, P. R., J. L. Watkins, M. Naganobu, P. Tshernyshkov, A. S. Brierley, D. A. Demer, S. Kasatkina, Y. Takao, C. Goss, A. Malyshko, M. A. Brandon, S. Kawaguchi, V. Siegel, P. N. Trathan, J. H. Emery, I. Everson & D. G. Miller. 2002. Setting a precautionary catch limit for Antarctic Krill. *Oceanogr.*, 15:26-29.

- Hidalgo-González, R. M. & S. Alvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea. Res. II.*, 51:739-752.
- Hidalgo-González, R. M., S Alvarez-Borrego, C. Fuentes-Yaco & T. Platt. 2005. Satellite-derived total and new phytoplankton production in the Gulf of Mexico. *J. Mar. Sci.*, 34(4):408-417.
- Hosie, G.W. & D. A. Ritz. 1983. Contribution of moulting and eggs to secondary production in *Nyctiphanes australis* (Crustacea: Euphausiacea). *Mar. Biol.*, 77:215-220.
- Hosie, G.W. & D. A. Ritz. 1989. Body shrinkage in the sub-tropical euphausiid *Nyctiphanes australis* G.O. Sars. *J. Plankt. Res.* 11:595-598.
- Ikeda, T. & D. Dixon. 1982. Observations of moulting in Antarctic krill (*Euphausia suberba* Dana). *Austr. J. Mar. Freshwat Res.*, 33:71-76.
- Jerde, C.W. & R. Lasker. 1966. Molting of euphausiid shrimps: Shipboard observations. *Limnol. Oceanogr.* 11:120–124.
- Kanaeva, I. P. & V. Y. Pavlov, 1976. Nekotorye voprosy biologii *Nyctiphanes simplex* Hansen. In: Nejman AA (ed) Makroplankton morej i okeanov. Pishchevaya Promyshlennost 110 Moskva USSR (en ruso)
- Kawaguchi, S., S. G. Candy, R. King, M. Naganobu & S. Nicol. 2006. Modelling growth of Antarctic krill. I. Growth trends with sex, length, season, and region. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 306:1-15.

- Lara-Lara, J. R., R. Millán-Nuñez, J. L. Lara-Osorio & C. Bazán-Guzmán. 1993. Phytoplankton productivity and biomass by size classes, in the central Gulf of California during spring 1985. *Cienc. Mar.*, 19:137-154.
- Lavaniegos, E. B. 1995. Production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* in Bahía Vizcaíno western Baja California. *J. Crust. Biol.*, 15:444-453.
- Lavaniegos, E. B., J. R. Lara-Lara & E. Brinton. 1989. Effects of the 1982-83 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. *Calif Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 30:73-87.
- Lavaniegos, E. B. 1992. Growth and larval development of *Nyctiphanes simplex* in laboratory conditions. *California cooperative Oceanic Fisheries Investigations reports*. 33:162-171
- Lavin, M.F. & S.G. Marinine. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Departamento de Oceanografía Física, CICESE, Ensenada, Baja California, México*, 173-204.
- Lluch-Cota, S. E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanol. Acta*, 23:731-740.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. PC-ORD, CD version 4.26 beta. MjM software. Glanden Beach, Oregon, USA. webpage, <http://www.pcord.com>.
- McCune, B., Grace, J. & D. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. *MjM software designs*. Gleneden Beach, OR

- McGaffin, A. F., S. Nicol & D. A. Ritz, 2002. Changes in muscle tissue of shrinking Antarctic krill. *Polar Biol.* 25:180-186.
- Marinovic, B. & M. Mangel. 1999. Krill can shrink as an ecological adaptation to temporally unfavorable conditions. *Ecol. Lett.*, 2:338-243.
- Martínez-Gómez, S. 2006. *Variabilidad circadiana y biomasa de zooplancton asociado a frentes de marea en Bahía Magdalena, BCS, México*. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS, México.
- Morales-Zárate, M. V., F. Arreguín-Sánchez, J. López-Martínez & S. E. Lluch-Cota. 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecol. Modelling*, 174:331-345.
- Nicol, S., M. Stolp, T. Cochran, P. Geijssel & Marshall. 1992. Growth and shrinkage of Antarctic krill *Euphausia superba* from the Indian Ocean sector of the Southern Ocean during summer. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 89:175-181.
- Nicol, S., W. K. De La Mare & M. Stolp. 1995. The energetic cost of egg production in Antarctic krill, (*Euphausia superba* Dana). *Antarctic. Sci.*, 7:25-30.
- Pauly, D. & Christensen, V. 1996. Mass-Balance Models of North-Eastern Pacific Ecosystems. *Fisheries Centre Research Report*, 4(1), 131 pp.
- Pinchuk, A. I. & R. R. Hopcroft. 2006a. Egg production and early development of *Thysanoessa inermis* and *Euphausia pacifica* (Crustacea:Euphausiacea) in the northern Gulf of Alaska. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 332:206-215.

- Pinchuk, A. I. & R. R. Hopcroft. 2006b. Seasonal variations in the growth rates of euphausiids (*Thysanoessa inermis*, *T. spinifera*, and *Euphausia pacifica*) from the northern Gulf of Alaska. *Mar. Biol.*, 10:483-493.
- Polis, G. A. & S. D. Hurd. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *Amer. Nat.*, 147:396-423.
- Ritz, D. A. & G. W. Hosie. 1982. Production of the euphausiid *Nectiphanes australis* in Storm Bay, South-Eastern Tasmania. *Mar. Biol.*, 68:103-108.
- Roden GI & G. W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California, *J. Mar. Res.*, 18:10-35.
- Ross. R. M., K. L. Daly & S. English. 1982. Reproductive cycle and fecundity of *Euphausia pacifica* in Puget Sound, Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 27:304-314.
- Ross. R. M., L. B. Quetin, K. S. Baker, M. Vernet & R. C. Smitch. 2000. Growth limitation in young *Euphausia superba* under field conditions. *Limnol. Oceanogr.*, 45:31-43.
- Sampson, L., F. Galván-Magaña, R. De Silva-Dávila, S. Aguíñiga-García & J. B. O'Sullivan. En prensa. Diet and trophic position of the devil rays *Mobula thurstoni* and *Mobula japonica* as inferred from stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*
- Santamaría-Del Angel E., S. Álvarez-Borrego & F. E. Müller-Karger. 1994. The 1982-1984. El Niño in the Gulf of California as seen in the coastal zone scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99:7423-7431.

- Santamaría-Del Angel, E., S. Álvarez-Borrego, R. Millan-Núñez & F. E. Müller-Karger. 1999. Sobre el efecto de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49:207-212.
- Smith. P. E. & S. Richardson. 1979. *Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos*. FAO. Doc. Tec. de Pesca. 175:1-107.
- Soto-Mardones, L., S. G. Marinone & A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Cienc. Mar.*, 25:1-30.
- Sun, S., W. De La Mare & S. Nicol. 1995. The compound eye as an indicator of age and shrinkage in Antarctic krill. *Antarct. Sci.* 7:387-392
- Tarling, G. A. & Cuzin-Roudy, J. 2003. Synchronization in the moulting and spawning activity in the northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and its effect in recruitment. *Limol. Oceanogr.*, 48:2020-2033.
- Theilacker, G. H., Lo, N. CH. & Townsend, A. W. 1993 An immunochemical approach to quantifying predation by euphausiids on the early stages of anchovy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 92, 35-50.
- Thunell, R. C. 1998. Seasonal and annual variability in particle fluxes in the Gulf of California: A response to climate forcing. *Deep-Sea Res.*, 45:2059-2083.
- Tremblay, N. 2008. *Variación estacional de los indicadores de estrés oxidativo asociada a la migración vertical de los eufáusidos subtropicales del Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S., México, 125 p.

- Valdez-Holguin, J. E., G. Gaxiola-Castro & R. Cervantes-Duarte. 1995. Primary productivity in the Gulf of California, calculated from the relationship between superficial irradiance and chlorophyll in the euphotic zone. *Cienc. Mar.*, 21:311-32.
- Wiedenmann. J., K Cresswell & M. Mangel. 2008. Temperature-dependent growth of Antarctic krill: predictions for a changing climate from a cohort model. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 358:191-202.
- Zavala-Hernández, C. 2007. *Estrategias reproductivas en tres especies de eufáusidos (Crustácea: Euphausiacea) subtropicales en el Golfo de California*. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 87p.