INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

CICIMAR-IPN

IDENTIFICACIÓN MOLECULAR, DISTRIBUCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE LARVAS DE *AUXIS* SPP. Y SU RELACIÓN CON UN REMOLINO CICLÓNICO EN EL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN

MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MARÍA JOSÉ OCHOA MUÑOZ

LA PAZ, B.C.S, DICIEMBRE DEL 2015

SIP-14 BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **12** del mes de **Noviembre** del **2015** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de **CICIMAR** para examinar la tesis titulada:

"IDENTIFICACIÓN MOLECULAR, DISTRIBUCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE LARVAS DE *Auxis* spp. Y SU RELACIÓN CON UN REMOLINO CICLÓNICO EN EL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

OCHOA	**MUÑOZ**	**MARÍA JOSÉ**
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

A	1	4	0	5	5	9

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron ***APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS***, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO
Directora de Tesis

DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ ROSENBERG
2ª. Directora de Tesis

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

DR. NOÉ DÍAZ VILORIA

DR. MAURICIO LANDAETA DÍAZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARIA MARGARITA CASAS VALDEZ

PODER EJECUTIVO FEDERAL
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
MÉXICO, D.F.

I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 30 del mes de Noviembre del año 2015

El (la) que suscribe BM. MARÍA JOSÉ OCHOA MUÑOZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A140559 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO y DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ ROSENBERG

y cede los derechos del trabajo titulado:

"IDENTIFICACION MOLECULAR, DISTRIBUCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE LARVAS DE *Auxis* spp.

Y SU RELACIÓN CON UN REMOLINO CICLÓNICO EN EL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **maria.jose.8a@gmail.com - lsvelasc@gmail.com - srosenbe@ipn.mx**

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. MARÍA JOSÉ OCHOA MUÑOZ

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, por aceptarme y formar parte de esta institución, la cual permitió llevar a cabo la realización de esta tesis.

Al CONACYT por otorgarme la beca de maestría durante el periodo de terminación de esta 2014-2015.

Al proyecto SEP-CONACYT 105922: “Asociación de larvas de peces, hábitat trófico y su relación con la estructura física en remolinos del Golfo California” de la Dra. Laura Sánchez Velasco.

Al Laboratorio de Plancton y Ecología Marina de CICIMAR-IPN.

Al equipo de trabajo LEGOZ.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS I

LISTA DE TABLAS VI

GLOSARIO IX

RESUMEN XII

ABSTRACT XIV

1. INTRODUCCIÓN 1

2. ANTECEDENTES 6

2.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp. 6

2.2. Distribución de larvas de *Auxis* spp. y otras especies en remolinos de mesoescala 9

2.3. Dieta en larvas de *Auxis* spp. y otras especies de escómbridos 12

3. JUSTIFICACIÓN 15

4. HIPÓTESIS 17

5. OBJETIVOS 18

5.1. Objetivo general 18

5.2. Objetivos específicos 18

6. ÁREA DE ESTUDIO 19

7. MATERIALES Y MÉTODOS 21

7.1. Trabajo de campo 21

7.1.1. Obtención de datos oceanográficos para análisis de hábitos alimentarios de larvas de *Auxis* spp. en un remolino ciclónico 21

7.1.2. Obtención de muestras de zooplancton y adultos de *A. thazard* y *A. rochei* 22

7.2. Identificación de larvas de *Auxis* spp. 23

7.2.1. Análisis morfológico de larvas de *Auxis* spp. 23

7.2.2. Análisis molecular de larvas y adultos de *Auxis* spp. 25
7.2.2.1. Extracción de ADN 25
7.2.2.2. Amplificación (PCR) de 16S y COI de ADN_{mt} 25
7.2.2.3. Análisis de secuencias (16S y COI) 26
7.2.3. Análisis de patrones pigmentarios de larvas identificadas genéticamente 27
7.3. Distribución y estrategias alimentarias de larvas de *Auxis* spp. 27
7.3.1. Análisis de laboratorio y obtención de datos biológico 27
7.3.2. Análisis de contenido estomacal de larvas de peces 28
7.3.3. Análisis de los datos 29
8. RESULTADOS 33
8.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp. 33
8.1.1. Análisis genético 33
8.1.2. Análisis morfológico de larvas de *A. thazard* y *A. rochei* 44
8.1.2.1. Morfometría 44
8.1.2.2. Patrones de pigmentación 45
8.2. Distribución y estrategias alimentarias de larvas de *Auxis* spp. 48
8.2.1. Parámetros oceanográficos, distribución y abundancia de larvas de *Auxis* spp. 48
8.2.2. Descripción de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 58
8.2.3. Relaciones morfométricas de larvas *Auxis* spp. y sus presas 63
8.2.4. Éxito alimentario de larvas de *Auxis* spp. 69
8.2.5. Análisis multivariado de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 73
9. DISCUSIÓN 83
9.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp. 83

9.2. Distribución y abundancias de larvas de *Auxis* spp. en relación a un remolino ciclónico 87

9.3. Hábitos alimentarios de larvas de *Auxis* spp. en relación a un remolino ciclónico 90

9.4. Modelo conceptual descriptivo 96

10. CONCLUSIÓN 100

11. LITERATURA CITADA 101

12. APÉNDICE 114

12.1. Apéndice I: Fotografías de larvas identificadas molecularmente (COI) 114

12.2. Apéndice II: Presas encontradas en los contenidos estomacales de larvas de *Auxis* spp. 123

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diferencias entre *A. thazard* (arriba) y *A. rochei* (abajo) en relación entre el corselete y la aleta pectoral 8 (línea izquierda) y el origen del corselete desde la segunda aleta dorsal (línea derecha). Obtenido de (Collette & Aadland, 1996). 8

Figura 2. A) Área de estudio en recuadro gris. B) Estaciones de muestreos, empleadas para identificación molecular, en el Golfo de California durante Julio 2011 (círculo), Abril 2012 (cuadrado) y Junio 2014 (triángulo). 20

Figura 3. A) Área de estudio en recuadro gris. B) Estaciones de muestreos, empleadas para análisis de distribución y alimentación, en el Golfo de California durante Julio de 2011 con imagen de concentraciones de clorofila *a* superficial (MODIS-AQUA LAC). 20

Figura 4. Morfometría aplicada a larvas de *Auxis* spp. para posterior análisis genético, obtenida de Rebollar (2000)..... 24

Figura 5. Mediciones morfométricas realizadas a larvas de peces de *Auxis* spp., para cada estadio de desarrollo. A) Preflexión, B) Flexión y C) Postflexión. Largo de mandíbula superior (LMS, µm) y longitud estándar (LE, mm). 28

Figura 6. Región de estudio y estaciones de muestreo en el Golfo de California durante de 2011. Los colores de las estaciones determinan los HLP del margen (negro), centro (blanco) y fuera del remolino (gris). A) HLP estrato superficial, B) HLP estrato medio, C) HLP según estratos..... 30

Figura 7. Árbol del vecino más cercano para la fracción COI (533 pb). Los valores de las ramas indican el soporte de los grupos después de 5000 réplicas de remuestreo. L: larva, A: adulto. 39

Figura 8. Árbol del vecino más cercano para la fracción 16S (570 pb). Los valores de las ramas indican el soporte de las agrupaciones después de 5000 réplicas de remuestreo. L: larva, A: adulto. 43

Figura 9. Estaciones de muestreos en el Golfo de California durante Julio y Agosto 2011, Abril y Mayo 2012 y Junio 2014. Se destacan con círculo en color

negro las estaciones donde se encontraron larvas de *A. rochei*, en gris larvas de *A. thazard*, en blanco donde se encontraron ambas especies y la cruz donde no se colectaron los adultos. 44

Figura 10. Comparación de pigmentos en larvas de *A. rochei* y *A. thazard* según estadio de desarrollo. Longitud estándar promedio (LE) y número de larvas analizadas (N). En azul los pigmentos presentes en el total de las larvas analizadas y en rojo los pigmentos que varían entre cada individuo. 48

Figura 11. Distribución vertical de temperatura conservativa θ (°C) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico. 49

Figura 12. Distribución vertical de salinidad práctica (g/kg) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico. 49

Figura 13. Distribución vertical de oxígeno (ml/L) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico. 50

Figura 14. Distribución vertical de clorofila *a* (mg/m^3) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico. 50

Figura 15. Distribución vertical de temperatura conservativa θ (°C) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico. 51

Figura 16. Distribución vertical de salinidad práctica (g/kg) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico. 52

Figura 17. Distribución vertical de oxígeno (ml/L) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico. 52

Figura 18. Distribución vertical de clorofila *a* (mg/m^3) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico. 53

Figura 19. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas

(temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro). 54

Figura 20. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en preflexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro). 55

Figura 21. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en flexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro). 56

Figura 22. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en postflexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro). 57

Figura 23. Porcentaje de larvas de *Auxis* spp. con (blanco) y sin (negro) contenido estomacal, según el tiempo local (h). 58

Figura 24. Variación del índice de importancia relativa (IIR, %) de las presas de larvas de *Auxis* spp. en relación al estadio de desarrollo y para cada HLP. Los ítems presas se encuentran agrupados en las categorías de restos (otros), copépodos, copepoditos, metanauplios, nauplios y apendicularias. 63

Figura 25. Regresión lineal entre variables morfométricas de larvas de *Auxis* spp. Longitud de la mandíbula superior (LMS, mm) y longitud estándar (LE, mm). 64

Figura 26. Regresión lineal entre variables morfométricas de larvas de *Auxis* spp. Longitud de la mandíbula superior (LMS, mm) y longitud estándar (LE, mm) según HLP. A) HLP margen del remolino, B) HLP centro del remolino y C) HLP fuera del remolino..... 66

Figura 27. Regresión lineal entre morfometría de larvas de peces y sus presas. A) Longitud estándar (LE, mm) y número total de presas por estómago (InA, n°). B) Longitud de la mandíbula superior (LMS, µm) y ancho máximo de las presas por estómago (AMPE, µm). C) Longitud estándar (LE, mm) y volumen total de presas por estómago (VTPE, μm^3). 68

Figura 28. Éxito alimentario de larvas de Auxis spp. por cada HLP, en diferentes estadios de desarrollo, medido como número total de presas por estómago (InA, número), volumen total de presas por estómago (VTPE, μm^3) y ancho promedio de presas por estómago (APPE, µm). (*) indica diferencia significativa entre HLP, (**) indica diferencia significativa entre estadios de desarrollo. 73

Figura 29. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 9 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de InA. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3), C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino. 76

Figura 30. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 9 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de APPE. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3),

C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino. 79

Figura 31. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 10 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de VTPE. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3), C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino. 82

Figura 32. Modelo conceptual sobre las estrategias de alimentación de las larvas de *Auxis* spp. según estadios de desarrollo y HLP. El grosor de las flechas indica el nivel de relación (baja, media y alta, siendo de nivel alto las flechas de mayor grosor) de los componentes del modelo..... 99

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Iniciadores utilizados en la amplificación de las fracciones COI y 16S de ADN mitocondrial. 26

Tabla 2. Información de larvas de escómbridos identificadas molecularmente con fracción COI. *A*. *rochei* (*A.r*.), *A*. *thazard* (*A.r*.), *E. lineatus* (*E.l*.), longitud estándar (LE, mm), longitud cefálica (LC, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), altura máxima del cuerpo (MC, mm), diámetro del ojo (DO, mm), distancia del hocico al ojo (HO, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm)..... 34

Tabla 3. Información de larvas de escómbridos identificadas molecularmente con fracción 16S. *Auxis* spp. (*A.*), longitud estándar (LE, mm), longitud cefálica (LC, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), altura máxima del cuerpo (MC, mm), diámetro del ojo (DO, mm), distancia del hocico al ojo (HO, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm)..... 35

Tabla 4. Porcentajes de divergencia genéticas de las fracciones COI entre larvas de *Auxis* spp. y adultos de *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus*, con su respectiva fecha de muestreo (año y mes) y estación. Larvas en gris claro *A. rochei,* en gris oscuro *A. thazard* y en blanco *E. lineatus*. 37

Tabla 5. Intervalos de divergencia genética intraespecífica e interespecífica (%) para la fracción COI, entre *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California. 38

Tabla 6. Porcentajes de divergencia genéticas de las fracciones 16S entre larvas de *Auxis* spp. y adultos de *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California..... 41

Tabla 7. Intervalos de divergencia genética intraespecífica e interespecífica (%) para la fracción 16S entre *A. rochei* (adultos)*, A. thazard* (adultos) y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California. 42

Tabla 8. Proporciones morfométricas de larvas de *A. rochei* y *A. thazard*. Longitud estándar (LE, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm), diámetro del ojo (DO, mm). 45

Tabla 9. Revisión de pigmentos de larvas de *A. rochei* y *A. thazard* identificadas molecularmente (COI). Longitud estándar (LE, mm). 46

Tabla 10. Composición de la dieta de larvas de *Auxis* spp. del Golfo de California. Índice numérico (N, %), frecuencia de ocurrencia (F, %), índice volumétrico (V, %) e índice de importancia relativa (IIR, %). 60

Tabla 11. Composición de la dieta de larvas de *Auxis* spp. del Golfo de California, a partir del %IIR según estadio de desarrollo. 62

Tabla 12. Resumen de morfometría según estadio de desarrollo de las larvas de *Auxis* spp. capturadas durante Junio de 2011, al sur del Golfo de California. 64

Tabla 13. PERMANOVA de las matrices de cada indicador de éxito alimentario (Intensidad alimentaria, InA; ancho de presas promedio por estómago, APPE; volumen total de presas por estómago, VTPE) para los factores HLP y estadio de desarrollo. (*) indica diferencia significativa. Número de permutaciones: 9999. 70

Tabla 14. PERMANOVA de una vía de las matrices de cada indicador de éxito alimentario (Intensidad alimentaria, InA; ancho de presas promedio por estómago, APPE; volumen total de presas por estómago, VTPE) para los factores HLP y estadio de desarrollo por separado. (*) indica diferencia significativa. Número de permutaciones: 9999. 72

Tabla 15. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con la InA de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 74

Tabla 16. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con la InA de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 75

Tabla 17. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: InA. 75

Tabla 18. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el APPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 77

Tabla 19. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el APPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 78

Tabla 20. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: APPE. 78

Tabla 21. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el VTPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 80

Tabla 22. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el VTPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp. 81

Tabla 23. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: VTPE. 81

Tabla 24. Estudios de dieta en larvas de *Auxis* spp. 91

GLOSARIO

ADN: ácido desoxirribonucleico, biopolímero cuyas unidades son desoxirribonucleótidos, cada uno compuesto por una base nitrogenada, un azúcar y un fosfato. Constituye el material genético de las células y contiene en su secuencia la información para la síntesis de proteínas.

Caracteres merísticos: estructuras contables que se producen en serie (por ejemplo, miómeros, vértebras, radios de la aleta).

Ciclónico: movimiento en sentido antihorario en el Hemisferio Norte y en sentido horario en el Hemisferio Sur.

Convergencia: situación en la que diferentes masas de agua se unen, generalmente resulta en el hundimiento de las aguas superficiales

Cleitro: hueso vertical alargado en parte pectoral en la unión de la cabeza y el cuerpo de los peces.

Divergencia: flujo horizontal de agua lejos de la costa o lejos de un centro común.

Dorsal: parte superior del cuerpo; opuesto de ventral.

Género: categoría taxonómica a la que todas las especies deben pertenecer y que puede contener una sola especie o un grupo de especies monofilético.

Historia de vida temprana: fase temprana en la vida que abarca las etapas de desarrollo de huevo a juvenil.

Estómago: parte ensanchada del aparato digestivo, situada entre el esófago y el intestino, cuyas paredes segregan los fermentos gástricos.

Hábitat: lugar de condiciones apropiadas para que viva un organismo, especie o comunidad animal o vegetal.

Flexión: etapa (o proceso) cuando el urostilo se dobla dorsalmente simultáneamente con el desarrollo de los radios principales y los huesos hipurales

en la aleta caudal. Las etapas de flexión de la notocorda son: preflexión, etapa previa a la curvatura inicial de la punta de la notocorda; y postflexión, se refiere a la etapa después de la finalización de la flexión de la notocorda.

Gen: secuencia de ADN que constituye la unidad funcional para la transmisión de los caracteres hereditarios.

Golfo: parte del mar que se extiende hacia la tierra entre dos cabos, por lo general mayor que una bahía.

Hipurales: serie de huesos derivadas de las espinas hemáticos de las últimas vértebras que apoyan principales radios de la aleta caudal.

Ictioplancton: comunidad del zooplancton que consiste en huevos y estadios larvales de peces.

Istmo: región ventral de la cabeza debajo de las branquias, generalmente son estrechos, conecta la yugular y región cleitral.

Larva: estadio de desarrollo animal, cuando ha eclosionado del huevo, pero aún no ha adquirido la forma y la organización propia de los adultos de su especie, debe transformarse o realizar una metamorfosis antes de asumir características juvenil o adulto.

Larva de primera alimentación: larva que ha utilizado la totalidad o la mayor parte de su vitelo y son capaces de capturar presas, es decir comienza la alimentación exógena.

Melanóforo: célula que contiene melanina; células ameboides de pigmento negro o marrón de varias formas y tamaños derivados de la región de la cresta neural del embrión.

Miómeros: segmentos musculares del cuerpo que ocurren en serie; aproximadamente igual al número de vértebras en adultos. Los miómeros preanales se definen como todos los miómeros anteriores a una vertical hasta el

borde posterior del ano y los miómeros postanales son aquellos miómeros posteriores a una vertical desde el borde posterior del ano. En muchos peces el número de miómeros preanales y postanales se aproximan al número de vértebras precaudales (abdominal) y caudales, respectivamente.

Mitocondria: organelo de gran tamaño cuya función principal es llevar a cabo la respiración celular aeróbica, que tiene como función la producción de energía en forma de moléculas de ATP y presenta un sistema genético propio.

Notocorda: eje de soporte longitudinal del cuerpo que es reemplazado en fase juvenil como soporte de la columna vertebral en los peces teleósteos.

Pedúnculo caudal: parte estrecha de la cola entre el extremo posterior de la aleta anal o dorsal y la base de la aleta caudal.

Península: tierra cercada por el agua, y que solo por una parte relativamente estrecha está unida y tiene comunicación con otra tierra de extensión mayor.

Plancton: conjunto de organismos animales y vegetales, generalmente diminutos, que flotan y son desplazados pasivamente por las corrientes en aguas saladas o dulces.

Surgencia: proceso por el cual asciende agua sub-superficial a la superficie a otra menor, generalmente como consecuencia de la divergencia y las corrientes costa afuera.

Termoclina: gradiente vertical pronunciado de temperatura negativa de alguna capa de aguas que resulta apreciablemente superior a los gradientes de las capas superiores e inferiores; también, capa en la que se produce dicho gradiente.

Urostilo: estructura ósea compleja en el extremo de la columna vertebral formada a partir de la fusión de varias vértebras (por lo general hacia arriba); los elementos de soporte de la aleta caudal se unen a ésta fusión de vértebras.

RESUMEN

Las larvas de *Auxis* spp. presentan dificultades en la identificación y son abundantes durante verano en el Golfo de California. Considerando los problemas de identificación y la susceptibilidad de larvas a los cambios fisicoquímicos en la columna de agua, el objetivo es identificar molecularmente las larvas de *Auxis* spp., analizar su distribución y conocer hábitos alimentarios en un área influenciada por un remolino ciclónico. Las larvas fueron obtenidas mediante arrastres multinivel de zooplancton, en tres cruceros oceanográficos en el sur del Golfo de California y en aguas adyacentes. Mediante análisis genéticos (COI), se logró determinar la presencia *A. thazard* (n=7) y de *A. rochei* (n=15). Sin embargo, las características morfométricas y patrones pigmentarios no permitieron distinguirlas en cada estadio de desarrollo. El patrón de distribución de larvas de *Auxis* spp. mostró mayor abundancia en zonas con alta concentración de clorofila (>0.5 mg/m^3), aguas cálidas (>25 °C) y oxigenadas (>3 mL/L) sobre la termoclina, además en el margen del remolino ciclónico se observó altas. Se determinaron tres hábitats de larvas de peces (HLP): HLP centro del remolino, HLP margen del remolino y HLP fuera del remolino. Se analizó el contenido estomacal de 598 larvas de *Auxis* spp. donde la incidencia alimentaria fue 22%, se detectó una alimentación diurna de tipo carnívora, el rango de presas por estómago varió entre 1-22, siendo nauplios de crustáceos y apendicularias las presas más importantes en la dieta de las larvas en todos los estadios de desarrollo y HLP en el que se encontraron. Las larvas en preflexión se alimentaron en mayor proporción de nauplios de crustáceos, disminuyeron la cantidad a medida que se desarrollaron y aumentaron la proporción de apendicularias. En el HLP fuera del remolino las larvas se alimentaron en mayor proporción de apendicularias y en el HLP del centro del remolino aumentó el consumo de estadios naupliares de crustáceos. Por lo tanto, las larvas de las especies de *Auxis* spp. aún no logran ser diferenciadas morfológicamente, por lo que se recomienda su identificación a nivel de género y su identificación a nivel de especie mediante marcadores moleculares. Además, se observó que los diferentes HLP influyeron en las

proporciones de las dos presas más importantes de larvas de *Auxis* spp. variando en cada HLP y en los diferentes estadios de desarrollo.

ABSTRACT

The larvae of *Auxis* spp. have shown difficulties with identification, particularly in larval on preflexion and flexion stages. As well as, larvae of this genus are abundant during summer in the Gulf of California, where there has been high mesoscale activity. Considering the problems of identification and susceptibility of larvae to physicochemical changes in the water column, the aim of this study is to identify molecularly the larvae of *Auxis* spp., distinguish pigmentation patterns between species, to analyze the distribution and to know feeding habits an area influenced by a cyclonic eddy. Larvae were obtained by multilevel zooplankton tows in three oceanographic cruises in the southern Gulf of California and adjacent waters. Through genetic analysis (COI), it was determined the presence *A. thazard* (7) and *A. rochei* (15). However, morphometric and pigmentary characteristics distinguish patterns not allowed on each stage of development. The distribution pattern of larvae of *Auxis* spp. showed as a preferred habitat areas with high concentrations of chlorophyll (>0.5 mg/m^3), warm waters (>25 °C) and oxygen (>3 mL/L) above the thermocline, although higher abundances were observed in the margin of a cyclonic eddy. Three habitats of fish larvae (LFH) were determined: LFH center eddy, LFH margin eddy and LFH outside eddy. A total of 598 stomachs of *Auxis* spp larvae were analyzed. The food incidence was 22%, the larvae are carnivorous, fed at daytime and the preys vary from 1 to 22 per stomach, the most important prey of larvae in all stages of development and LFH were nauplii of crustaceans and appendicularians. The larvae fed in preflexion stage nauplii of crustaceans in more proportion, decreasing the amount as it develops and increases the proportion of appendicularians. In the LFH outside the eddy the larvae fed higher proportion of the appendicularians and increased consumption of nauplii of crustaceans in LFH of centre the eddy. Therefore, larvae species *Auxis* spp. in the southern Gulf of California still manage to be differentiated morphologically so its identification is recommended to genus. It was also noted that different LFH influenced the proportions of the two major preys of larval diet of *Auxis* spp. varying the ratio in each stage.

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento sobre estadios tempranos de peces es importante para completar la información base de la ecología y dinámica de las poblaciones debido a que las mayores mortalidades ocurren durante la etapa larval y determinan el reclutamiento de las especies. Incluso la identificación de las especies de peces, en todos sus estadios de desarrollo, es clave para investigación de estudios biológicos y ecológicos que permiten un mejor entendimiento en el manejo de los recursos (Ahlstrom & Moser, 1976). La precisión y correcta identificación de larvas de peces permite mejorar el conocimiento sobre las áreas y periodos de reproducción de cada especie, es por esto que se utilizan un conjunto de herramientas, tales como: merística, morfometría, patrones pigmentarios y características propias de cada especie para la clasificación de los organismos. Sin embargo, la clasificación taxonómica es compleja ya que, los organismos del mismo género pueden presentar las características similares o iguales entre especies, sobretodo en estadios tempranos de preflexión y flexión, o bien, diferentes taxónomos pueden presentar diferentes capacidades y habilidades en su identificación. Es por esto que la taxonomía clásica de larvas de peces ha sido complementada con diferentes técnicas moleculares que permiten la identificación a nivel de especie (Ko et al., 2013).

Igual de importante es comprender el sistema oceánico en que se desarrollan las larvas de peces ya que, está compuesto por un conjunto de estructuras oceanográficas altamente dinámicas que generan procesos de diferentes escalas de tiempo y espacio. El movimiento y la circulación de estas estructuras oceanográficas puede promover el sistema biológico marino potenciando el desarrollo de organismos de plancton (Bakun, 1996). Esto a su vez, puede generar diversas respuestas adaptativas de diferentes especies de peces, ya que incrementa la productividad local y potencia el crecimiento de organismos y aumenta la mortalidad por predación. Sin embargo, hay organismos

que se adaptan a baja productividad con la consecuencia de un menor crecimiento y menor mortalidad por depredación (Mann & Lazier, 2006).

Un ejemplo de la relación físico-biológica en el océano son los remolinos de mesoescala, cuya dinámica varía dependiendo del hemisferio y la etapa de desarrollo en que se encuentren. Esto influye en la supervivencia de varias especies de peces en todos los niveles tróficos, ya que, favorece la disponibilidad de presas e interviene en el transporte o retención de organismos en estadios de desarrollo temprano (Bakun, 2013).

El viento es uno de los principales factores físicos que influyen en la circulación superficial oceánica, generando la dinámica de las corrientes a nivel mundial. Muchas de ellas circulan cercanas a las costas de los continentes, pero luego que estas se alejan de la costa o bien son perturbadas por la fuerte acción del viento que genera una inestabilidad en la corriente y comienza a generar oscilaciones o meandros (Barton et al., 1993; Mann & Lazier, 2006). Estos meandros originarán los remolinos de mesoescala que giran en dos sentidos, en el caso del hemisferio norte los remolinos ciclónicos giran en contra de las manecillas del reloj, y los remolinos anticiclónicos giran en sentido de las manecillas del reloj, lo opuesto ocurre en el hemisferio sur. El sentido del remolino provoca la elevación de la termoclina en el centro de los remolinos ciclónicos y el hundimiento de ésta en el centro de los remolinos anticiclónicos. Una vez formados los remolinos ciclónicos presentarán una divergencia en el centro y los remolinos anticiclónicos generan convergencia. Es importante destacar que cuando ambos tipos de remolinos pueden encontrarse en proceso de formación o decaimiento, pueden se comportar de manera inversa en el centro del remolino, es decir, un remolino ciclónico puede generarán convergencia en el centro del remolino, cuando su fuerza de giro es perturbada y comienza su etapa de decaimiento (Bakun, 2006).

Debido a las características baroclínicas de estos procesos de mesoescala, los gradientes de los parámetros fisicoquímicos en la columna de agua,

influenciados por ellos, generarán patrones de distribución vertical y horizontal de organismos del plancton, tendiendo a agruparlos o dispersarlos (Lobel & Robinson, 1988; Mackas et al., 2005). Con estas diferencias fisicoquímicas, la abundancia y composición del plancton en diferentes áreas de un remolino de mesoescala varían dependiendo de la capacidad de adaptación y rangos de tolerancia de las especies presentes (Bakun, 1996). Además, considerando la definición de hábitat dada por Costello et al. (Costello, 2009) quienes lo determinan como "ambiente físico en el cual una especie o un ensamble de especies viven" y que "el hábitat puede ser geofísico o biogénico logrando operar en diferentes escalas de tiempo y espacio", se pueden determinar uno o más hábitats dentro de un mismo remolino considerando las diferencias de temperatura, salinidad, concentraciones de clorofila, etc., que pueden existir en el margen o centro del remolino.

Adicionalmente, la comprensión del comportamiento y estrategias alimentarias en larvas de peces permiten conocer cómo se desarrolla el organismo en el medio que habita y cómo son sus relaciones tróficas con las distintas especies que comparten una misma área (Hunter, 1980; Herrera & Balbontin, 1988). Los estadios tempranos de vida en los peces son altamente susceptibles a la variabilidad ambiental y disponibilidad de alimento, particularmente en la etapa de primera alimentación, cuando la larva carece de movimiento propio y el vitelo es absorbido totalmente por el organismo, iniciando así, la alimentación exógena (Herrera & Balbontin, 1988; Valenzuela et al., 1995; Yúfera & Darias, 2007). Sin embargo, el estudio de las estrategias de alimentación de las larvas de peces es complejo, ya que además de la disponibilidad del alimento (composición y abundancia de la presa), intervienen otras variables intrínsecas del depredador que pueden afectar el desarrollo larval (Hyslop, 1980; Valenzuela et al., 1995). Por ejemplo, la selectividad del alimento está condicionada por el tamaño de la boca y la palatabilidad del depredador y así como la condición nutricional de la presa; y esto se combina con el tamaño de la presa disponible, su abundancia y tipo de

natación, entre otros factores (Hunter, 1980; Valenzuela et al., 1995; Young & Davis, 1990).

Los tipos de alimentación en larvas de peces varían entre especies, dependiendo del comportamiento y la capacidad de absorción de las presas, y también dependen del estadio de desarrollo de la larva, ya que, pueden cambiar de estrategia alimentaria en los diferentes estadios de desarrollo (Hyslop, 1980). Existen larvas que se alimentan de diferentes organismos del zooplancton, como: copépodos, cladóceros, larvas de crustáceos y moluscos, entre otros; los cuales han sido ampliamente registrado en las diferentes especies (Sampey et al., 2007; Turner, 2004). También existen especies que son omnívoras, alimentándose de fitoplancton y zooplancton, como las larvas de *Strangomera bentincki* (Norman 1936) y *Ammodytes americanus* (DeKay 1842) (Monteleone & Peterson, 1986; Llanos-Rivera et al., 2004;). Las especies que pueden ser herbívoras, alimentándose principalmente de fitoplancton, son larvas que se encuentran en estadio de preflexión, como es el caso de los clupeidos (Hunter, 1980). Incluso se ha registrado canibalismo en larvas varias de especies escómbridos, a pesar de que gran parte de su dieta está compuesta por apendicularias y salpas, depredan sobre larvas de la misma o diferentes especies (Shoji & Tanaka, 2005; Sampey et al., 2007; Llopiz et al., 2010).

Es así como varias investigaciones tratan de relacionar la temperatura o concentración de clorofila, con la distribución y estrategias alimentarias de larvas de peces. Uno de éstos trabajos (Sabatés et al., 2015) logra relacionar la dieta de larvas de *Mullus barbatus* (Linnaeus 1758) con la distribución vertical y horizontal al Noroeste del Mar Mediterráneo durante un período de baja productividad del área de estudio. Las larvas presentaron alta abundancia asociada a aguas superficiales de baja salinidad, donde también se observaron altas abundancias de cladóceros, los cuales conformaron cerca de la mitad de las presas, en larvas mayores a 8 mm, pero las larvas de menor longitud consumieron nauplios de copépodos, abarcando entre el 70% y 80% del total de presas ingeridas (Sabatés

et al., 2015). Sin embargo, aún no existe registro sobre la dieta de larvas de peces con distribución asociada a remolinos de mesoescala.

Pero, ¿qué sucede con las estrategias alimentarias en larvas de peces cuando su distribución está asociada a procesos de mesoescala? Todos los antecedentes anteriormente mencionados no consideraron el impacto de la variabilidad ambiental asociada a las estructuras hidrográficas, como remolinos o frentes, en las estrategias de alimentación larvas de peces. Sin embargo, son la base para proyectar muestreos adecuados y generar premisas para continuar investigando sobre la dinámica trófica de diferentes especies de larvas de peces en escenarios oceanográficos distintos, incluso adversos para la sobrevivencia larval. Además, la presencia de larvas de *Auxis* spp. en los tres estudios sobre remolinos de mesoescala en el sur del Golfo California (Contreras-Catala et al., 2012; Sánchez-Velasco et al., 2013; Apango-Figueroa et al., 2015), genera la oportunidad de analizar aspectos de la alimentación durante el desarrollo de larvas de éste género en relación a efectos de estructuras hidrográficas de mesoescala.

2. ANTECEDENTES

2.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp.

El género *Auxis* fue considerado dentro de la familia de los escómbridos desde 1829, en el trabajo titulado “Règne Animal” realizado por Cuvier. Desde esa época hasta el presente, dicho género ha sido reclasificado continuamente, hasta que se consideró dentro de la tribu Thunnini (Uchida, 1981). Determinar el número de especies que pertenecen al género ha sido igual de complejo, provocando una amplia cantidad de nombres para las mismas especies en diferentes partes del mundo, incluso para evadir la confusión se ha tratado de determinarlas como una sola especie (Uchida, 1981). A continuación se enumeran las diferentes sinonimias de la especie en orden cronológico según Uchida (1981):

Scomber thazard, Lacepède (1802)

Scomber bisus, Rafinesque (1810)

Thynnus rocheanus, Risso (1826)

Auxis taso, Cuvier and Valenciennes (1831)

Auxis vulgaris, Cuvier and Valenciennes (1831)

Auxis tapenosoma, Bleeker (1854)

Auxis thynnoides, Bleeker (1855)

Auxis rochei, Günther (1860)

Auxis thazard, Jordan and Evermann (1896)

Auxis hira, Kishinouye (1915)

Auxis maru, Kishinouye (1915)

Auxis bisus, Cadenat (1950)

La dificultad en la clasificación de las especies de éste género es a lo largo de su ontogenia y ha generado que organismos como FAO (de sus siglas en inglés: Food and Agriculture Organization of the United Nations) e ICCAT (de sus siglas en inglés: International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) lo nombren en los reportes de pesca como una sola categoría llamada *Auxis*, a pesar de que en Europa muchos ictiólogos no lo han considerado una especie válida para la región a *Auxis thazard* (Lecepéde, 1800), pero en el sur del Mediterráneo sigue en uso (Orsi-Rellini et al., 2008). Sin embargo, se ha logrado distinguir un par de características externas particulares para clasificar a los juveniles y adultos, la cual corresponde al grosor del corselete y la distancia entre la aleta pectoral (o segunda aleta dorsal) y la del corselete, logrando ser de utilidad para la clasificación de las especies en las pesquerías. Existen otras características internas para diferenciarlas (ej.: óseas), pero estas deben ser analizadas por expertos y no son prácticos para aplicarlas en los diferentes procedimientos pesqueros de manera rutinaria (**Fig. 1**). Para el caso de *A. thazard* el corselete es angosto y la aleta pectoral y el corselete se sobreponen, pero en *Auxis rochei* (Risso, 1810) el corselete es más ancho y el origen de la segunda aleta dorsal con la punta de aleta pectoral se encuentran separadas del inicio del corselete (Collette & Aadland, 1996). Sin embargo, en las larvas de ambas especies el corselete aún no se encuentra desarrollado por lo cual no funciona como característica diagnóstica entre ellas.

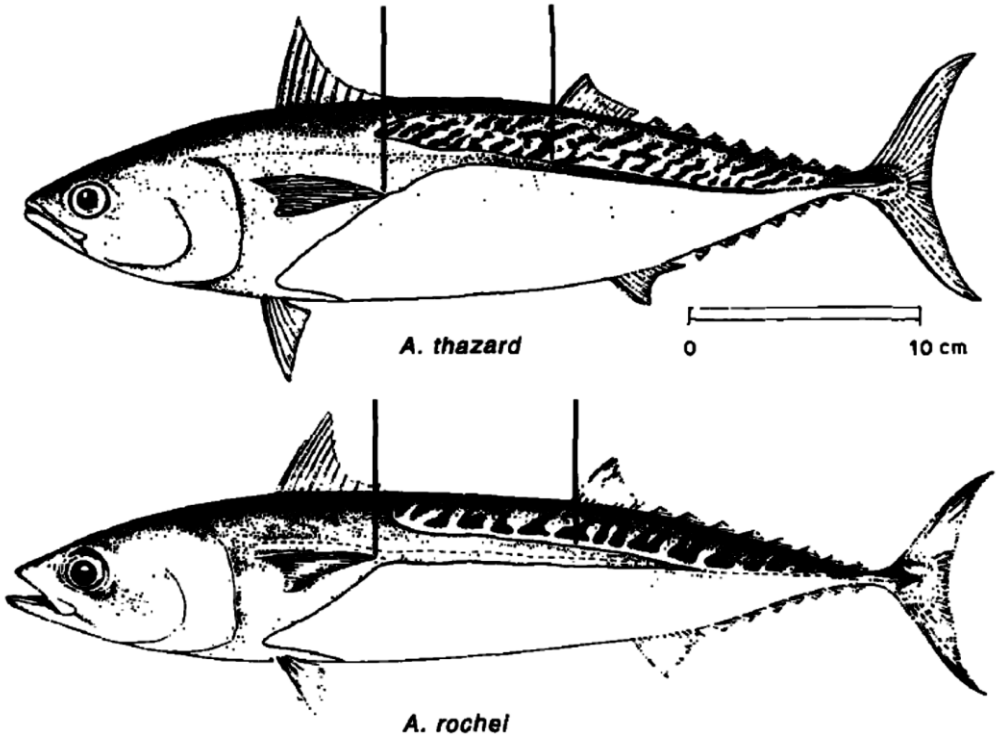


Figura 1. Diferencias entre *A. thazard* (arriba) y *A. rochei* (abajo) en relación entre el corselete y la aleta pectoral 8 (línea izquierda) y el origen del corselete desde la segunda aleta dorsal (línea derecha). Obtenido de (Collette & Aadland, 1996).

Trabajos realizados sobre distribución en larvas de peces en el Mar Mediterráneo y Océano Pacífico se refieren indistintamente a ambas especies o clasifican a *Auxis* spp. en diferentes morfotipos, a pesar de la presencia de adultos de ambas especies en las respectivas áreas (Ayala et al., 1997; Rebollar, 2000; García et al., 2002; Avendaño-Ibarra et al., 2013;). Sin embargo, la literatura taxonómica de larvas de peces actual (Moser, 1996) no indica claramente las diferencias de morfometría, merística y pigmentación que argumenten dicha clasificación, sobretodo en larvas que se encuentran en estadio de preflexión.

En la última década se han aplicado técnicas genéticas para comenzar a esclarecer la presencia de una o más especies en diferentes regiones del mundo, tanto en larvas como adultos. En el trabajo de Chow et al. (2003) se utilizaron tres marcadores de ADN para distinguir larvas y juveniles de diferentes túnidos en el Pacífico Oeste tropical y subtropical comparando la morfología de los ejemplares.

Uno de los marcadores fue longitud de los fragmentos de restricción, análisis de secuencias del gen citocromo *b* de ADN mitocondrial y una región de flanqueo entre los genes ATPasa y citocromo oxidasa subunidad III (COIII). Se identificaron las especies de *A. thazard* y *A. rochei*, pero los caracteres morfológicos no permitieron su clasificación en ejemplares menores de 6 mm. En el Oeste del Océano Atlántico y en las costas de Hawái, los trabajos de Paine et al. (2007, 2008) muestran la diferenciación genética de las especies de *A. thazard* y *A. rochei* usando secuencias de ADN mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (COI). En el Noroeste de Australia, Robertson et al. (Robertson et al., 2007) utilizaron secuencias de citocromo *b* del ADN mitocondrial para diferenciar a 9 especies de escómbridos en estadio de postlarva y juvenil, cuyas morfologías son similares, encontrando la presencia de *A. thazard y A. rochei* en zonas costeras. Por otra parte, el estudio realizado por Kumar et al. (2013), aplicaron análisis de secuencias de ADN mitocondrial de COI y determinaron las diferencias evolutivas de ambas especies del género, siendo *A. rochei* la especie ancestral. Sin embargo, los últimos trabajos mencionados no indican diferencias morfológicas y merísticas que soporten esta clasificación genética. Igualmente, no existen registros de clasificaciones genéticas para organismos en estadios larvales que permitan responder la interrogante que se ha mantenido por décadas.

2.2. Distribución de larvas de *Auxis* spp. y otras especies en remolinos de mesoescala

La dinámica físico-biológica en remolinos de mesoescala y la relación con HLP ha sido analizada en el trabajo de Govoni et al. (2010) donde identifican remolinos de mesoescala en el Golfo de México, derivados de la Corriente del Golfo y la composición del zooplancton disponible como presas para larvas de peces. La alta productividad derivada de aguas costeras fue retenida por el remolino ciclónico, con altas concentraciones de clorofila al inicio del estudio, luego la abundancia de zooplancton aumentó y las concentraciones de clorofila disminuyeron al final del de los muestreos. Este tipo de trabajos han determinado que los remolinos son un hábitat de crianza de larvas de peces, y considerando el

tiempo de duración de los remolinos (variando de una semana a varios meses), el cual puede ser hasta el doble del tiempo que necesitan la mayoría de las larvas de especies pelágicas para llegar a ser postlarvas o juveniles (Sponaugle et al., 2005).

Otro trabajo es el realizado por Muhling et al. (2007), donde analizan la hidrografía y la distribución de larvas de peces en un remolino ciclónico y uno anticiclónico en las costas de Australia. Ellos definieron HLP inversos, en relación a la diversidad y abundancia larval entre remolinos, mas no entre el centro y su margen. Y recientemente se ha logrado relacionar el crecimiento de las larvas de peces en remolinos ciclónicos formados en el Estrecho de Florida observando los anillos de crecimientos en los otolitos. Estos indicaron que el crecimiento reciente en larvas de peces es más alto en las áreas influenciadas por remolinos, encontrando diferencias significativas en larvas de *Thalassoma bifasciatum* (Bloch 1791) y *Xyrichtys novacula* (Linnaeus 1758), lo cual puede ser justificado por la alta productividad primaria y secundaria presente en los remolinos ciclónicos (Shulzitski et al., 2015).

Existen estudios que analizan la distribución de larvas de peces asociadas a estos procesos de mesoescala en el Golfo de California. En el trabajo de Contreras-Catala et al. (2012), se detectó un remolino anticiclónico somero (~90 km de diámetro y ~70 m de profundidad), en Octubre de 2007, con aguas más cálidas en el centro y altas concentraciones de clorofila, en comparación con las aguas circundantes del golfo, donde se encontró mayor abundancia de larvas de peces. En cuanto a los hábitats de larvas de peces (HLP) encontrados, uno fue denominado como HLP remolino y el segundo como el HLP del margen del remolino. En el primer hábitat las mayores contribuciones por especie fueron las especies mesopelágicas *Vinciguerria lucetia* (Garman 1899) y *Benthosema panamense* (Tåning, 1932), y pelágicas *Auxis* spp., mientras que en el margen del remolino dominaron las larvas de especies mesopelágicas *Triphoturus mexicanus* (Gilbert 1890) y *B. panamense*, pero con bajas abundancias en comparación a lo encontrado en el hábitat del remolino.

Sánchez-Velasco et al. (2013), analizaron un remolino ciclónico profundo (~140 km de diámetro y ~470 m de profundidad), encontraron una tendencia contraria a la de un remolino anticiclónico, registrando mayor abundancia de larvas de peces en el margen del remolino que en el centro de éste, sobre la termoclina. Los hábitats identificados fueron dos, uno considerado como HLP margen del remolino y un HLP centro del remolino. El primer HLP presentó las mayores abundancias larvales y las especies costeras pelágicas y demersales de larvas de peces fueron especies dominantes, *Opisthonema libertate* (Günther, 1867) y *Anchoa* spp. En el HLP centro, las abundancias fueron menores y las especies de larvas de peces dominantes fueron pelágicas, *Auxis* spp. y *V. lucetia*, asociadas a temperaturas más altas y concentraciones de clorofila más bajas, en comparación al hábitat del centro del remolino. Es importante destacar que este remolino logra abarcar el ancho del golfo en esa área de estudio y los autores sugieren que esto puede influir en el transporte de larvas de peces de la costa continental a la peninsular.

En un estudio más reciente Apango-Figueroa et al. (2015), detectaron un dipolo de remolinos de mesoescala, es decir un remolino ciclónico (~50 km de diámetro) y un remolino anticiclónico (~80 km de diámetro) en el sur del golfo durante Julio de 2010. En este complejo sistema se identificaron tres hábitats de larvas de peces (HLP): HLP superficie, y los otros dos bajo la termoclina, HLP margen y HLP ciclónico. El HLP de la superficie (~15 m de profundidad) presentó mayor diversidad de larvas de peces y altas abundancias de larvas de especies mesopelágicas (*V. lucetia*) y epipelágicas (*Auxis* spp.) y se asoció a aguas cálidas y con mayores concentraciones de oxígeno. El HLP ciclónico presentó mayores abundancias de larvas de peces mesopelágicos (*Diogenichthys laternatus,* Garman 1899) y se encontró asociado al flujo entre ambos remolinos y al polo ciclónico. El HLP del margen se encontró en los márgenes del dipolo con bajas abundancias de larvas de peces, principalmente mesopelágicas (*Psenes sio*, Haedrich 1970, y *Bathylagoides wesethi*, Bolin 1938). Los últimos HLP se

encontraron asociados aguas con bajas temperaturas y concentraciones de oxígeno en comparación al HLP de superficie.

2.3. Dieta en larvas de *Auxis* spp. y otras especies de escómbridos

Al parecer, el primer trabajo que describe la dieta de larvas de *Auxis* spp. correspondería al de Uotani et al. (Uotani et al., 1981), donde analizaron más de mil ejemplares entre 2.91 y 22.54 mm de longitud total. En el estudio indicaron que las larvas fueron más abundantes en el estrato superficial (0 m) que en el estrato más profundo (30-35 m). Las larvas en preflexión presentaron mayor incidencia alimentaria, siendo no mayor a 30% de larvas con contenido estomacal. Seleccionaron principalmente apendicularias en ambos estratos, y en menor proporción se alimentaron de cladóceros y diferentes especies de copépodos.

En cuanto la dieta de larvas de *Auxis* spp. en remolinos de mesoescala, a pesar de no existir antecedentes, un trabajo realizado en el Estrecho de Florida describió la dieta de cuatro larvas de escómbridos asociada a la distribución horizontal y vertical. Las larvas de *Auxis* spp., presentaron una distribución asociada a aguas costeras superficiales, con una ingesta de apendicularias mayor al 90% en todas las clases de tamaño larvarios y con menor porcentaje de aporte en la dieta de otras larvas de peces y copépodos en larvas mayores a 7 mm. Sin embargo, la abundancia de apendicularias correspondió a un bajo porcentaje de las presas disponibles en comparación con los diferentes estadios de desarrollo de copépodos (Llopiz et al., 2010).

Igualmente, en el NO del Mar Mediterráneo se registró la dieta de las larvas de *A. rochei*, la cual se comparó con la oferta alimentaria. Complementariamente, se analizó el desarrollo de los órganos relacionado con la alimentación (Morote et al., 2008). La mayoría de las larvas se ubicaron cercanas a la costa asociadas a temperaturas más elevadas del área de muestreo. La selectividad alimentaria de las larvas fue alta, en estadios menos desarrollados las larvas (<3 mm) se alimentaron mayormente de estadios naupliares de copépodos, larvas de gastrópodos y huevos de copépodos. Larvas de tamaño medio (3-4.9 mm) se

alimentaron principalmente de cladóceros y apendicularias, en menor proporción se alimentaron de estadios naupliares de copépodos. Las larvas de mayor tamaño (5-6.3 mm) se alimentaron principalmente de apendicularias y otras larvas de peces.

En el Golfo de California se han realizado dos trabajos sobre dieta de larvas de peces, ambos con relación a hábitos alimentarios de larvas de túnidos, asociado a parámetros oceanográficos. El primero corresponde a larvas de *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) en Abril de 1984 y 1985 en el centro del golfo (Sánchez-Velasco & Shirasago, 2000). Ambos años presentaron diferencias en cuanto a la composición de la dieta y a los parámetros ambientales. El año 1984 fue un periodo de transición posterior a un evento El Niño que influyó la región de estudio durante 1982 y 1983, donde se observaron aguas más cálidas y menos productivas que en 1985, el cual presentó aguas más frías y con concentraciones de clorofila más altas. Estas diferencias en las concentraciones de clorofila y, por ende, en la disponibilidad de presas, se reflejó en la composición de la dieta de las larvas. En el año 1984 las principales presas fueron cladóceros, estadios naupliares de copépodos y apendicularias. En cambio, en el año 1985 las principales presas fueron estadios naupliares de copépodos y diatomeas. Los autores argumentan la alta ingesta de cladóceros debido a la presencia de aguas más cálidas, lo cual ya se ha registrado para otros años cálidos en el golfo. Por el contrario, la presencia de diatomeas estaría asociada a la presencia de aguas frías y eventos de surgencia, forzado por vientos que causan procesos de mezcla de la zona de estudio.

El segundo estudio es de Sánchez-Velasco et al. (1999) donde se compararon los hábitos alimentarios de larvas de *Euthynnus lineatus* (Kishinouye, 1920) y de *Auxis* spp. en Agosto de 1984, Agosto de 1986 y Septiembre de 1987, en el centro y sur del Golfo de California. La temperatura superficial del mar varió entre 28 y 32° C en los tres cruceros. La dieta de *Auxis* spp. se basó principalmente en diferentes estadios de desarrollo de copépodos (mayormente nauplios), mientras que *E. lineatus* se alimentó principalmente de apendicularias,

nauplios de copépodos, copepoditos y larvas de peces. En cuanto a la sobreposición trófica entre ambas especies en los diferentes estadios larvales, fue mayor en larvas menores a 4 mm (70%, Índice de Schöener), donde los estadios naupliares y metanaupliares de copépodos son la presa más frecuentemente consumida por ambas especies. A medida que aumenta el tamaño de las larvas la sobreposición de la dieta disminuye (13%), mientras que las larvas de *Auxis* spp. siguen consumiendo diferentes estadios de desarrollo de copépodos, las larvas de *E. lineatus* ampliaron su espectro trófico, alimentándose principalmente de apendicularias y larvas de peces.

3. JUSTIFICACIÓN

Los escómbridos, que incluyen macarelas, atunes y bonitos, son una de las familias de peces pelágicos con alta importancia en pesquerías comerciales y recreativas a nivel mundial, siendo una de las más estudiadas. Dentro de esta familia existen cuatro tribus: Scombrini, Scomberomorini, Sardini y Thunnini (Richards, 2006). En esta última se encuentra el género *Auxis*, que corresponde a un grupo de pequeños túnidos (~40 cm de longitud furcal, LF). La distribución de adultos de *Auxis* spp. ha sido registrada desde las zonas templadas, subtropicales y tropicales a lo largo de la franja ecuatorial, habitando aguas cercanas a la costa en las épocas de reproducción (verano) y migran hacia aguas oceánicas para alimentarse y continuar con el ciclo de vida. Según la información proporcionada por (FAO, 2013), la producción pesquera de este género corresponde a las especies *A. thazard* y *A. rochei*, cuyos nombres comunes usados generalmente son melva y barrilete, respectivamente. Durante el 2013 se extrajo a nivel mundial un total de 22,000 toneladas, entre la región del Atlántico y Mediterráneo, de ambas especies (más del 60% corresponde al registro de *A. thazard* (ICCAT, 2015). En todo el Océano Pacífico las capturas de *Auxis* spp. son asociadas a otras pesquerías de grandes atunes, no como especie objetivo, con un total aproximado registrado para las pesquerías en Vietnam y Filipinas de 5 toneladas por año (WCPFC, 2008, 2010). En el caso del Océano Índico la extracción de ambas especies corresponde a un promedio entre 2009 y 2013 de 100,000 toneladas por año, siendo solo del 10% el aporte de *A. rochei* (Stock, 2015a, 2015b).

Además del valor pesquero, es un género ecológicamente importante, debido a su alta actividad depredadora sobre necton (incluyendo otras especies de peces), en estadios juveniles y adultos. En el trabajo realizado por Bocanegra-Castillo (2007), registró la presencia de cardúmenes de diferentes especies de túnidos, con grupos de tiburones y delfines, asociados a objetos flotantes en el Océano Pacífico Oriental (OPO), los cuales generan mayor disponibilidad de diferentes presas para los depredadores tope de la región. El estudio indicó que

uno de los organismos que componen el micronecton, langostilla (*Pleuroncodes planipes*, Stimpson 1860), aporta a la dieta de adultos de *Auxis* spp. en 84%. Otro ejemplo el trabajo realizado por Mostarda (2007), donde se registró la dieta de juveniles y adultos de *Auxis* spp. en el Mar Tirreno (SO de Italia) en marzo de 2003 y 2004. Encontraron que los juveniles entre 19 y 25 cm (longitud furcal, LF) se alimentaron del 70% de urocordados (mayormente de salpas), los organismos entre 25 y 40 cm (LF) consumieron anfípodos (46%) y larvas de peces (25%), y adultos entre 40 y 46 cm se alimentaron principalmente de larvas de peces (47%), anfípodos (19%) y cefalópodos (14%).

Por otra parte, especies del género *Auxis* han sido registradas como presas importante de otros túnidos, aves y mamíferos marinos, lo cual ha sido reflejado en la elaboración de modelos tróficos (Le Corre et al., 2003; Olson & Watters, 2003) donde la presencia de *Auxis* spp. y calamares en la dieta predadores tope del OPO es clave para las redes tróficas marinas. El primer ejemplo en dicha región es el registro dieta del tiburón *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle 1839), donde *Auxis* spp. aporta cerca del 10% (Duffy et al., 2015). El segundo ejemplo son otros túnidos que se alimentan de *Auxis* spp., como es el caso de *Thunnus albacares* (Bonnaterre 1788), donde el aporte a la dieta es de 30% (Bocanegra Castillo, 2007).

4. HIPÓTESIS

Considerando que la presencia de adultos *A. thazard* y *A. rochei* ha sido ampliamente documentada en el área de estudio, y de la imposibilidad morfométrica, merística y característica de la diagnosis de las larvas de ambas especies, se maneja como primera hipótesis:

- Que las larvas de ambas especies se encontrarán en coincidencia de distribución dentro del Golfo de California, aun cuando éstas sólo se distingan a nivel molecular.

Además, considerando que los remolinos ciclónicos, anticiclónicos y dipolos en sus diferentes etapas de evolución generan diferentes hábitats de larvas de peces, éstos podrían influir no solo en su distribución, sino que en los hábitos alimentarios de larvas de peces. Por lo que, se generan dos hipótesis más en este trabajo:

- La distribución de las larvas de *Auxis* spp. está influenciada por los efectos de las estructuras de mesoescala en el Golfo de California.
- Las estrategias alimentarias de *Auxis* spp. cambiarán en relación al desarrollo de la larva y a los gradientes ambientales que predominen en los hábitats generados por las estructuras de mesoescala.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Identificar larvas de *Auxis* spp. y determinar su distribución y alimentación en relación con la estructura hidrográfica de un remolino ciclónico detectado en el sur del Golfo de California.

5.2. Objetivos específicos

5.2.1. Identificar mediante marcadores moleculares a nivel de especies las larvas de *Auxis* spp. del sur del Golfo de California y describir sus patrones pigmentarios.

5.2.2. Describir la distribución y abundancia de los estadios larvarios de *Auxis* spp. en un área con influencia y sin influencia de un remolino ciclónico en el sur del Golfo de California.

5.2.3. Describir la composición taxonómica de la dieta para inferir estrategias de alimentación de larvas de *Auxis* spp. según estadio de desarrollo en un área con influencia y sin influencia de un remolino ciclónico en el sur del Golfo de California.

5.2.4. Contrastar los caracteres morfométricos de larvas de *Auxis* spp. con la composición de su dieta, con base en su ubicación en la estructura hidrográfica de un remolino ciclónico.

5.2.5. Determinar el hábitat de mayor éxito alimentario de larvas de *Auxis* spp. según su estadio de desarrollo.

5.2.6. Proponer un modelo conceptual sobre las estrategias de alimentación de las larvas de *Auxis* spp. en relación a la estructura hidrográfica de un remolino ciclónico.

6. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es un mar semi-cerrado que tiene aproximadamente 1,400 km de longitud y ancho que varía entre 150 a 200 km, con profundidades máximas de 3,500 m aproximadamente en la entrada del golfo y hacia el centro del golfo varía entre 300 y 600 m, donde se encuentra el Archipiélago Central del Golfo (**Fig. 2** y **Fig. 3**). Presenta una gran complejidad oceanográfica, influenciada en mayor proporción por el Océano Pacífico (OP) y en menor magnitud por los viento, mezcla de marea y flujos de calor y humedad presentes en la región, variando la circulación superficial del golfo a nivel estacional e interanual (Lavín & Marinone, 2003).

Durante verano el golfo presenta una alta estratificación en la capa superficial, aumento de la salinidad y temperatura, debido a la mayor influencia de aguas de la Corriente del Golfo (ACG) y la alta evaporación, presentando un flujo de salida del golfo por el lado peninsular y un flujo de entrada por el lado continental, generando una circulación ciclónica. En cambio durante invierno las aguas superficiales se encuentran más mezcladas, más frías y menos salinas, presentando una circulación anticiclónica en el golfo, con ingreso de aguas por el lado peninsular y un flujo de salida de aguas por el lado continental.

Esta alta dinámica hidrográfica genera procesos continuos de mesoescala, como frentes y remolinos (ciclónicos y anticiclónicos) (Lavín & Marinone, 2003). En el sur del Golfo de California la formación de surgencias es influenciado por los vientos estacionales locales en verano, donde las mayores surgencias son en el lado peninsular y durante invierno son mayores en el lado continental.

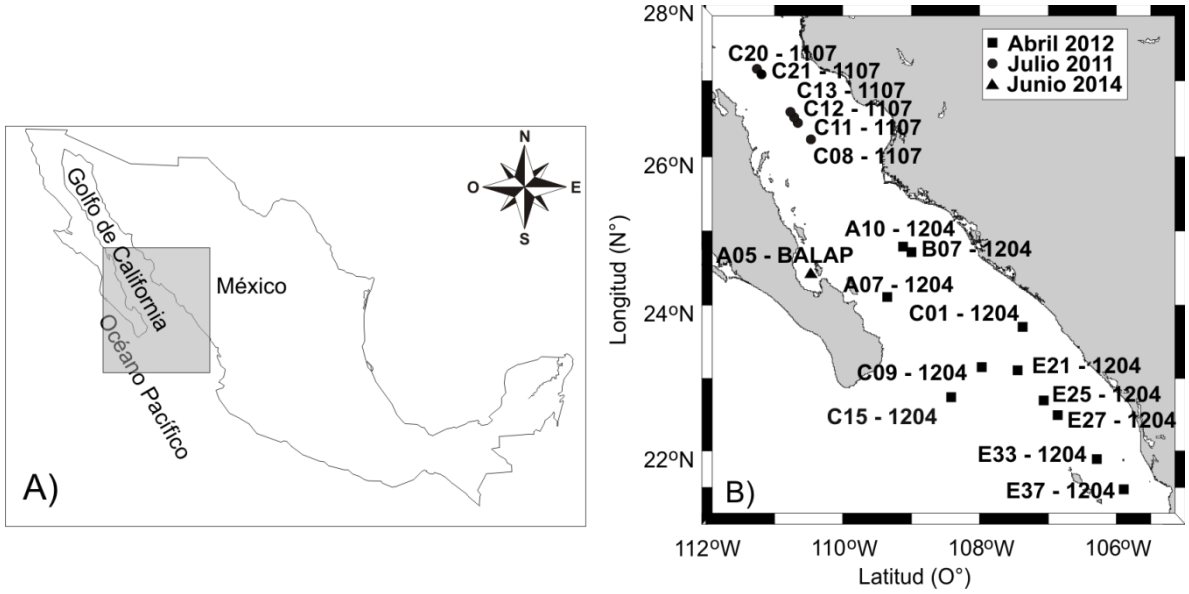


Figura 2. A) Área de estudio en recuadro gris. B) Estaciones de muestreos, empleadas para identificación molecular, en el Golfo de California durante Julio 2011 (círculo), Abril 2012 (cuadrado) y Junio 2014 (triángulo).

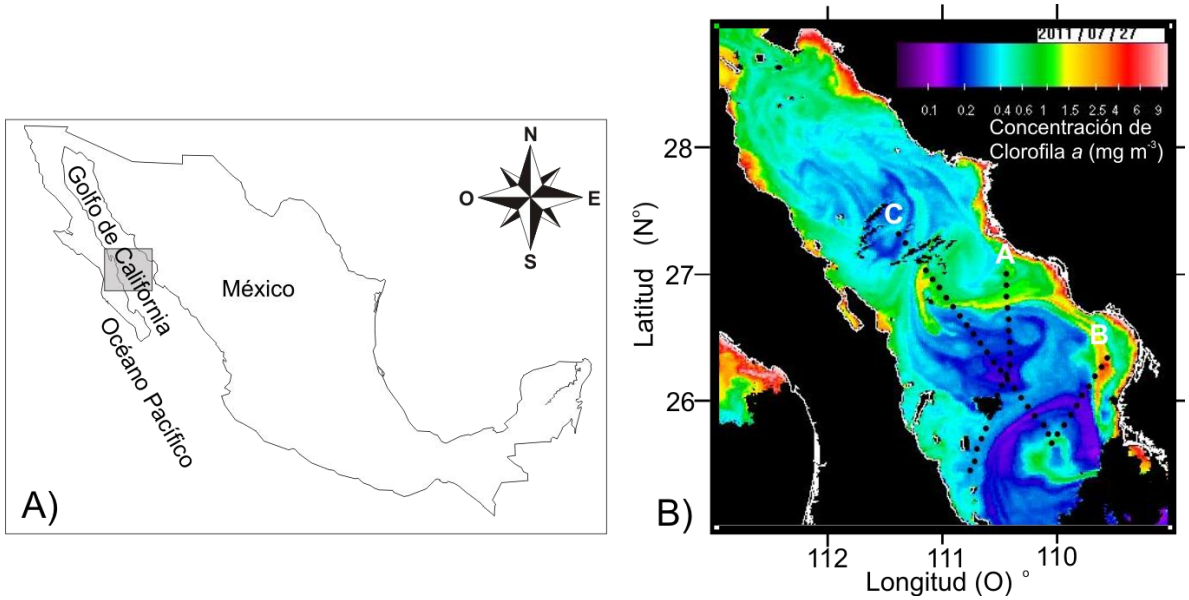


Figura 3. A) Área de estudio en recuadro gris. B) Estaciones de muestreos, empleadas para análisis de distribución y alimentación, en el Golfo de California durante Julio de 2011 con imagen de concentraciones de clorofila *a* superficial (MODIS-AQUA LAC).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Trabajo de campo

Las larvas fueron colectadas en tres cruceros oceanográficos realizados en el sur y entrada del Golfo de California. El primer crucero se denominó GOLCA1107, y se realizó del 26 de Julio al 6 de Agosto 2011, a bordo del B/O *El Puma*, en la región sur del Golfo de California hasta la zona de las grandes islas (25° y 29° N y 109° a 113° O). El segundo crucero nombrado GOLCA 1204, se llevó a cabo del 26 de Abril al 4 Mayo 2012, a bordo del B/O *Francisco de Ulloa*, en la región sur del Golfo de California y hacia la zona de Cabo Corrientes (21° y 25° N y 106° a 110° O). El tercer crucero fue realizado en la entrada de la Bahía de La Paz (24.3° y 24.6° N y 110° O), el 28 de Junio 2014, a bordo de una embarcación fuera de borda CICIMAR1 (**Fig. 2** y **Fig. 3**).

7.1.1. Obtención de datos oceanográficos para análisis de hábitos alimentarios de larvas de *Auxis* spp. en un remolino ciclónico

Se consideró el primer crucero oceanográfico (GOLCA1107) para el análisis de la dieta de larvas de *Auxis* spp. en un remolino ciclónico. Para ello se monitoreó el sistema de remolinos ubicados al sur del Golfo de California, dos meses antes del comienzo del crucero oceanográfico, usando imágenes satelitales diarias de temperatura superficial del mar (TSM) y de concentración de clorofila *a* obtenidas de los sensores del espectroradiómetro de imágenes de resolución media (MODIS, de sus siglas en inglés) instalados en los satélites Aqua y Terra. Las imágenes, con un resolución de 1 km/pixel (LAC, cobertura de área local, de sus siglas en inglés), fueron procesadas usando datos de nivel 1B por NASA (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov) al nivel 2 con SeaDAS, versión 5.5, usando algoritmos estándar. El nivel 3 de imágenes fue construido a través de la proyección cilíndrica equidistante. A pesar de que se detectó la formación de cuatro remolinos, se consideró el remolino ciclónico ubicado más al sur del área de monitoreo, debido a su claridad de detección y mayor permanencia durante el

monitoreo realizado, centrado aproximadamente a 26°21'N-110°22'W (Sánchez-Velasco et al., 2013).

En la campaña oceanográfica GOLCA1107, donde fue detectado el remolino ciclónico, se realizaron los muestreos en tres transectos, dos sobre el remolino ciclónico, uno transversal al eje del golfo (A, 19 estaciones) y uno longitudinal al eje del golfo (C, 23 estaciones), y un transecto fuera del remolino (B, 10 estaciones), como se muestra en la **Fig. 3**. En todas las estaciones se obtuvo información de perfiles de temperatura y conductividad utilizando un CTD (conductividad, presión, profundidad, de siglas en inglés) SeaBird 911*plus* con sensores de oxígeno y fluorescencia acoplados. Los datos fueron procesados con un programa del fabricante (Godínez et al., 2011). Se calculó la temperatura conservativa θ (°C) y la salinidad absoluta (S_A, g kg^{-1}) y anomalía de densidad (σ_θ, kg m^{-3}), con el programa TEOS-10 (Ecuación termodinámica de Agua de mar, de sus siglas en inglés), el cual fue descargado de http://www.TEOS-10.org (Ioc et al., 2010; Pawlowicz et al., 2011). La biomasa de fitoplancton (mg Chl *a* m^{-3}) fue estimada indirectamente de la fluorescencia, con el fin de observar cómo responde el fitoplancton a estructuras físicas. La velocidad geostrófica fue calculada con base a la temperatura conservativa θ y la salinidad absoluta, usando el programa TEOS-10.

7.1.2. Obtención de muestras de zooplancton y adultos de *A. thazard* y *A. rochei*

En los tres cruceros, en cada estación, se realizaron lances oblicuos con una red cónica de zooplancton, con un diámetro de boca 50 cm, 250 cm de largo y de luz de malla 505 µm (Smith & Richardson, 1979). Las muestras recolectadas fueron preservadas en etanol al 80% para identificación molecular de larvas de *Auxis* spp. Adicionalmente, en el primer crucero (GOLCA1107) en cada estación (excepto en 3 del transecto B y 6 del transecto C) se realizaron lances oblicuos con una red cónica de zooplancton con sistema de apertura-cierre, con un diámetro de boca 50 cm, 250 cm de largo y de luz de malla 505 µm. Los lances se llevaron a cabo durante día y noche en seis estratos diferentes, tres cada 17 m

desde superficie hasta la termoclina y bajo la termoclina (aproximadamente 45 m), otros tres cada 50 m. El volumen de agua filtrado se registró usando un flujómetro acoplado en la boca de la red. Las muestras recolectadas fueron preservadas con formalina al 5% y neutralizadas con borato de sodio, para el estudio de distribución y alimentación de larvas de *Auxis* spp.

También se recolectaron organismos adultos de *A. thazard* y *A. rochei*, obtenidos a partir de la pesca deportiva en el Puerto Los Cabos, en San José del Cabo. Estos ejemplares fueron identificados a partir de las claves taxonómicas de Collette & Aadland (1996).

7.2. Identificación de larvas de *Auxis* spp.

7.2.1. Análisis morfológico de larvas de *Auxis* spp.

En el Laboratorio de Zooplancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar (CICIMAR-IPN) se realizó el análisis de las muestras y la identificación taxonómica de las larvas de *Auxis* spp identificadas según los criterios propuestos por Moser (1996). Se clasificaron las larvas según etapa de desarrollo a partir del estadio de flexión de la sección terminal de la notocorda. La primera etapa corresponde a preflexión, el cual abarca desde que la larva absorbe por completo el saco vitelino (reserva de alimentación endógena) hasta que comienza la flexión del notocordo. La segunda etapa de desarrollo corresponde al estadio de flexión que corresponde al inicio de la flexión del notocordo hasta la completa formación de los elementos hipurales. La tercera etapa corresponde desde la de postflexión que va desde que los elementos hipurales están completamente formados hasta que se forman los elementos de las aletas pares e impares (Kendall et al., 1981). Se utilizó un estereomicroscopio (Carl Zeiss®, Stemi 2000-C) conectada a una cámara digital (Carl Zeiss®, AxioCam ICC1 resolución de 5.0mp) para medir las larvas, con el programa de Carl Zeiss® AxioVs40 V 8.2.0., considerando la morfometría aplicada por Rebollar (2000) (**Fig. 4**):

- Longitud estándar, LE: Distancia horizontal que va desde la punta del hocico hasta el extremo posterior del notocordo.

- Longitud cefálica, LC: Distancia horizontal que va desde la punta del hocico hasta el margen posterior del opérculo.

- Longitud preanal, LPA: Distancia horizontal que va desde la punta del hocico hasta el borde posterior del ano.

- Altura de la cabeza, AC: Distancia vertical que va desde el supraoccipital (margen dorsal) al istmo.

- Altura máxima del cuerpo, MC: Distancia vertical que va de la parte posterior del supraoccipital hasta el margen ventral de la masa visceral (abdomen).

- Diámetro del ojo, DO: Distancia que va del margen anterior al margen posterior del ojo.

- Distancia del hocico al ojo, HO: Distancia horizontal que va desde la punta del hocico hasta el margen anterior del ojo.

- Longitud de la mandíbula superior, LMS: Distancia que va desde la punta del hocico hasta la unión de las mandíbulas.

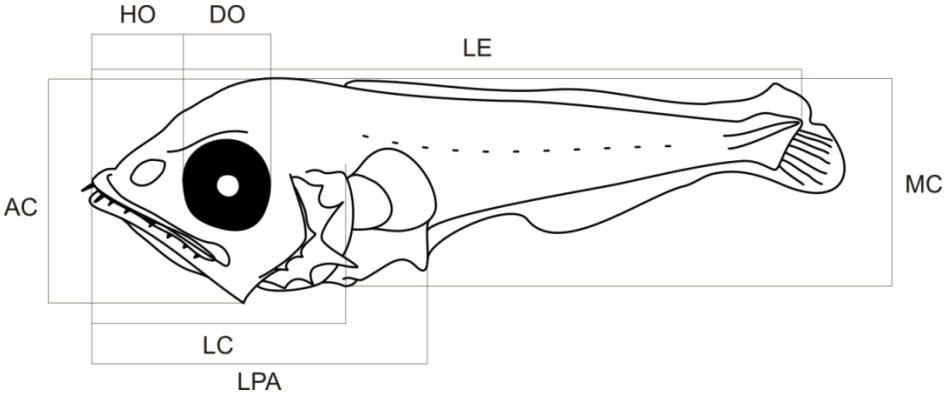


Figura 4. Morfometría aplicada a larvas de *Auxis* spp. para posterior análisis genético, obtenida de Rebollar (2000).

7.2.2. Análisis molecular de larvas y adultos de *Auxis* spp.

7.2.2.1. Extracción de ADN

El ADN de los adultos se extrajo usando la método de precipitación de sales (Lopera-Barrero et al., 2008). Primero una pequeña porción de tejido (músculo) fue digerida, durante 24 h, en 400 µL de buffer de lisis (5M NaCl, 1M Tris pH 8, 0.5 M EDTA pH 8, 10% SDS) y 20 µL de proteinasa-K (20 mg/mL) a 55 °C en un horno de hibridación (PROBIOT, Labnet). Luego, se agregó 200 µL de NaCl saturado (~6M) y se agitó vigorosamente, se incubó en hielo durante 10 min y se centrifugó a 10,000 rpm por 10 min. Posterioremente, se transfirió el sobrenadante (600 µL) a un tubo con 1mL de etanol absoluto a -20°C, se invirtió para precipitar el ADN hasta que este fuera visible y se centrifugó nuevamente. Se volvió a lavar con 1mL de etanol al 70% y se centrifugó a 13,000 rpm por 5 min, se decantó el alcohol y se dejó evaporar cualquier traza de alcohol hasta que el botón de ADN se pusiera transparente. Finalmente, el ADN obtenido se suspendió en 100 µL de TE. Para verificar la extracción de ADN, se realizó electroforesis en geles de agarosa (1%), a 80 V durante 30-60 min. Posteriormente los extractos de ADN se visualizaron con un foto-documentador (UVP BioDoc-it™ Imaging System). La concentración de ADN de los peces adultos se estandarizó a 50–100 ng/µL, previo a la amplificación por Reacción en Cadena Polimerasa (PCR de sus siglas en inglés).

El ADN de las larvas se extrajo mediante la metodología de Hyde et al. (2005). Se utilizó la larva completa (cortada en varias partes) en tubos esterilizados de 0.2 mL con 150 µL de Chelex 100 (10%) y 5µL de Proteinasa-K (4 mg/mL). Se incubó a 60 °C por 20 min, después se calentó a 103 °C por 25 min, para detener la acción de la proteinasa-K y se almacenó a -20 °C. Previo a la PCR los extractos se descongelaron y centrifugaron a 6,000 rpm por 10 min y solo se utilizó el sobrenadante (que contiene el ADN genómico).

7.2.2.2. Amplificación (PCR) de 16S y COI de ADN_{mt}

Las amplificaciones se realizaron en un volumen de 25 µL: conteniendo 2 µL de ADN (50 ng/mL), solución amortiguadora para *Taq* 1X, 2.1 mM de $MgCl_2$,

con 0.48 µM de cada iniciador, 0.2 mM de cada dNTP, 0.41mL de BSA y 0.025 unidades de *Taq* polimerasa (Invitrogen). Las condiciones termales de PCR (Progene Thermal Cycle, Techne) fueron: 94 °C por 2 min, 35 ciclos de 94 °C por 1 min, temperatura de acoplamiento (**Tabla 1**) por 1 min y 72 °C por 1 min y una extensión final de 72 °C por 4 min.

Tabla 1. Iniciadores utilizados en la amplificación de las fracciones COI y 16S de ADN mitocondrial.

Fracción	Nombre	Secuencia del iniciador (5'-3')	T.a. (°C)	Referencia
COI	F1	TTCTCAACCAACAAAGACAT	50	Ivanova et al. (2007)
	R1	TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA		Ward et al. (2005)
16S	16a	CGCCTGTTTAACAAAAACAT	53	Palumbi (1996)
	16b	CCGGTTTGAACTCAGATCACGT		

T.a.: temperatura de acoplamiento

Los productos de PCR de adultos y larvas se analizaron mediante electroforesis de geles de agarosa (1%) durante 30-60 min a 80 V. Los geles se tiñeron con SybrGold™ (1X) durante 15-20 min y se visualizaron en un foto-documentador (UVP BioDoc-it™ Imaging System).

Se midió la concentración y calidad de los productos de PCR mediante un Nanodrop (NANODROP 2000, Thermo Scientific) con lecturas de densidad óptica (DO) en longitudes de onda 260 y 280 nm. Los productos de PCR de adultos y larvas con una concentración igual o mayor a 100 ng/µL y lecturas >1.7 de la proporción DO260/DO280 nm se enviaron a secuenciar en sentido (F) y antisentido (R) a Macrogen (Corea) en un secuenciador automático ABI Prism 3730XL.

7.2.2.3. Análisis de secuencias (16S y COI)

A partir de las dos secuencias de ADN obtenidas de manera independiente (F y R), se obtuvo la mejor secuencia de cada individuo y se procedió al alineamiento de las secuencias de todos los individuos usando el algoritmo de

Clustal W (Thompson et al., 1994), incluido en el programa MEGA5 (Tamura et al., 2007). Las secuencias analizadas se ingresarán en la base de datos GenBank.

La estimación de divergencias genéticas intra e interespecífica fueron inferidas de la secuencias de dato mediante el cálculo de las distancias genéticas. Las distancias genéticas fueron obtenidas con el modelo de sustitución nucleotídica parámetro-2 de Kimura en Mega 5 (Tamura et al., 2007).

Para delinear las relaciones entre secuencias de las fracciones 16S y COI de larvas de *Auxis* spp. y adultos de *A. thazard* y *A. rochei*, se construyeron árboles del Vecino más Cercano (NJ, de su siglas en inglés), basado en el modelo de sustitución nucleotídica parámetro-2 de Kimura, usando el programa MEGA5 (Tamura et al., 2007). Para probar la topología de los árboles con cada fracción se corrieron 5000 réplicas con el método de re-muestreo (bootstrap).

7.2.3. Análisis de patrones pigmentarios de larvas identificadas genéticamente

Debido a que las especies del género *Auxis* spp. presentan merística y morfología similar, se procedió a observar y registrar los patrones pigmentarios de las larvas que lograron ser identificadas como *A. thazard* y *A. rochei*, según cada etapa de desarrollo.

7.3. Distribución y estrategias alimentarias de larvas de *Auxis* spp.

7.3.1. Análisis de laboratorio y obtención de datos biológico

En el Laboratorio de Zooplancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar (CICIMAR-IPN) se realizó el análisis de las muestras y obtención de datos biológicos. La biomasa del zooplancton fue estimada con el método de volumen desplazado (Kramer et al., 1972). Posteriormente se procedió a la separación total del ictioplancton y a la identificación taxonómica de las larvas (Moser, 1996). Para este estudio se consideraron larvas de *Auxis* spp., cuya abundancia en cada estrato de muestreo fue estandarizada a número de larvas por 10 m^2 (Smith & Richardson, 1979).

7.3.2. Análisis de contenido estomacal de larvas de peces

Se utilizó un estereomicroscopio (Carl Zeiss®, Stemi 2000-C) conectada a una cámara digital (Carl Zeiss®, AxioCam ICC1 resolución de 5.0mp) para obtener los datos morfométricos, con el programa de Carl Zeiss® AxioVs40 V 8.2.0. (**Fig. 5**), longitud estándar (LE, mm) considerada desde la punta de la mandíbula superior a la punta del notocordo, para larvas en preflexión y flexión, o hasta la base de los elementos hipurales, para larvas en postflexión, y la longitud de la mandíbula superior (LMS µm) desde la punta del hocico hasta la unión de las mandíbulas (Moser, 1996). Para llevar a cabo este procedimiento cada larva se depositó sobre un portaobjeto junto a unas gotas de glicerina, de esta manera la larva se dispuso de manera tal que se obtuvo la mejor imagen para la medición deseada; el registro de las mediciones se realizó con el programa Axio Vision 4. También se registró la relación entre el tamaño del hocico y el tamaño de la larva, a partir de la proporción entre la LMS y LE.

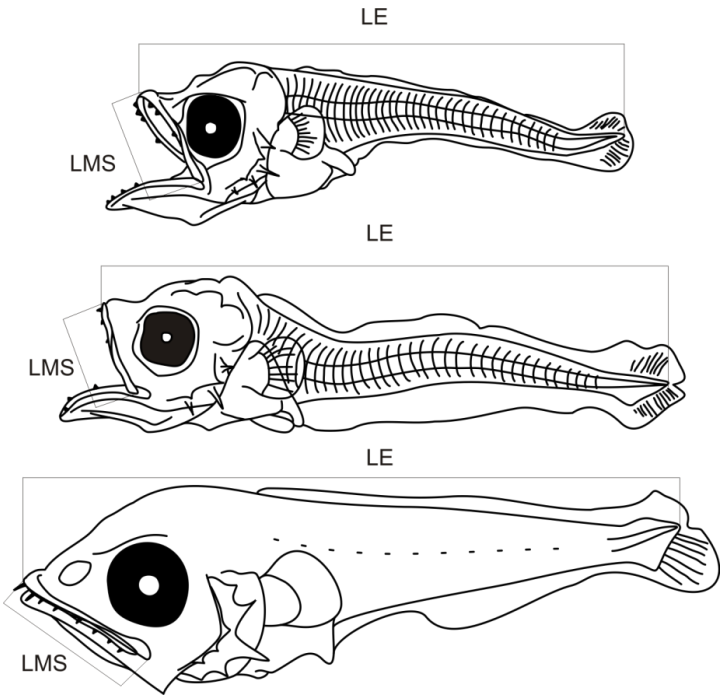


Figura 5. Mediciones morfométricas realizadas a larvas de peces de *Auxis* spp., para cada estadio de desarrollo. A) Preflexión, B) Flexión y C) Postflexión. Largo de mandíbula superior (LMS, µm) y longitud estándar (LE, mm).

Luego, con un par de agujas entomológicas se procedió a retirar cuidadosamente el tracto digestivo de cada individuo, se abrió a lo largo y se examinó el contenido. Para determinar el nivel taxonómico más preciso posible, y medir las presas, se utilizó un microscopio óptico (Carl Zeiss®, ICS Standard 25) conectada a una cámara digital (Carl Zeiss®, AxioCam ICC1 resolución de 5.0mp) y para obtener los datos morfométricos, con el programa de Carl Zeiss® AxioVs40 V 8.2.0. (Carl Zeiss) se determinaron las medidas de los ítems presas encontradas. A cada presa se le realizaron mediciones corporales, para estimar el largo y ancho máximo (µm), y volumen (mm^3) de cada presa según las ecuaciones sugeridas por Cass-Calay (Cass-Calay, 2003) y Sun & Liu (Sun & Liu, 2003). En el caso de los copépodos, la medición sólo consideró el prosoma. Se registró el ancho máximo de presa por estómago (AMPE, µm) y ancho promedio de presas por estómagos (APPE, µm).

7.3.3. Análisis de los datos

Previo a este trabajo se definieron hábitats de larvas de peces (HLP) considerando la abundancia de toda la comunidad de larvas de peces (Sánchez-Velasco et al., 2013). La clasificación de los HLP se realizó de la siguiente manera: la matriz de datos de abundancia de larvas de peces, con valores mayores a 2% de la abundancia total fue transformada a raíz cuarta para reducir la varianza de los datos y se aplicó una técnica de clasificación numérica (Field et al., 1982). En cada estrato de profundidad se utilizó el índice de similaridad de Bray-Curtis. Se utilizó este índice porque no es afectado por las múltiples ausencias y provee mayor peso a las especies abundantes que las raras (Bray & Curtis, 1957; Field et al., 1982). Los grupos de muestras de HLP en cada estrato fueron definidos con dendrogramas aplicando enlaces simples de promedio (Sokal & Sneath, 1963). En el trabajo realizado por Sánchez-Velasco et al. (Sánchez-Velasco et al., 2013), se puede observar en detalle los resultados de esta formación de HLP. En la **Fig. 6** se indican los HLP por estrato que se considerarán para este estudio (HLP del margen del remolino, HLP del centro del remolino y HLP fuera del remolino).

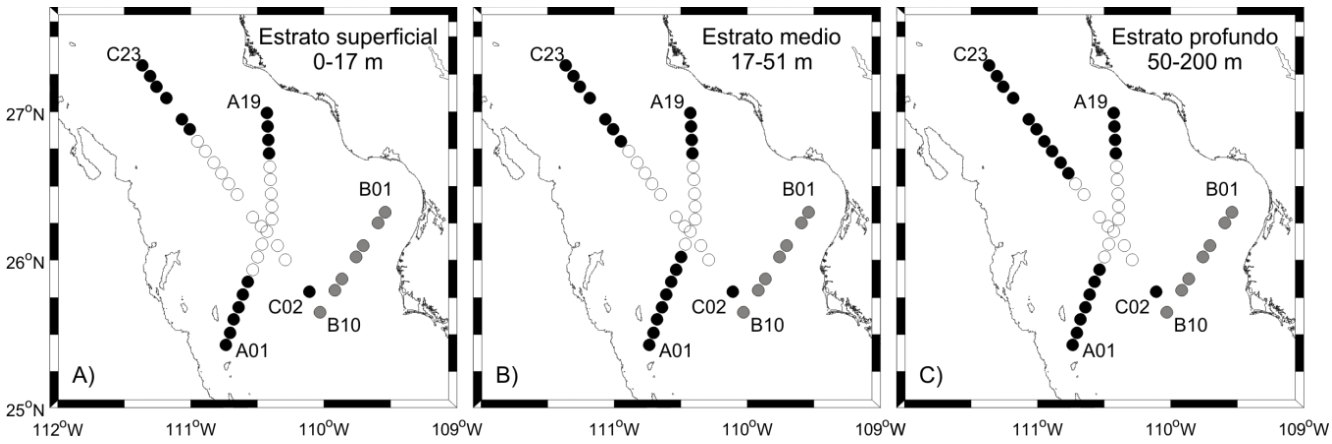


Figura 6. Región de estudio y estaciones de muestreo en el Golfo de California durante de 2011. Los colores de las estaciones determinan los HLP del margen (negro), centro (blanco) y fuera del remolino (gris). A) HLP estrato superficial, B) HLP estrato medio, C) HLP según estratos.

Las variaciones en las abundancias fueron comparadas entre día y noche, entre estratos, HLP y estadio de desarrollo de las larvas, con un análisis estadístico no paramétrico, debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk, $W>0.496$, $p<0.01$), por lo que se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskall-Wallis o U-Mann Withney (Sokal & Rohlf, 1985).

Para el análisis de hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp., primero se realizó el cálculo de la incidencia alimentaria (IA) en la dieta de las larvas, la cual corresponde al porcentaje de larvas que presentan a lo menos una presa en su tracto digestivo, este valor obtendrá el 100% para el caso en que todos los individuos presenten contenido estomacal (Balbontin et al., 1997). Este cálculo se realizó para el total de larvas y según variación día/noche, estrato, HLP y estadio de desarrollo de las larvas. Luego, se aplicó una prueba no paramétrica de Mann-Withney o de Kruskall-Wallis para determinar si existen diferencias significativas entre el número de larvas que presentaron algún contenido en el estómago según variación día/noche, estrato, HLP y estadio de desarrollo de las larvas (Sokal & Rohlf, 1985).

Las presas encontradas fueron descritas tanto para la totalidad de las larvas que presentaron contenido estomacal, como para las larvas con contenido estomacal según el estadio de desarrollo y HLP. Se determinó el número total de presas por estómago, obteniendo así la intensidad alimentaria (InA) para cada larva. Además, las presas encontradas fueron clasificadas según ítems alimentarios, para determinar el índice numérico (%N), que indica el número de presas por cada ítem en relación al número total de presas identificadas, también se estimó la frecuencia de ocurrencia (%F), que corresponde a la presencia de un ítem en el total de los estómagos analizados, y el índice volumétrico (%V), que muestra la proporción entre el volumen del ítem alimentario y el volumen total de todo los ítems. De esta manera se calculó el índice de importancia relativa (IIR) para cada ítem en la dieta (Hyslop, 1980). La ecuación para el índice mencionado es la siguiente: IIR = (%N + %V) x %F. Tras obtener este índice, se estandarizó a IIR% para cada ítem alimentario, el cual consistió en la proporción entre el valor de IIR del ítem alimentario y el IIR total de todos los ítems.

La morfometría (LE y LMS) fue comparada con el éxito alimentario de las larvas, definido como el número total de presas por estómago, intensidad alimentaria (InA, número), el volumen total de presas por estómago (VTPE, μm^3) y el ancho máximo de las presas (AMPE, µm) o ancho promedio de presas por estómago (APPE, µm). Para esto se realizaron correlaciones de Spearman y regresiones lineales simples por mínimos cuadrados (Sokal & Rohlf, 1985). Debido a que los datos no presentaron distribución normal, las medidas de éxito alimentario fueron comparadas simultáneamente, según HLP y estadio de desarrollo de la larva, con una prueba no paramétrica, análisis de permutaciones sobre matrices de distancia, PERMANOVA, de dos vías y de una vía para evaluar la influencia de los factores por separado (Anderson, 2001).

Para complementar los análisis de éxito alimentario se realizó una técnica estadística multivariante, Análisis Canónico de Correspondencia (ACC), con el programa CANOCO 5 (Ter-Braak, 1986). Esto se realizó con el fin de observar asociaciones entre cada indicador de éxito alimentario y la composición de las

presas según HLP y estadio de desarrollo, en conjunto con variables ambientales. Para esto se consideraron las matrices de datos para la InA, APPE y VTPE, como variables biológicas, y se agruparon los ítems presas en 9 ítems alimentarios (Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos *Farranula* sp., CpO: Copépodos Onceidae, Cla: Cladóceros) descartando las presas que sólo aparecieron en una larva y los restos no identificados. Cada organismo fue categorizado por el HLP en que se encontró. También se consideró la matriz de datos ambientales con los valores de temperatura, salinidad, oxígeno, clorofila *a* y biomasa del zooplancton. Para encontrar la relación y validez entre ambos grupos de datos, el análisis aplicó combinaciones de relaciones lineales entre las variables independientes, de tal manera que a partir de múltiples variables independientes predice múltiples variables dependientes. Este resultado fue representado en una gráfica según los ejes de ordenación con los vectores de los parámetros ambientales, la longitud del vector indica la importancia relativa, y la separación entre el eje de ordenación y los vectores indican el grado de correlación. Cada larva de *Auxis* spp. fue indicada en la gráfica según el HLP y el estadio de desarrollo de las larvas fue representado según su centroide (promedio ponderado) para cada etapa (Badii et al., 2007). Finalmente, con base en los datos obtenidos se realizó un mapa conceptual simple a partir de los hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp. y los hábitats larvarios definidos.

8. RESULTADOS

8.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp.

8.1.1. Análisis genético

Se extrajo el ADN de 80 larvas identificadas como *Auxis* spp., 6 adultos de *A. rochei*, 2 de *A. thazard* y 1 de *E. lineatus*, este último considerado como especie externa para la comparación de las secuencias de *Auxis* spp. En la **Tabla 2** y **Tabla 3** se indica la información de las larvas secuenciadas, se obtuvieron 23 secuencias de COI (533 pb) y 22 de 16S (570 pb). En adultos se obtuvieron 6 secuencias de COI (4 de *A. rochei* y 2 de *A. thazard*) y 8 de 16S (6 de *A. rochei* y 2 de *A. thazard*).

Tabla 2. Información de larvas de escómbridos identificadas molecularmente con fracción COI. *A*. *rochei* (*A.r*.), *A*. *thazard* (*A.r*.), *E. lineatus* (*E.l*.), longitud estándar (LE, mm), longitud cefálica (LC, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), altura máxima del cuerpo (MC, mm), diámetro del ojo (DO, mm), distancia del hocico al ojo (HO, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm).

N	Especie	Fecha	Estación	Estadio	LE (mm)	LC (mm)	LPA (mm)	AC (mm)	MC (mm)	AP (mm)	DO (mm)	HO (mm)	LMS (mm)	AH (mm)
14	*A. r.*	Julio 2011	C20	Postflexión	10.6	-	-	-	-	-	-	-	1.9	-
28	*A. r.*	Abril 2012	C15	Flexión	4.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	*A. r*	Abril 2012	C15	Preflexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-
53	*A. t.*	Abril 2012	B07	Postflexión	5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
54	*A. r*	Abril 2012	E21	Preflexión	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	-
55	*A. r*	Abril 2012	E21	Flexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
60	*A. r*	Abril 2012	E21	Postflexión	4.8	-	-	-	-	-	0.5	0.5	1.1	-
61	*A. r*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.1	1.5	2.4	1.4	1.3	-	0.5	0.5	1.0	-
62	*A. r*	Abril 2012	E21	Flexión	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
64	*A. t.*	Abril 2012	E21	Flexión	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
63	*A. r*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
66	*A. r*	Abril 2012	E21	Preflexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-
68	*A. r*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.7	-	-	1.8	-	-	-	-	1.3	-
69	*E. l*	Abril 2012	E57	Postflexión	6.0	2.0	3.2	-	-	-	0.7	-	1.6	-
70	*A. t.*	Abril 2012	E33	Flexión	4.0	1.0	1.5	-	-	-	0.4	-	0.8	-
71	*A. t.*	Abril 2012	E25	Postflexión	4.5	0.9	2.2	-	-	-	0.5	-	1.0	-
72	*A. t.*	Abril 2012	E33	Postflexión	4.7	1.4	2.0	-	-	-	0.5	-	1.0	-
73	*A. r*	Abril 2012	E33	Postflexión	5.6	1.5	2.5	1.8	-	-	0.5	-	1.2	-
74	*A. t.*	Abril 2012	E33	Flexión	3.6	0.9	1.4	1.0	-	-	0.4	-	0.6	-
75	*A. t.*	Abril 2012	E33	Preflexión	3.2	0.9	1.4	0.9	-	-	0.4	-	0.6	-
78	*A. r*	Abril 2012	C01	Preflexión	3.5	0.9	1.1	-	-	-	-	-	0.8	-
79	*A. r*	Julio 2014	A05	Postflexión	5.0	1.3	2.0	-	-	-	0.5	-	1.0	-
80	*A. r*	Julio 2014	A05	Postflexión	5.5	1.8	2.3	-	-	-	0.5	-	1.0	-

Tabla 3. Información de larvas de escómbridos identificadas molecularmente con fracción 16S. *Auxis* spp. (*A.*), longitud estándar (LE, mm), longitud cefálica (LC, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), altura máxima del cuerpo (MC, mm), diámetro del ojo (DO, mm), distancia del hocico al ojo (HO, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm).

N	Especie	Fecha	Estación	Estadio	LE (mm)	LC (mm)	LPA (mm)	AC (mm)	MC (mm)	AP (µm)	DO (mm)	HO (mm)	LMS (mm)	AH (mm)
14	*A.*	Julio 2011	C20	Postflexión	10.6	-	-	-	-	-	-	-	19.0	-
17	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	3.7	-	-	8.5	-	-	4.1	-	5.4	-
18	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	4.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	4.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	4.1	-
31	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	3.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38	*A.*	Abril 2012	C15	Preflexión	3.3	-	-	-	-	-	-	-	7.7	-
45	*A.*	Abril 2012	C15	Flexión	3.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46	*A.*	Abril 2012	A10	Preflexión	2.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
47	*A.*	Julio 2011	C13	Preflexión	3.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49	*A.*	Julio 2011	C21	Preflexión	2.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
53	*A.*	Abril 2012	B07	Postflexión	5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
54	*A.*	Abril 2012	E21	Preflexión	-	-	-	-	-	-	-	-	6.8	-
55	*A.*	Abril 2012	E21	Flexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
60	*A.*	Abril 2012	E21	Postflexión	4.8	-	-	-	-	-	5.0	5.2	10.8	-
61	*A.*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.1	1.5	2.4	1.4	1.3	-	5.1	4.9	9.8	-
63	*A.*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
64	*A.*	Abril 2012	E21	Flexión	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65	*A.*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
66	*A.*	Abril 2012	E21	Flexión	3.6	-	-	-	-	-	-	-	10.0	-
68	*A.*	Abril 2012	E21	Postflexión	5.7	-	-	1.8	-	-	-	-	12.7	-

El análisis de divergencia genética entre secuencias de individuos de las fracciones COI se indica en la **Tabla 4.** La divergencia genética intraespecífica con COI para *A. rochei* varió de 0 a 1.33% y *A. thazard* varió de 0 a 0.75%, las divergencias genéticas intraespecíficas promedio fueron de 0.49% y 0.23% respectivamente (**Tabla 5**). Las divergencias genéticas interespecíficas promedio fueron de 3.25% entre *A. rochei* y *A. thazard*, 9.17% para *A. thazard* y *E. lineatus*, y de 10.25% para *A. rochei* y *A. thazard*.

Tabla 4. Porcentajes de divergencia genéticas de las fracciones COI entre larvas de *Auxis* spp. y adultos de *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus*, con su respectiva fecha de muestreo (año y mes) y estación. Larvas en gris claro *A. rochei,* en gris oscuro *A. thazard* y en blanco *E. lineatus*.

	L14	L28	L29	L53	L54	L55	L60	L61	L62	L63	L64	L65	L68	L69	L70	L71	L72	L73	L74	L75	L78	L79	L80	AR1	AR5	AR7	AR9	AT2	AT8	EL
L14																														
L28	0.57																													
L29	0.38	0.19																												
L53	3.09	3.30	3.10																											
L54	0.57	0.38	0.19	2.90																										
L55	0.95	0.38	0.57	3.30	0.76																									
L60	0.57	0.38	0.19	3.30	0.38	0.76																								
L61	0.57	0.00	0.19	3.30	0.38	0.38	0.38																							
L62	0.57	0.38	0.19	3.30	0.38	0.76	0.38	0.38																						
L63	0.19	0.75	0.57	3.29	0.75	1.14	0.75	0.75	0.75																					
L64	3.09	3.30	3.10	0.00	2.90	3.30	3.30	3.30	3.30	3.29																				
L66	0.38	0.19	0.00	3.10	0.19	0.57	0.19	0.19	0.19	0.57	3.10																			
L68	0.57	0.38	0.19	3.30	0.38	0.76	0.38	0.38	0.38	0.75	3.30	0.19																		
L69	10.64	10.20	10.20	9.09	9.98	9.98	9.98	10.20	10.43	10.87	9.09	10.20	9.98																	
L70	3.08	3.29	3.09	0.38	2.89	3.69	3.29	3.29	3.29	3.28	0.38	3.09	3.29	9.30																
L71	3.08	3.29	3.09	0.38	2.89	3.69	3.29	3.29	3.29	3.28	0.38	3.09	3.29	9.30	0.00															
L72	3.49	3.70	3.50	0.38	3.30	3.70	3.70	3.70	3.70	3.69	0.38	3.50	3.70	9.53	0.75	0.75														
L73	0.57	0.38	0.19	3.30	0.38	0.76	0.38	0.38	0.38	0.75	3.30	0.19	0.38	10.43	3.29	3.29	3.70													
L74	3.09	3.30	3.10	0.00	2.90	3.30	3.30	3.30	3.30	3.29	0.00	3.10	3.30	9.09	0.38	0.38	0.38	3.30												
L75	3.09	3.30	3.10	0.00	2.90	3.30	3.30	3.30	3.30	3.29	0.00	3.10	3.30	9.09	0.38	0.38	0.38	3.30	0.00											
L78	0.75	0.57	0.38	3.50	0.57	0.95	0.57	0.57	0.57	0.95	3.50	0.38	0.57	10.43	3.49	3.49	3.90	0.57	3.50	3.50										
L79	0.19	0.75	0.57	3.29	0.75	1.14	0.75	0.75	0.75	0.38	3.29	0.57	0.75	10.87	3.28	3.28	3.69	0.75	3.29	3.29	0.95									
L80	0.57	0.00	0.19	3.30	0.38	0.38	0.38	0.00	0.38	0.75	3.30	0.19	0.38	10.20	3.29	3.29	3.70	0.38	3.30	3.30	0.57	0.75								
AR1	0.38	0.19	0.00	3.10	0.19	0.57	0.19	0.19	0.19	0.57	3.10	0.00	0.19	10.20	3.09	3.09	3.50	0.19	3.10	3.10	0.38	0.57	0.19							
AR5	0.57	0.38	0.19	3.30	0.38	0.76	0.38	0.38	0.38	0.75	3.30	0.19	0.38	10.20	3.29	3.29	3.70	0.38	3.30	3.30	0.19	0.75	0.38	0.19						
AR7	1.14	0.95	0.76	2.70	0.57	1.33	0.95	0.95	0.95	1.33	2.70	0.76	0.95	9.75	2.69	2.69	3.10	0.95	2.70	2.70	1.14	1.33	0.95	0.76	0.95					
AR9	0.38	0.19	0.00	3.10	0.19	0.57	0.19	0.19	0.19	0.57	3.10	0.00	0.19	10.20	3.09	3.09	3.50	0.19	3.10	3.10	0.38	0.57	0.19	0.00	0.19	0.76				
AT2	3.09	3.30	3.10	0.00	2.90	3.30	3.30	3.30	3.30	3.29	0.00	3.10	3.30	9.09	0.38	0.38	0.38	3.30	0.00	0.00	3.50	3.29	3.30	3.10	3.30	2.70	3.10			
AT8	3.09	3.30	3.10	0.00	2.90	3.30	3.30	3.30	3.30	3.29	0.00	3.10	3.30	9.09	0.38	0.38	0.38	3.30	0.00	0.00	3.50	3.29	3.30	3.10	3.30	2.70	3.10	0.00		
EL	10.64	10.20	10.20	9.09	9.98	9.98	9.98	10.20	10.43	10.87	9.09	10.20	9.98	0.00	9.30	9.30	9.53	10.43	9.09	9.09	10.43	10.87	10.20	10.20	10.20	9.75	10.20	9.09	9.09	

Tabla 5. Intervalos de divergencia genética intraespecífica e interespecífica (%) para la fracción COI, entre *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California.

	Intraespecífica			Interespecífica		
	Auxis rochei	*Auxis thazard*	*Euthynnus lineatus*	*A. rochei vs A. thazard*	*A. thazard vs E. lineatus*	*A. rochei vs E. lineatus*
N	17	10	1			
Mínimo	0.00	0.00	-	2.70	9.09	9.75
Máximo	1.33	0.75	-	3.70	9.53	10.87
Promedio	0.49	0.23	-	3.25	9.17	10.25

N: Tamaño de muestra incluyendo adultos y larvas de las especies.

En el árbol del vecino más cercano construido con COI (**Fig. 7**) se observaron los siguientes grupos: 15 secuencias de larvas de *Auxis* spp. se agruparon con los 4 adultos de *A. rochei* con un soporte de remuestreo del 99% y 7 secuencias de larvas de *Auxis* spp. se agruparon con adultos de *A. thazard* con un soporte de remuestreo del 97%. La secuencia de una larva identificada como *Auxis* spp. se agrupó con la de adulto de *E. lineatus* con un soporte de remuestreo de 99%.

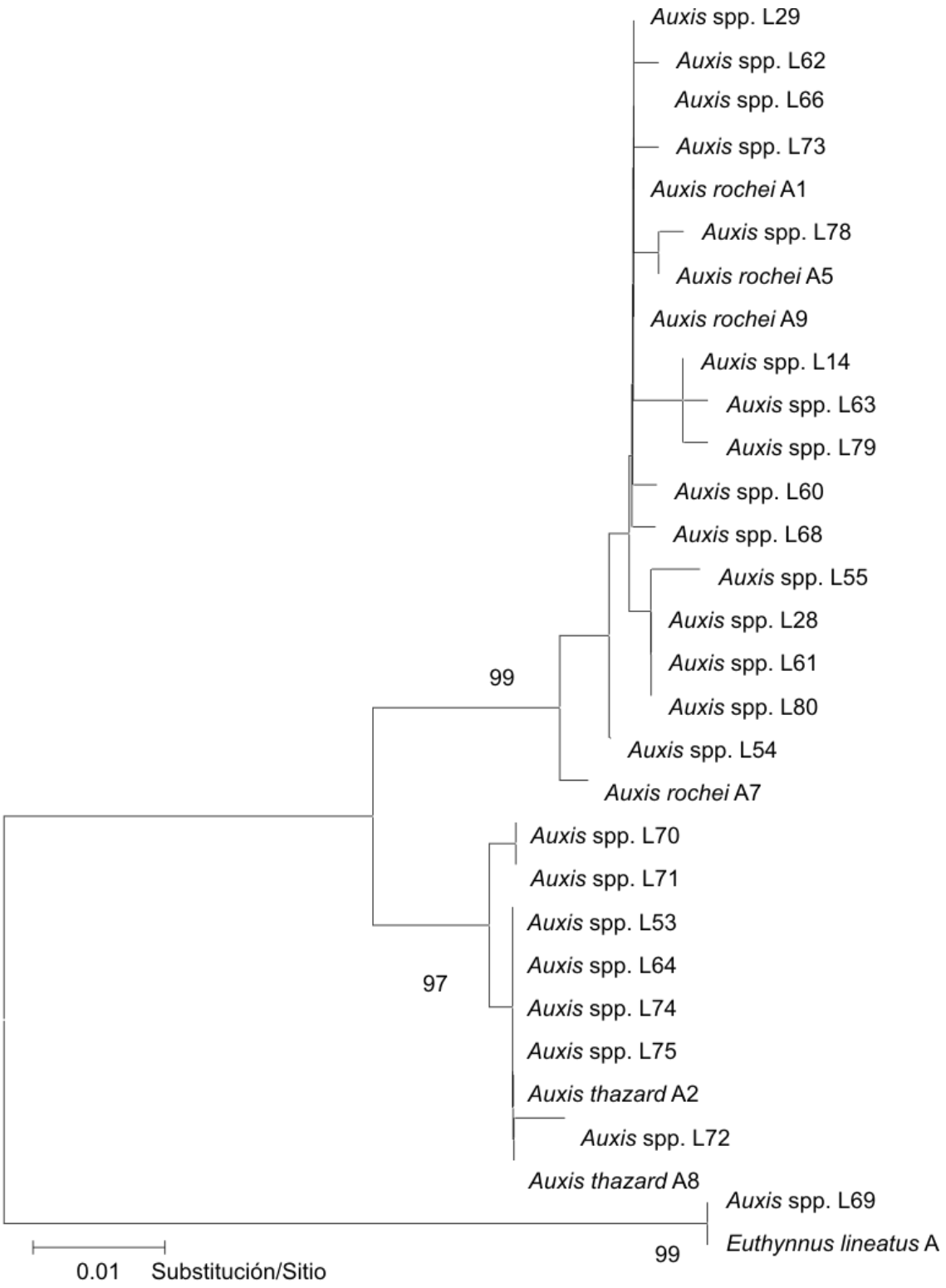


Figura 7. Árbol del vecino más cercano para la fracción COI (533 pb). Los valores de las ramas indican el soporte de los grupos después de 5000 réplicas de remuestreo. L: larva, A: adulto.

Caso contrario, las secuencias de la fracción 16S se observó que la divergencia genética intraespecífica para el género *Auxis* varió de 0 a 0.18% y sólo se observaron divergencias genéticas interespecífica entre el género *Auxis* spp. y *E. lineatus* con un promedio de 1.42% (**Tabla 6** y **Tabla 7**), lo cual se puede observar con el árbol del vecino más cercano construido con la fracción 16S solo se observó un grupo donde las secuencias de las 21 larvas se agruparon con las de 8 adultos de ambas especies del género *Auxis* con un soporte de remuestreo de 66%, solo una larva quedó sin asociación con algún género (**Fig. 8**).

Tabla 6. Porcentajes de divergencia genéticas de las fracciones 16S entre larvas de *Auxis* spp. y adultos de *A. rochei, A. thazard* y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California.

	L14	L17	L18	L28	L29	L31	L35	L38	L45	L46	L47	L49	L53	L54	L55	L60	L61	L63	L64	L65	L66	L68	AR1	AR4	AR5	AR6	AR7	AR9	AT2	AT8	EL
L14																															
L17	0.00																														
L18	0.00	0.00																													
L28	0.00	0.00	0.00																												
L29	0.00	0.00	0.00	0.00																											
L31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00																										
L35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00																									
L38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00																								
L45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00																							
L46	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18																						
L47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18																					
L49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00																				
L53	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00																			
L54	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00																		
L55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00																	
L60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00																
L61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00															
L63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00														
L64	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.35	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18													
L65	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18												
L66	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00											
L68	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00										
AR1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00									
AR4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00								
AR5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00							
AR6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00						
AR7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
AR9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00				
AT2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00			
AT8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
EL	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.60	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.24	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	1.42	

Tabla 7. Intervalos de divergencia genética intraespecífica e interespecífica (%) para la fracción 16S entre *A. rochei* (adultos)*, A. thazard* (adultos) y *E. lineatus* provenientes del sur y entrada del Golfo de California.

	Intraespecífica		Interespecífica		
	Género Auxis	*Euthynnus lineatus*	*A. rochei vs A. thazard*	*A. thazard vs E. lineatus*	*A. rochei vs E. lineatus*
N	21	1			
Mínimo	0.00	-	0.00	1.42	1.42
Máximo	0.18	-	0.00	1.42	1.42
Promedio	0.00	-	0.00	1.42	1.42

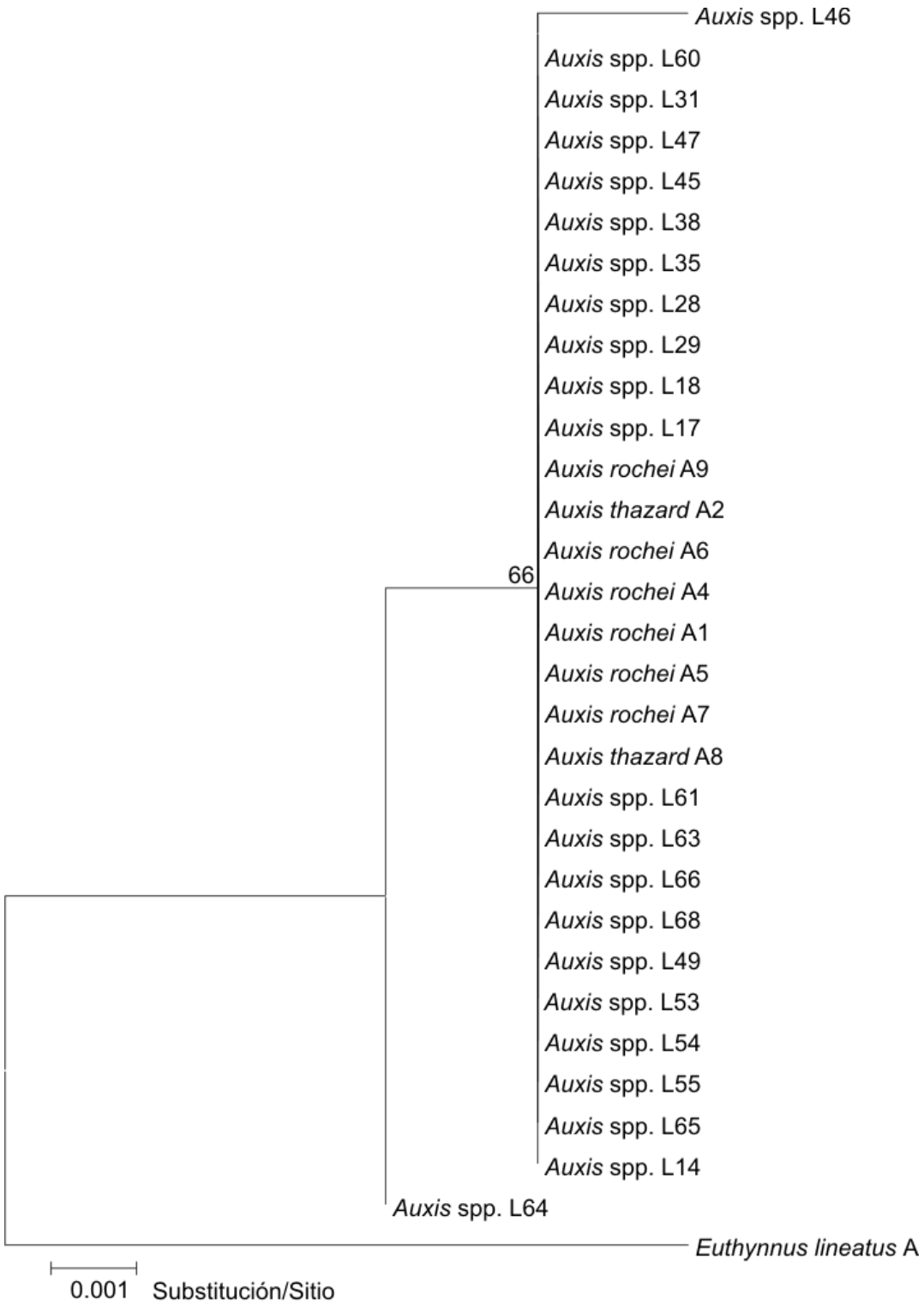


Figura 8. Árbol del vecino más cercano para la fracción 16S (570 pb). Los valores de las ramas indican el soporte de las agrupaciones después de 5000 réplicas de remuestreo. L: larva, A: adulto.

En el mapa se puede observar la ubicación de las larvas identificadas (**Fig. 9**). *A. thazard* se observó a lo largo del área de estudio, en una de las estaciones ubicadas más al norte de la región de estudio, dentro de la Bahía de La Paz, en la entrada del Golfo de California y en las costas continentales. *A. rochei* se ubicó al sur y entrada del golfo, ambas especies se encontraron en una misma estación en la entrada del golfo hacia el lado continental.

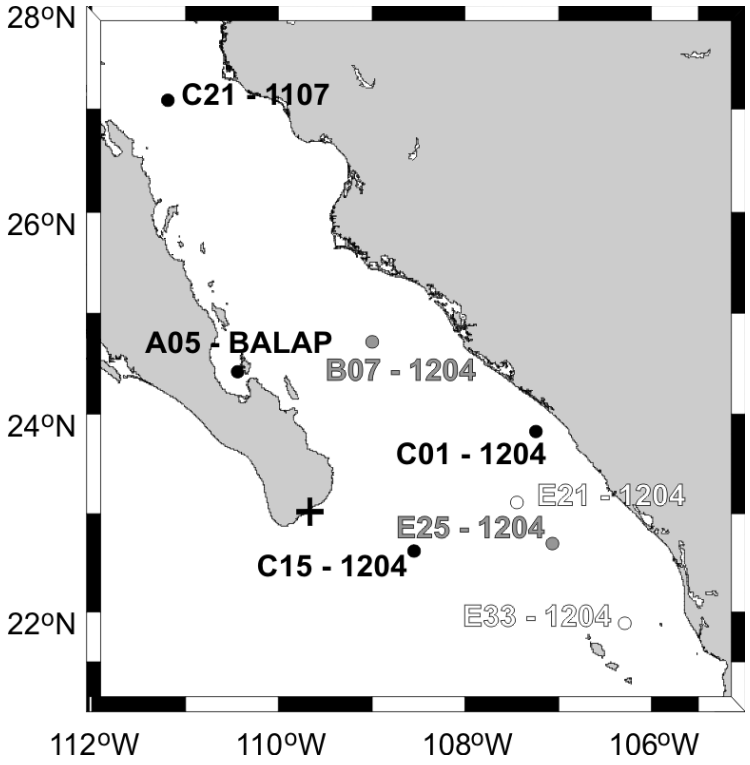


Figura 9. Estaciones de muestreos en el Golfo de California durante Julio y Agosto 2011, Abril y Mayo 2012 y Junio 2014. Se destacan con círculo en color negro las estaciones donde se encontraron larvas de *A. rochei*, en gris larvas de *A. thazard*, en blanco donde se encontraron ambas especies y la cruz donde no se colectaron los adultos.

8.1.2. Análisis morfológico de larvas de *A. thazard* y *A. rochei*

8.1.2.1. Morfometría

Las mediciones obtenidas de las larvas identificadas molecularmente en mejor condición fueron a partir de 5 ejemplares de *A. rochei* (1 en preflexión y 4 en postflexión) y 6 ejemplares de *A. thazard* (1 en preflexión, 2 en flexión y 3 en

postflexión, **Tabla 8**). Las proporciones promedio entre LPA y LE, fue menor en la larva en preflexión de *A. rochei*, siendo de 0.3 en comparación al resto de las larvas, cuyo valor varió entre 2.1, 2.3 y 2.6. Las proporciones promedio entre LC y LE, fue 0.3 en todos los casos. Las proporciones promedio entre la LMS y LC para larvas de *A. rochei* fue de 0.9 en larvas de preflexión y 0.7 para larvas de en postflexión y en larvas de *A. thazard* en preflexión y flexión fue de 0.7 y en postflexión fue de 0.9. Por último, la proporción entre DO y LC fue de 0.4 para todas las larvas de *A*. *thazard* y en larvas de *A. rochei* solo se logró registrar en larvas en postflexión y fue de 0.3.

Tabla 8. Proporciones morfométricas de larvas de *A. rochei* y *A. thazard*. Longitud estándar (LE, mm), longitud preanal (LPA, mm), altura de la cabeza (AC, mm), longitud de la mandíbula superior (LMS, mm), diámetro del ojo (DO, mm).

	Auxis rochei		*Auxis thazard*		
	Preflexión	Postflexión	Preflexión	Flexión	Postflexión
	N=1	N=4	N=1	N=2	N=3
	Promedio	Promedio (Mín-Máx)	Promedio	Promedio (Mín-Máx)	Promedio (Mín-Máx)
LPA/LE	0.3	0.4 (0.4-0.5)	0.4	0.4 (0.4-0.4)	0.4 (0.4-0.5)
LC/LE	0.3	0.3 (0.3-0.3)	0.3	0.3 (0.3-0.3)	0.3 (0.2-0.3)
LMS/LC	0.9	0.7 (0.6-0.8)	0.7	0.7 (0.7-0.8)	0.9 0.7-0.11)
DO/LC	-	0.3 (0.3-0.4)	0.4	0.4 (0.4-0.4)	0.4 (0.4-0.6)

8.1.2.2. Patrones de pigmentación

Para el caso del análisis de patrones pigmentarios (**Tabla 9**, **Apéndice I**) se utilizaron 14 ejemplares para *A. rochei*, cuatro en preflexión (rango de $\overline{LE}$: 3.50-3.58 mm); dos en flexión (rango de $\overline{LE}$: 3.61-4.40 mm) y ocho en postflexión (rango de $\overline{LE}$: 4.82-10.58 mm). En el caso de *A. thazard* se emplearon siete ejemplares, uno en preflexión, tres en flexión ($\overline{LE}$: 3.8 mm) y tres en postflexión (rango de $\overline{LE}$: 4.50-5.04 mm).

Tabla 9. Revisión de pigmentos de larvas de *A. rochei* y *A. thazard* identificadas molecularmente (COI). Longitud estándar (LE, mm).

Especie	LE (mm)	Estado de desarrollo	Extremo de la mandíbula inferior	Dorsales cefálicos (cerebro)		Ventral cefálico (Istmo)	Internos sobre el estómago:		Postanales	Dorsal caudal
				Posterior	Anterior		Dorsal	Posterior		
A. rochei	3.5	Preflexión	No	No	No	No	Si	Si	17	1
A. rochei	3.57	Preflexión	1	Si	No	No	No	No	13	1
A. rochei	3.58	Preflexión	2	Si	No	Si	Si	Si	10	2
A. rochei	3.61	Flexión	1	Si	No	Si	Si	No	9	No
A. rochei	4.4	Flexión	No	Si	No	Si	Si	Si	10	No
A. rochei	4.82	Postflexión	2	Si	No	Si	Si	Si	10	No
A. rochei	5	Postflexión	1	Si	No	Si	Si	Si	10	No
A. rochei	5.05	Postflexión	2	Si	1	Si	Si	Si	12	No
A. rochei	5.11	Postflexión	2	Si	No	Si	Si	Si	13	No
A. rochei	5.5	Postflexión	1	Si	1	Si	Si	Si	9	2
A. rochei	5.6	Postflexión	1	Si	No	Si	Si	Si	9	No
A. rochei	5.73	Postflexión	2	Si	No	Si	Si	Si	17	1
A. rochei	10.58	Postflexión	-	Si	Si	-	Si	Si	-	-
A. rochei	-	Preflexión	1	Si	No	No	Si	No	11	No
A. thazard	3.2	Preflexión	1	Si	No	Si	Si	Si	7	No
A. thazard	3.6	Flexión	1	Si	1	Si	Si	Si	10	No
A. thazard	4	Flexión	1	Si	No	Si	Si	Si	11	No
A. thazard	4.5	Postflexión	1	Si	No	Si	Si	Si	6	1
A. thazard	4.7	Postflexión	2	Si	1	Si	Si	Si	10	2
A. thazard	5.04	Postflexión	-	Si	-		Si	Si	10	-
A. thazard	-	Flexión	-	Si	No	Si	Si	Si	7	-

En la **Fig. 10** se observan los pigmentos para cada especie, en cada estadio de desarrollo, se destacaron en color azul los pigmentos o grupo de pigmentos que estuvieron presentes en todas las larvas analizadas, y en rojo se consideraron los pigmentos o grupos de pigmentos que variaron entre las larvas analizadas. En el extremo de la mandíbula inferior se observó la presencia de uno o dos pigmentos externos en ambas especies, en todos los estadios de desarrollo; sin embargo, una larva en preflexión y una en flexión de *A. rochei* no presentó este pigmento. En la región dorsal cefálica posterior se observó un grupo de pigmentos

externos presentes en casi todas las larvas de *A. rochei* y *A. thazard*, sólo una en estadio de preflexión para *A. rochei* no lo presentó. En la región cefálica anterior sólo se observó un pigmento externo en una larva de *A. rochei* en estadio de postflexión y en *A. thazard* estuvo presente en una larva en postflexión y una en flexión. La larva de mayor tamaño, que fue de *A. rochei*, fue la única que presentó pigmentación externa en la parte dorsal cefálica. En el área ventral cefálica (Istmo) se encontró un pigmento externo presente en todas las larvas de *A. thazard*, pero en *A. rochei* este no estuvo presente en tres larvas de preflexión.

En la región dorsal del estómago se registró un grupo de pigmentos internos presente en casi todas las larvas de ambas especies, sólo una larva de *A. rochei* en estadio de preflexión no presentó pigmentación. En la región posterior del estómago, también se observó un grupo de pigmentos internos en ambas especies, pero dos larvas en preflexión y una en flexión de *A. rochei* no presentó pigmentación. El número de pigmentos externos postanales son los que más presentaron variación en ambas especies, en larvas de *A. rochei* varió entre 10-17 en larvas de preflexión, 9-17 en larvas de flexión y 10-17 en larvas de postflexión. En el caso de los pigmentos externos postanales en larvas de *A. thazard* varió de 7-11 en larvas de flexión y 6-10 en larvas de postflexión, la única larva en preflexión presentó 7 pigmentos postanales.

En la región caudal, cercano al notocordo en la parte dorsal, se observaron uno o dos pigmentos externos. En *A. rochei* en dos larvas de preflexión y en una larva de postflexión se observó un pigmento, y en una larva en preflexión y una en postflexión de se observaron dos pigmentos. En larvas de *A. thazard* una larva en postflexión presentó sólo un pigmento y una de postflexión presentó dos pigmentos.

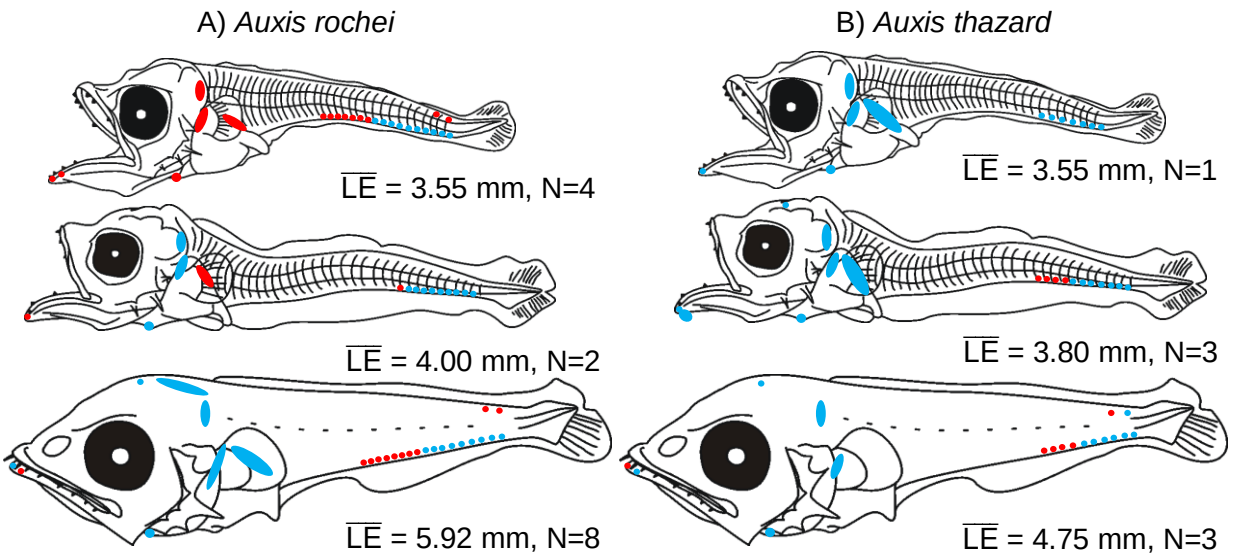


Figura 10. Comparación de pigmentos en larvas de *A. rochei* y *A. thazard* según estadio de desarrollo. Longitud estándar promedio ($\overline{LE}$) y número de larvas analizadas (N). En azul los pigmentos presentes en el total de las larvas analizadas y en rojo los pigmentos que varían entre cada individuo.

8.2. Distribución y estrategias alimentarias de larvas de *Auxis* spp.

8.2.1. Parámetros oceanográficos, distribución y abundancia de larvas de *Auxis* spp.

En el área de muestreo sin influencias de un remolino de mesoescala, durante Julio 2011, el gradiente de temperatura determina una termoclina somera y una estructura de la columna de agua estratificada, es decir, isotermas paralelas a la superficie sin perturbaciones en su distribución en la vertical, con máximo ~31 °C en superficie y de ~13 °C en los 200 m de profundidad (**Fig. 11**). La salinidad es mayor en el centro del transecto, sobre y bajo la termoclina, y es menor bajo la termoclina cercano a la costa (**Fig. 12**). La oxigenación de la columna de agua en superficie es alta en comparación a las aguas bajo la termoclina, el valor máximo fue ~3.5 ml/L (**Fig. 13**). Se observó un núcleo de concentración clorofila *a* ~2.5 mg/m^3 sobre la termoclina cercano a la costa (**Fig. 14**).

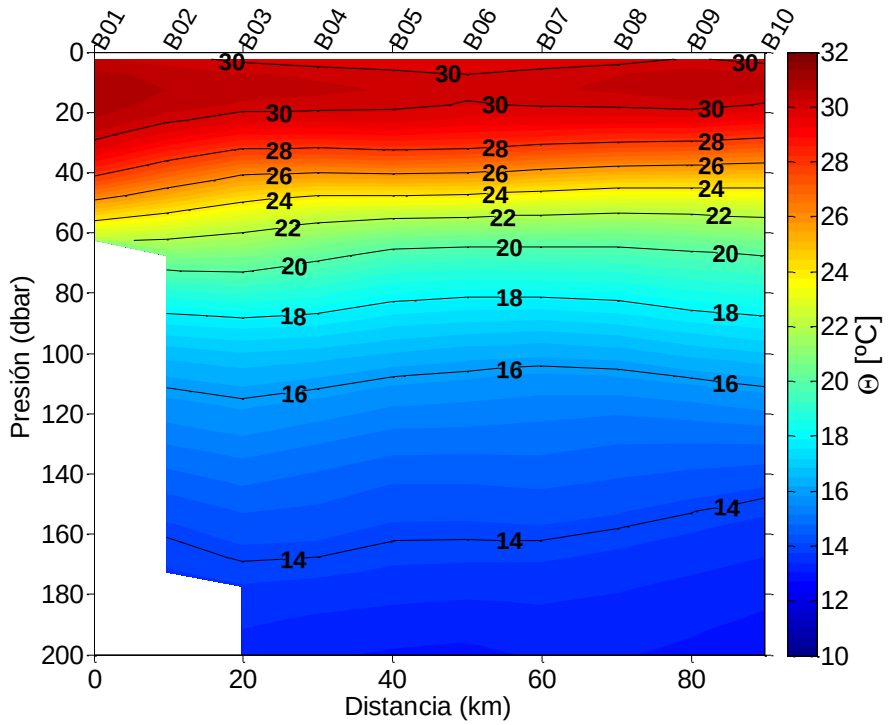


Figura 11. Distribución vertical de temperatura conservativa θ (°C) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico.

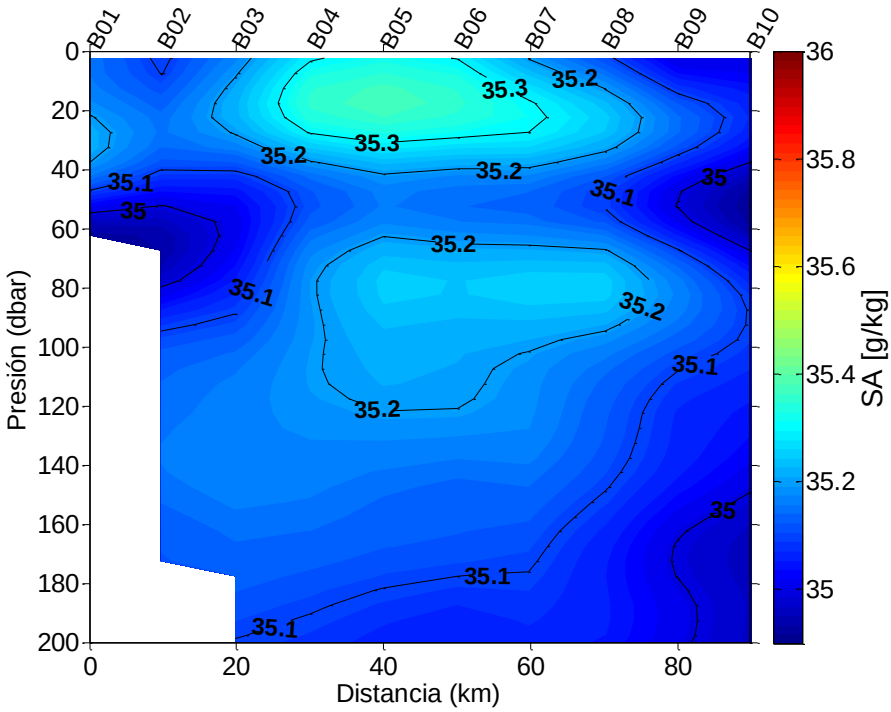


Figura 12. Distribución vertical de salinidad práctica (g/kg) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico.

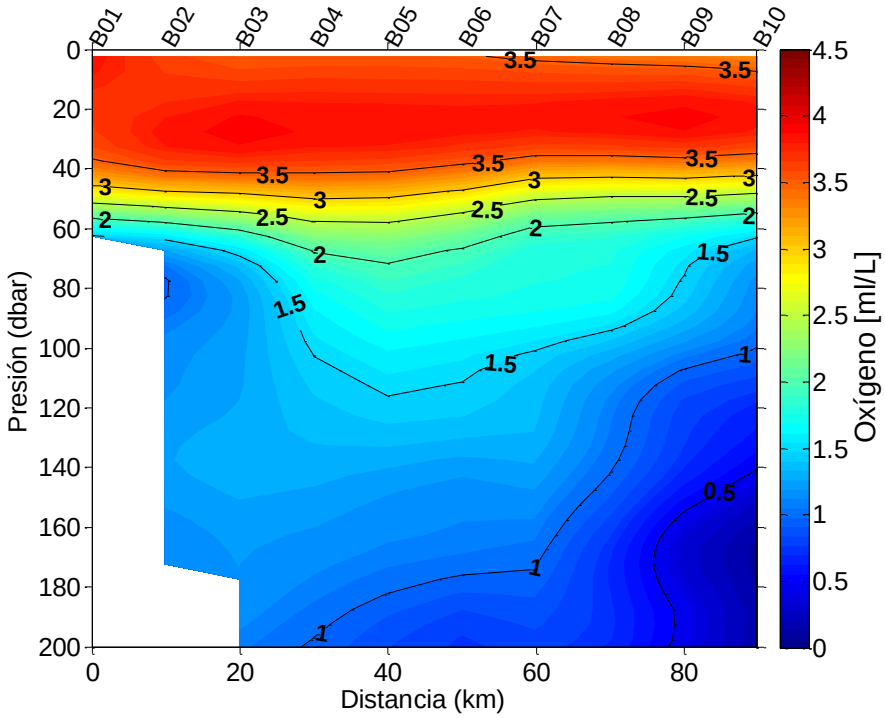


Figura 13. Distribución vertical de oxígeno (ml/L) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico.

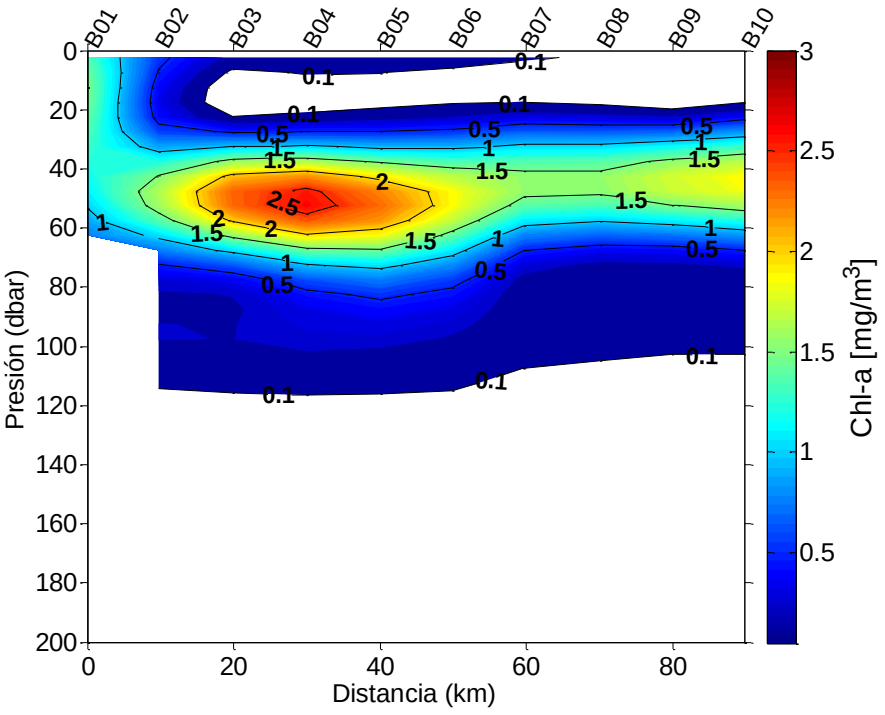


Figura 14. Distribución vertical de clorofila *a* (mg/m^3) del transecto B, sin influencia de remolino ciclónico.

El remolino ciclónico de mesoescala presentó un diámetro de 140 km (entre estaciones A05 y A19), abarcando una profundidad de 470 m. Inversamente, los perfiles de temperatura en el área con influencia del remolino ciclónico (transecto A, transversal al eje del golfo), presentan un fuerte gradiente de temperatura cerca de los 50 m de profundidad, indicando el área que abarca la termoclina. Bajo la termoclina se observó la elevación de las isotermas, indicando convergencia de aguas frías (13-18 °C). Sin embargo, sobre la termoclina se encuentra un núcleo de agua más cálida con máximos de temperatura cercanos a 31 °C en el centro del remolino (**Fig. 15**). Asimismo, la salinidad y oxígeno presentaron un núcleo de valores más altos en la superficie al centro del remolino, sobre 35.4 y 4 ml/L, respectivamente (**Fig. 16** y **Fig. 17**). Las concentraciones de clorofila *a* fueron mayores en los márgenes del remolino, cuyos valores fueron >2 mg/m^3 (**Fig. 18**).

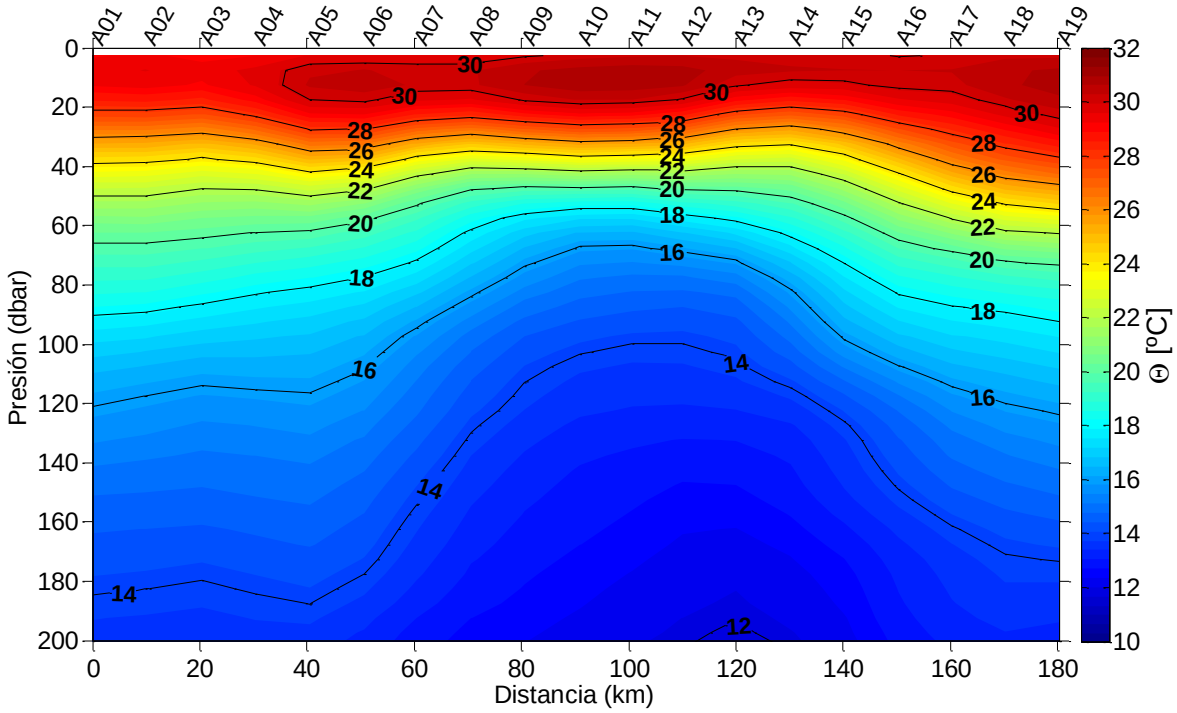


Figura 15. Distribución vertical de temperatura conservativa θ (°C) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico.

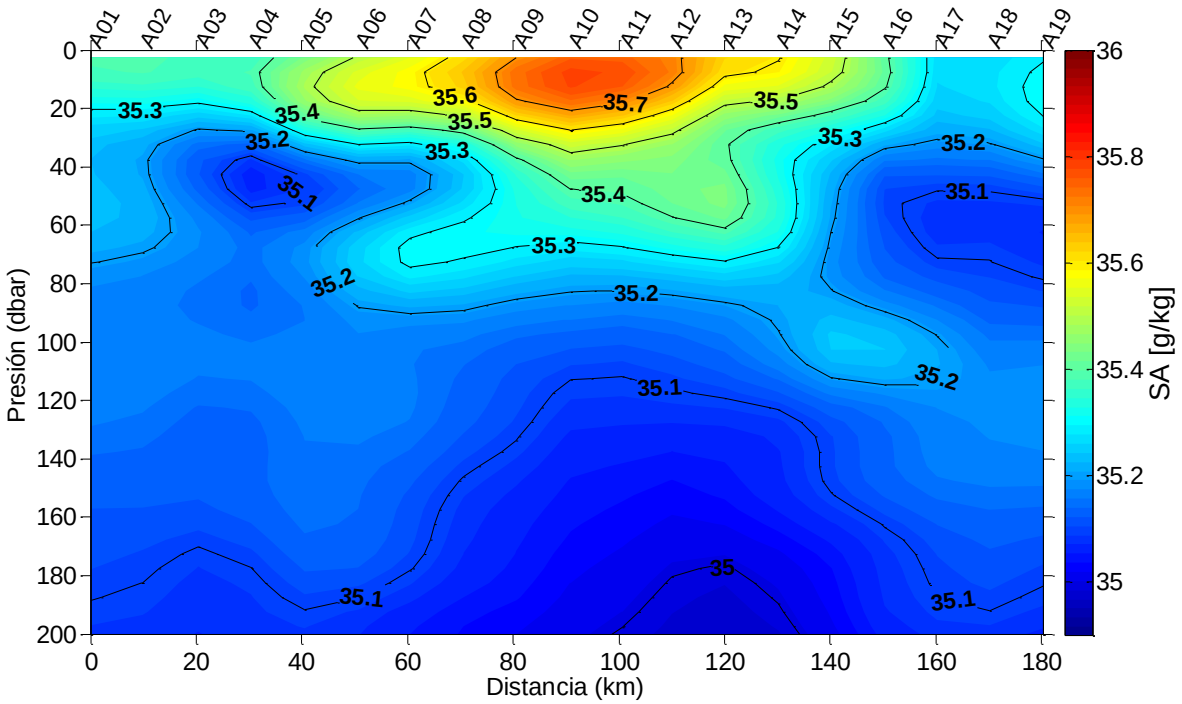


Figura 16. Distribución vertical de salinidad práctica (g/kg) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico.

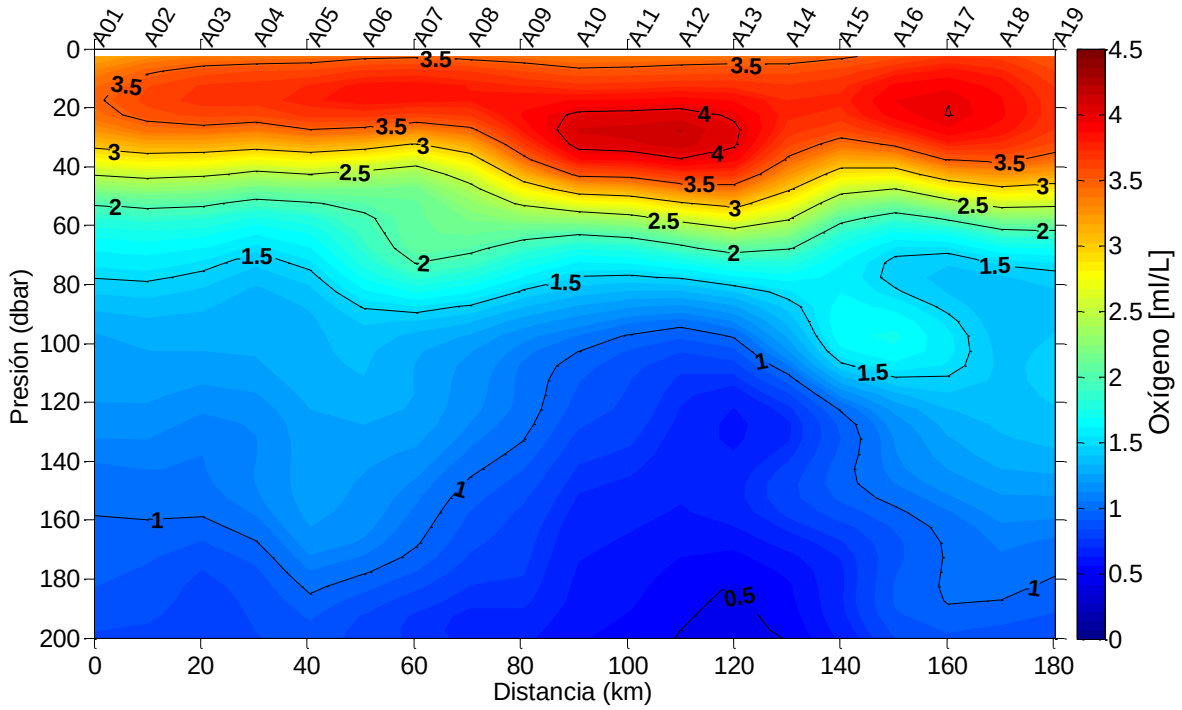


Figura 17. Distribución vertical de oxígeno (ml/L) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico.

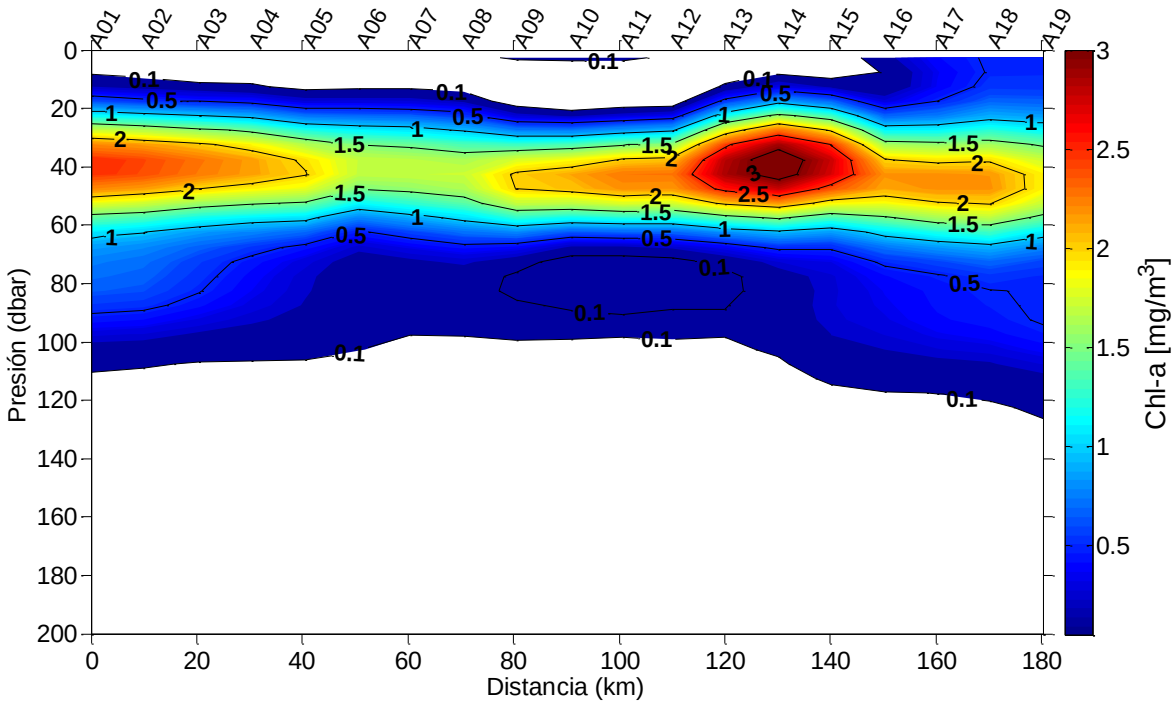


Figura 18. Distribución vertical de clorofila *a* (mg/m^3) del transecto A (transversal al eje del golfo), con influencia de remolino ciclónico.

Las altas abundancias de las larvas de *Auxis* spp. en ambas condiciones oceanográficas (con y sin influencia de un remolino ciclónico), se encuentran asociadas a aguas más cálidas, en la termoclina y sobre ésta, con temperaturas mayores a 24 °C (**Fig. 19**). En cuanto a la distribución horizontal, la abundancia de larvas de *Auxis* spp. se encontró asociada a los márgenes del remolino, en la termoclina y sobre ésta, y disminuyó en el centro del remolino. Caso contrario, en el transecto sin influencia de remolino la abundancia no presentó un gradiente en la distribución horizontal de larvas de *Auxis* spp. Al comparar las abundancias según HLP no presentaron diferencias significativas (p=0.22), pero entre los diferentes estadios de desarrollo si presentaron diferencias significativas (p<0.05), siendo las larvas de preflexión las más abundantes (**Fig. 20**, **Fig. 21**, **Fig. 22**).

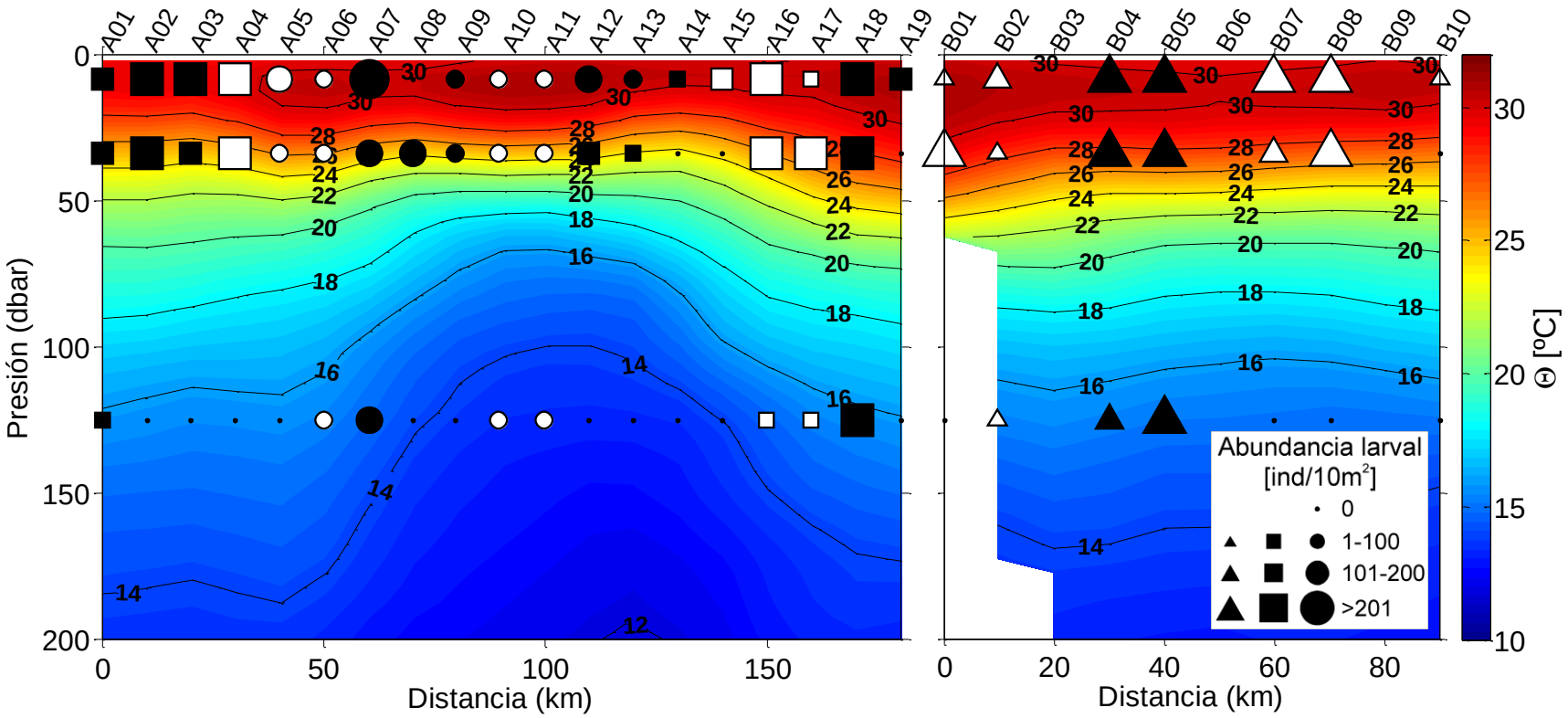


Figura 19. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲-Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro).

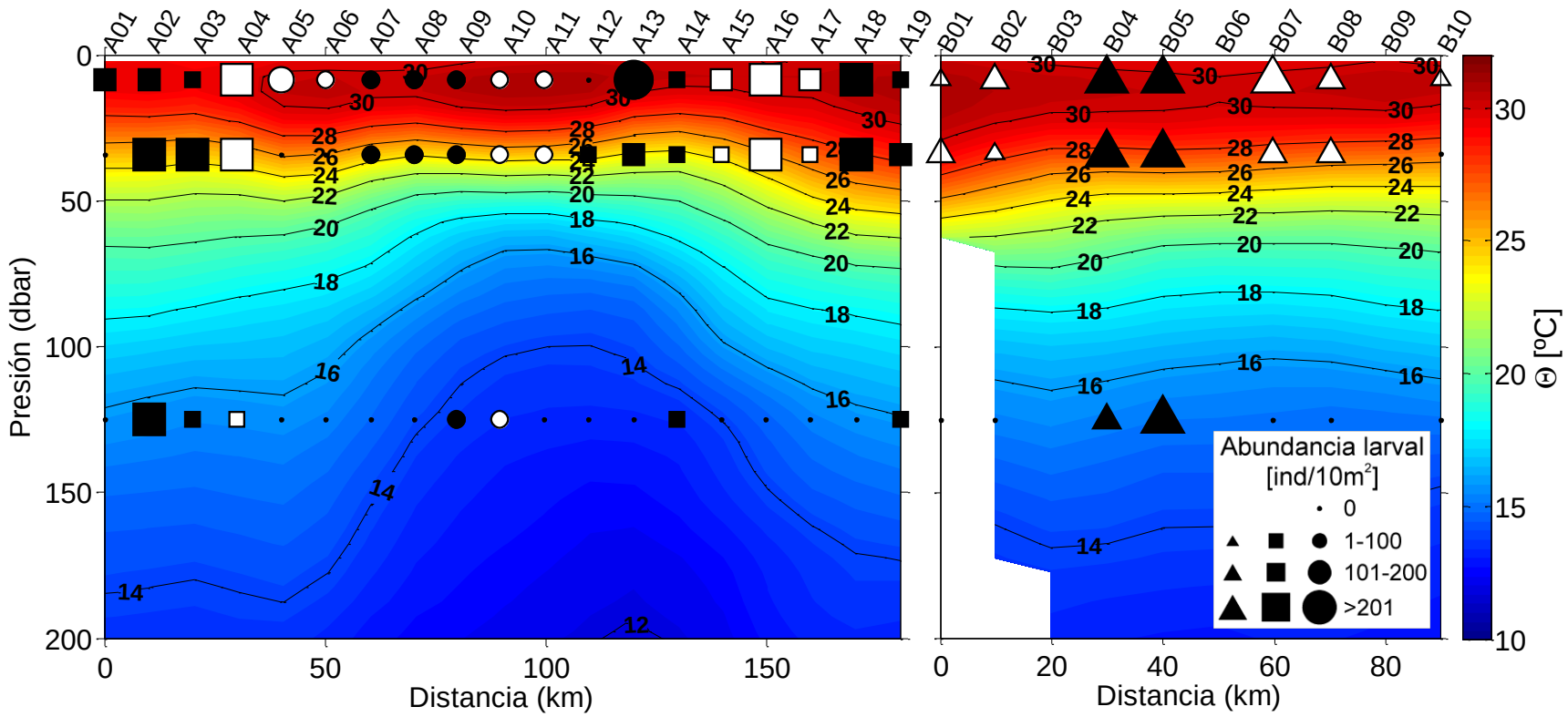


Figura 20. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en preflexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro).

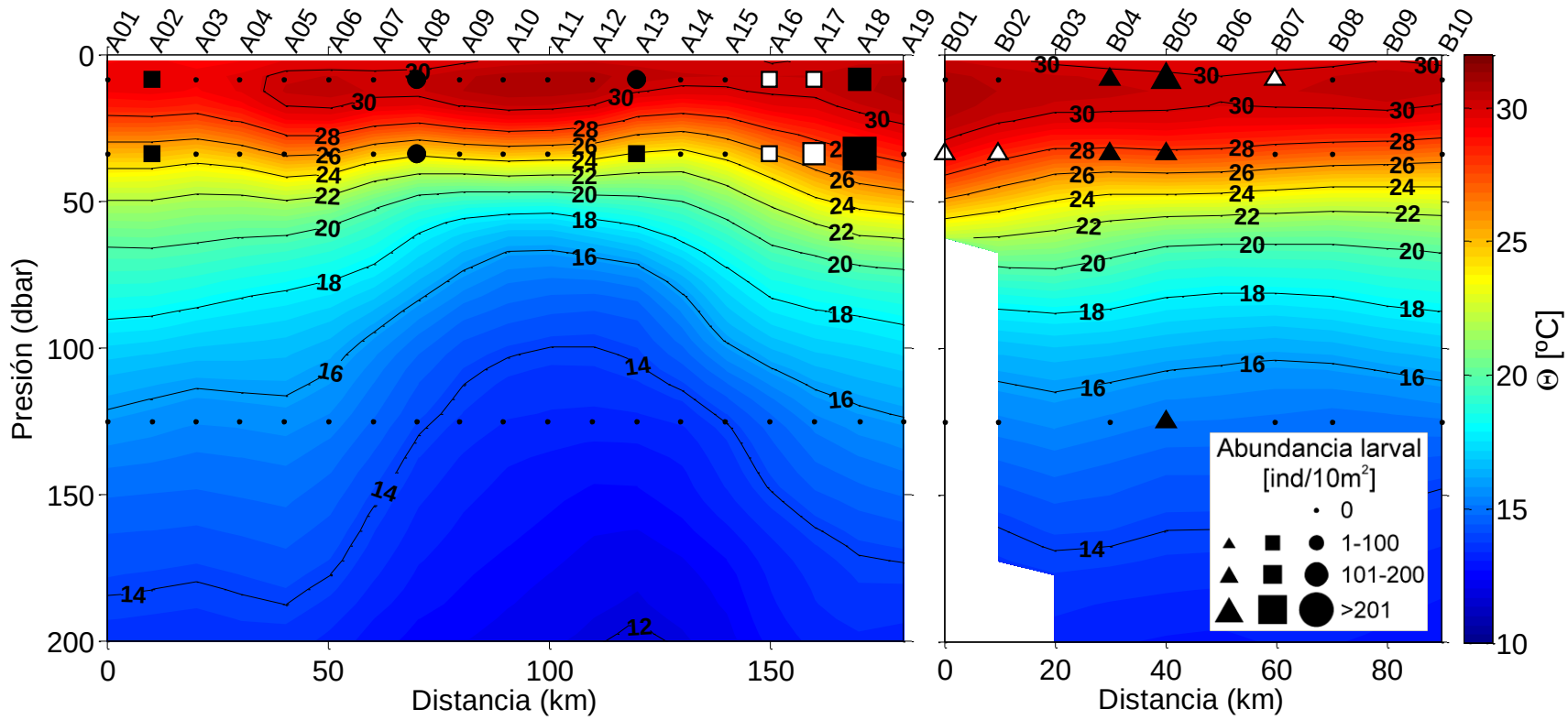


Figura 21. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en flexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro).

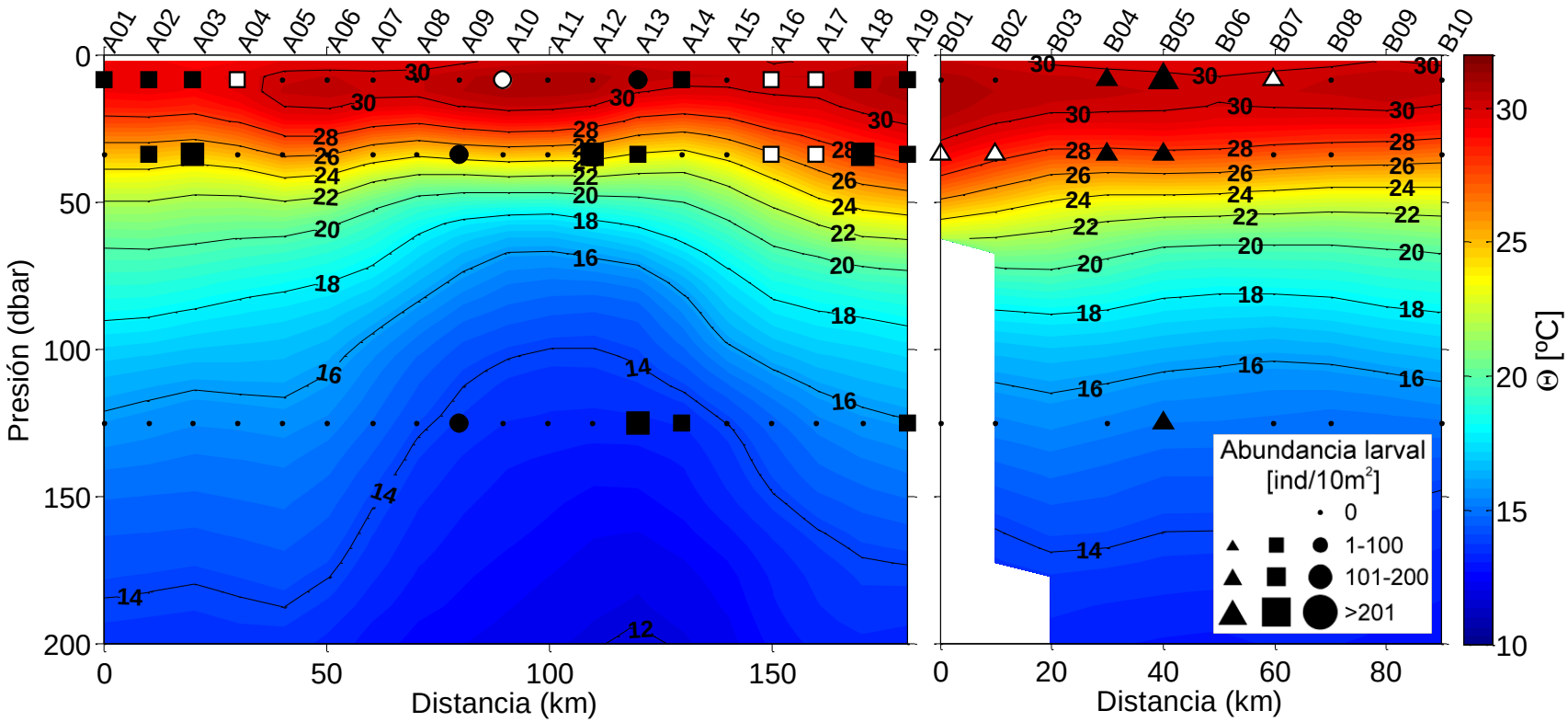


Figura 22. Distribución vertical de larvas de *Auxis* spp. en postflexión en el transecto A (derecha), con influencia de remolino, y en el transecto B (izquierda), sin influencia de remolino. HLP margen del remolino (■ - □), HLP centro del remolino (●-○) y HLP fuera del remolino (▲- Δ), en relación con variables hidrográficas (temperatura conservativa). Relleno de las figuras indican muestras de día (blanco) y de noche (negro).

8.2.2. Descripción de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

Se analizaron 598 estómagos de larvas de *Auxis* spp. con una incidencia alimentaria de 22% (N=134), el tipo de alimentación fue carnívora (organismos zooplanctónicos), con un registro total de 425 presas, clasificadas en 21 ítems presas, y la intensidad alimentaria varió entre 1 y 22 presas por estómago.

La incidencia alimentaria presentó diferencias según larvas que se alimentaron de día y noche, siendo mayor la cantidad de larvas que se alimentaron de día (p<0.05, **Fig. 23**). También hubo diferencias significativas dentro (HLP centro y margen del remolino) y fuera del remolino (HLP fuera del remolino, p<0.05), donde se encontró mayor número de larvas con contenido estomacal dentro del remolino. Al comparar las IA según HLP y estrato, no presentaron diferencias significativas en el número de larvas que presentaron contenido estomacal (p=0.91 y p=0.452, respectivamente). Por el contrario, según estadio de desarrollo de las larvas, donde las larvas en flexión presentaron diferencias significativas con las larvas en preflexión y postflexión (p<0.05).

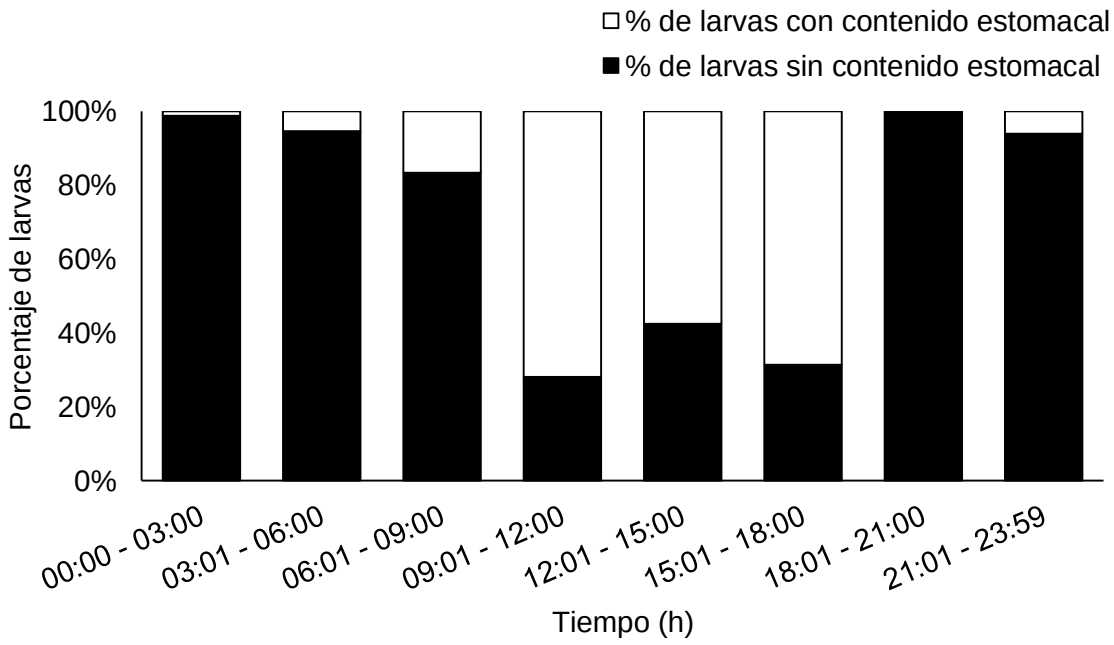


Figura 23. Porcentaje de larvas de *Auxis* spp. con (blanco) y sin (negro) contenido estomacal, según el tiempo local (h).

En la **Tabla 10** (también ver **Apéndice II**) se observan que los ítems presa con mayor valor de índice numérico (%N) fueron los estadios naupliares de crustáceos (~41%) y apendicularias (~19%). Los nauplios se encontraron presentes en la mitad de las larvas analizadas (~50%) como lo indica la frecuencia de ocurrencia (%F), y las apendicularias se encontraron en el ~30% de las larvas analizadas. En cuanto al volumen de las presas (%V), el ítem de apendicularias abarcó 62.7% del volumen total consumido por las larvas de *Auxis* spp. Después que se consideraron las tres variables con el índice de importancia relativa (%IIR), se determinó que el ítem presa con mayor importancia, respecto al total de los ítems presas encontrados, fueron los nauplios de crustáceos (51.1%) y las apendicularias (36.6%).

Tabla 10. Composición de la dieta de larvas de *Auxis* spp. del Golfo de California. Índice numérico (N, %), frecuencia de ocurrencia (F, %), índice volumétrico (V, %) e índice de importancia relativa (IIR, %).

Ítem presa	%N	%F	%V	%IIR
Fitoplancton				
Diatomea	0.24	0.75	0.00	0.00
Prorocentrum sp.	1.18	2.99	0.01	0.07
Zooplancton				
Apendicularia				
Apendicularia N.I.	18.82	29.10	62.70	36.64
Resto de Larvacea	6.35	8.96	16.41	3.42
Holothuroidea				
Auricularia	0.24	0.75	0.20	0.00
Crustacea				
Huevo de invertebrado	4.00	8.96	0.33	0.79
Nauplio	40.71	51.49	7.68	51.08
Nauplio (Calanoideo)	0.24	0.75	0.66	0.01
Metanauplio	4.71	13.43	1.33	1.47
Copepodito	0.94	2.99	0.23	0.06
Copepodito (Calanoideo)	0.24	0.75	0.17	0.00
Copepodito (Harpacticoideo)	1.41	4.48	0.16	0.14
Copépodo	2.35	3.73	1.19	0.25
Copépodo (*Farranula* sp.)	1.41	1.49	1.12	0.08
Copépodo (Onceidae)	0.24	0.75	0.01	0.00
Copépodo (Paracalanidae)	0.24	0.75	0.14	0.00
Cladócero	0.47	1.49	0.04	0.02
Radiolaria	0.24	0.75	0.00	0.00
Resto de copépodo	1.18	2.99	0.26	0.08
Resto quitinoso	9.41	17.16	1.71	3.77
No Identificado	5.41	12.69	5.67	2.11

En la **Tabla 11** y **Fig. 24** se observa la composición de la dieta de larvas de *Auxis* spp. analizadas según HLP (margen, centro y fuera del remolino) y estadio de desarrollo (preflexión, flexión y postflexión). Los estadios naupliares de crustáceos (el ítem presa más importante en la dieta de *Auxis* spp.) variaron según HLP, fue mayor la proporción en los HLP del remolino que el HLP fuera del remolino, donde el HLP del centro del remolino presentó los IIR% más altos. Las larvas en estadio de preflexión consumieron mayor cantidad de nauplios, sobre el 90%. Sin embargo, el consumo de nauplios de crustáceos disminuye a medida que las larvas crecen, con valores de importancia en la dieta de 44% en larvas en postflexión del HLP centro del remolino y bajo el 2% en larvas ubicadas en el HLP margen y HLP fuera del remolino.

La segunda presa más importante en la dieta de larvas de *Auxis* spp., fueron apendicularias, particularmente en larvas en estadio de flexión y postflexión. Fueron consumidas con una importancia cercana al 70% en la dieta de los tres estadios de desarrollo, en el HLP fuera del remolino. Sin embargo, las larvas ubicadas en el HLP centro del remolino, las apendicularias disminuyeron su importancia a valores cercanos a 0.6% en preflexión, 45% en flexión y 55% en larvas en postflexión. Las larvas ubicadas en el HLP margen se alimentaron en un 8.5% en preflexión, 54.5% en flexión, 97% en postflexión.

Tabla 11. Composición de la dieta de larvas de *Auxis* spp. del Golfo de California, a partir del %IIR según estadio de desarrollo.

	HLP margen del remolino			HLP centro del remolino			HLP fuera del remolino		
	Preflexión	Flexión	Postflexión	Preflexión	Flexión	Postflexión	Preflexión	Flexión	Postflexión
Número de larvas	200	44	63	96	21	4	108	15	42
Incidencia alimentaria	27%	20%	17%	29%	33%	25%	16%	27%	9.5%
Ítem presa	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR	%IIR
Fitoplancton									
Diatomea	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
Prorocentrum sp.	0.05	0.39	-	-	0.28	-	0.60	-	-
Zooplancton									
Appendicularia									
Apendicularias N.I.	8.49	54.54	97.06	0.60	44.89	55.29	69.25	76.30	75.71
Restos de Larvacea	8.04	-	1.12	1.00	-	-	1.59	-	18.17
Holothuroidea									
Auricularia	-	-	-	-	-	-	-	-	0.06
Crustacea									
Huevos de invertebrados	2.01	-	-	0.07	1.21	-	0.46	-	-
Nauplios	67.91	34.40	0.33	91.15	42.94	44.71	15.78	6.67	1.11
Nauplios (Calanoideo)	-	-	-	-	0.52	-	-	-	-
Metanauplios	1.04	1.92	0.35	1.49	4.78	-	0.34	-	-
Copepoditos	0.03	0.41	-	0.09	-	-	0.19	-	-
Copepoditos (Calanoideo)	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
Copepoditos (Harpacticoideo)	0.23	0.40	-	0.08	-	-	0.17	-	-
Copépodos	0.18	5.00	-	0.08	0.34	-	-	-	-
Copépodos (*Farranula* sp.)	-	-	-	0.61	1.77	-	-	-	-
Copépodos (Onceidae)	-	0.39	-	-	-	-	-	-	-
Copépodos (Paracalanidae)	-	-	-	-	-	-	0.21	-	-
Cladóceros	0.02	0.39	-	-	-	-	-	-	-
Radiolaria	-	-	-	-	-	-	-	-	1.10
Restos de copépodos	0.03	-	-	0.08	-	-	0.40	3.81	-
Restos quitinosos	10.78	1.66	-	2.39	0.33	-	1.58	13.22	-
No Identificados	1.13	0.51	1.14	2.37	2.93	-	9.42	-	3.85

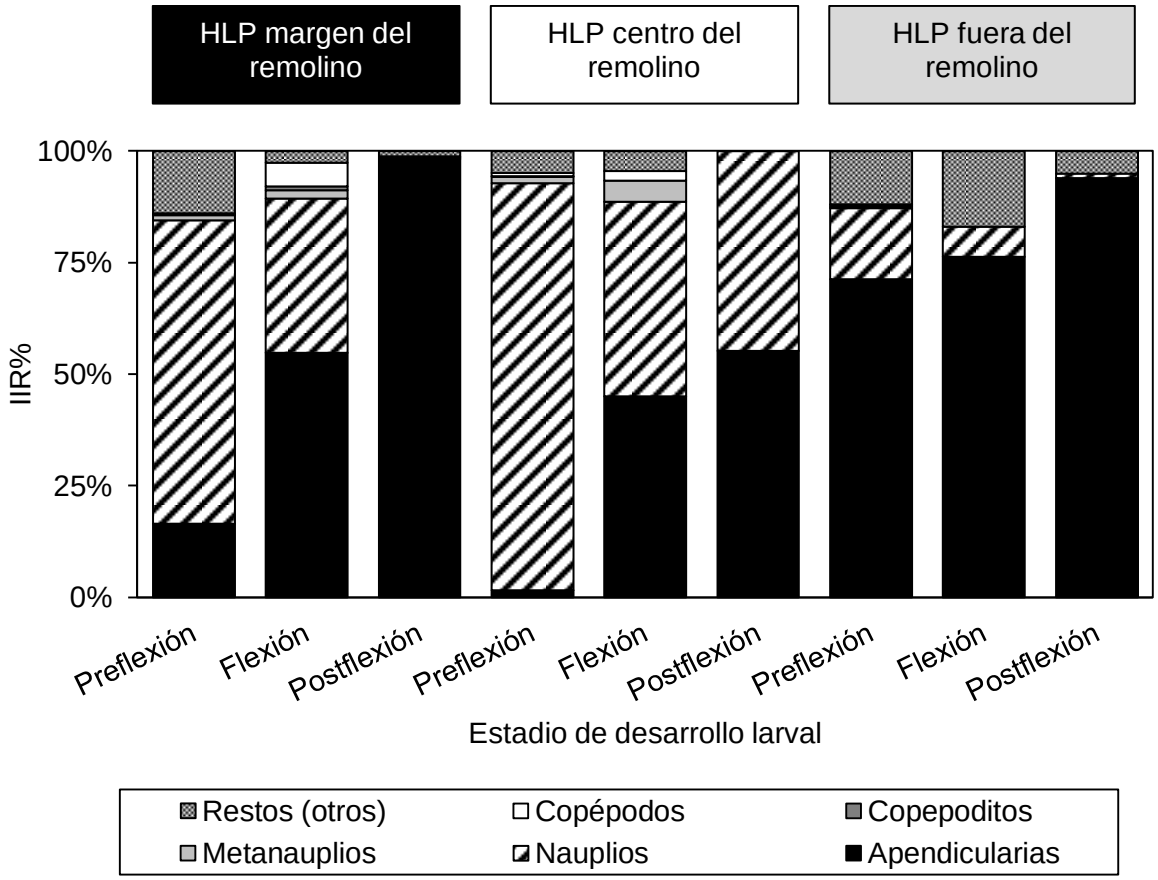


Figura 24. Variación del índice de importancia relativa (IIR, %) de las presas de larvas de *Auxis* spp. en relación al estadio de desarrollo y para cada HLP. Los ítems presas se encuentran agrupados en las categorías de restos (otros), copépodos, copepoditos, metanauplios, nauplios y apendicularias.

8.2.3. Relaciones morfométricas de larvas *Auxis* spp. y sus presas

Las 598 larvas de *Auxis* spp. capturadas durante Junio de 2011 en el sur del Golfo de California, presentaron una LE promedio de larvas en estadio de preflexión fue 3.0 mm (rango entre 1.8-4.5 mm), flexión fue 4.1 mm (rango entre 3.1-5.4 mm) y postflexión 5.8 mm (rango entre 4.2-11.5 mm, **Tabla 12**). La LMS promedio fue 693.0±350.6 µm (rango entre 192.9-2,334.1 µm), el promedio de LMS de larvas en estadio de preflexión fue 512.1 µm (rango entre 192.9-903.6 µm), flexión fue 772.1 µm (rango entre 455.3-1,477.4 µm) y postflexión fue 1,305.3 µm (rango entre 746.1-2,334.1µm). La proporción media entre la LMS y la LE fue 18.2%, para el caso de las larvas en preflexión fue 14.9 mm, en flexión 11.4 mm y

en postflexión de 8.2 mm. Existe una relación lineal entre la LMS y LE significativa y positiva (r^2= 0.847, p<0.05), indicando que las larvas a medida que crecen aumentan el tamaño de su LMS con una tasa promedio de 25%, y explicó la variabilidad de ~90% de los datos (**Fig.25**).

Tabla 12. Resumen de morfometría según estadio de desarrollo de las larvas de *Auxis* spp. capturadas durante Junio de 2011, al sur del Golfo de California.

		Vitelinas	Preflexión	Flexión	Postflexión	Total
LE (mm)	Promedio (D.S.)	2.1±0.9	3.0±0.5	4.1±0.4	5.8±1.3	3.7±1.3
	Rango	1.2-3.5	1.8-4.5	3.1-5.4	11.5	1.2-11.5
LMS (µm)	Promedio (D.S.)		512.1±130.5	772.1±156.4	1,305.3±294.8	693.0±350.6
	Rango		192.9-903.6	455.3-1,477.4	746.1-2,334.1	192.9-2,334.1
LMS/LE	Promedio (D.S.)		16.8±2.9	19.0±3.3	22.6±3.3	18.2±3.8
	Rango		8.2-31.3%	11.4-31.6%	14.9-32.6%	8.2-32.6%

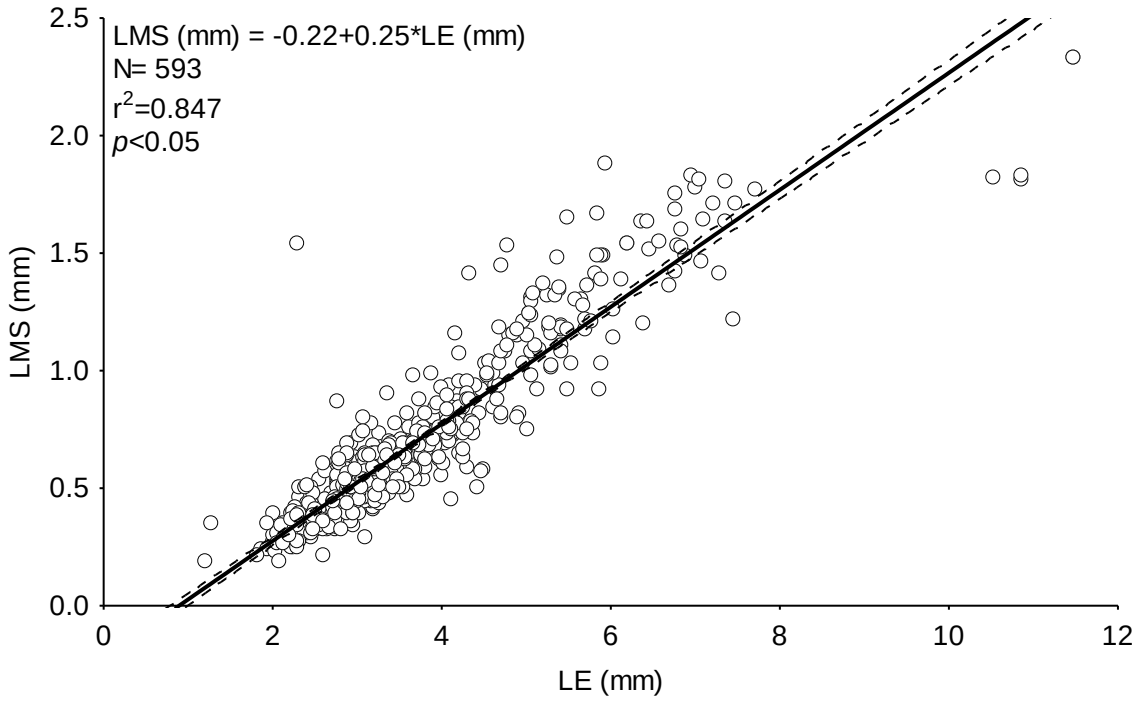
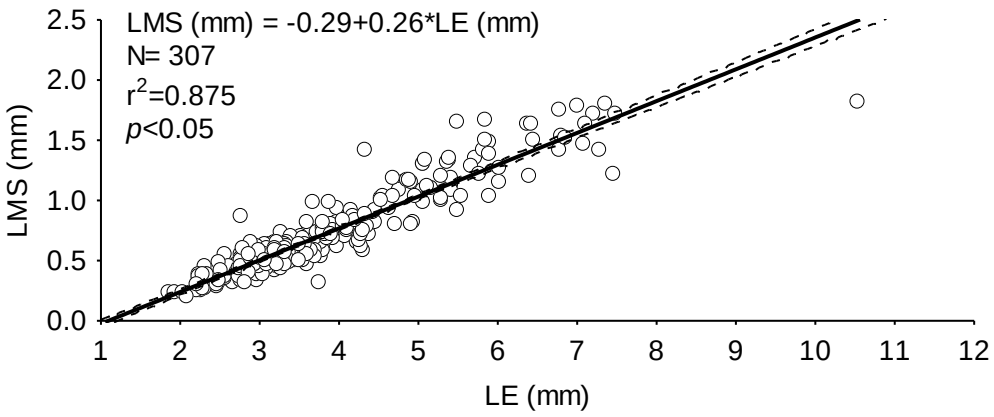
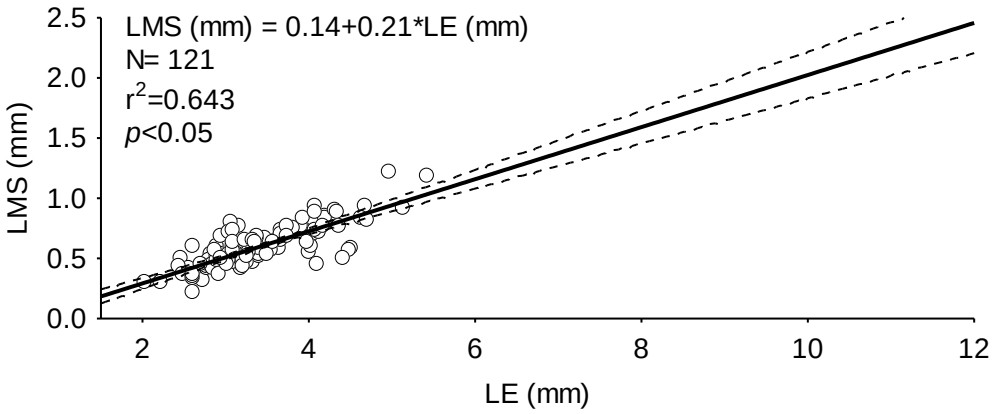


Figura 25. Regresión lineal entre variables morfométricas de larvas de *Auxis* spp. Longitud de la mandíbula superior (LMS, mm) y longitud estándar (LE, mm).

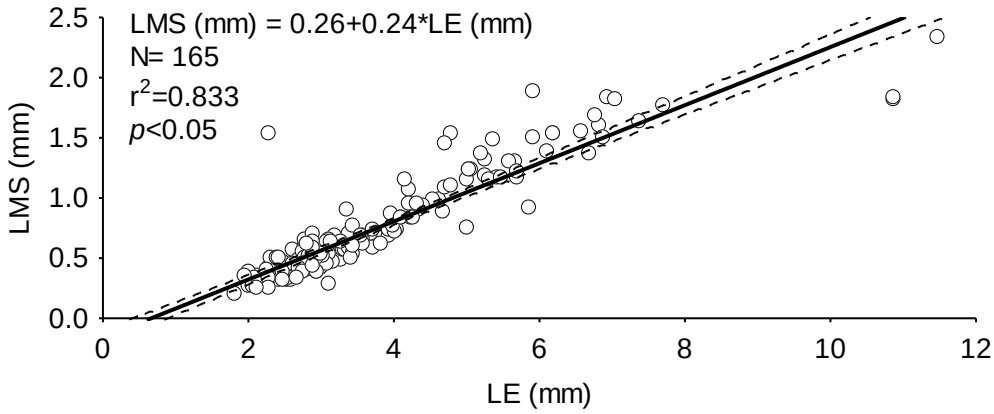
Las relaciones morfométricas según el HLP fueron positivas y significativas (r^2= 0.875 en el HLP margen del remolino, r^2=0.643 en el HLP centro del remolino y r^2=0.833, cada uno con significancia p<0.05). Estas relaciones indicaron que las larvas del HLP centro del remolino aumentan el tamaño del hocico respecto a la LE en menor proporción que las larvas del HLP del margen y HLP fuera del remolino (**Fig. 26**).



A)



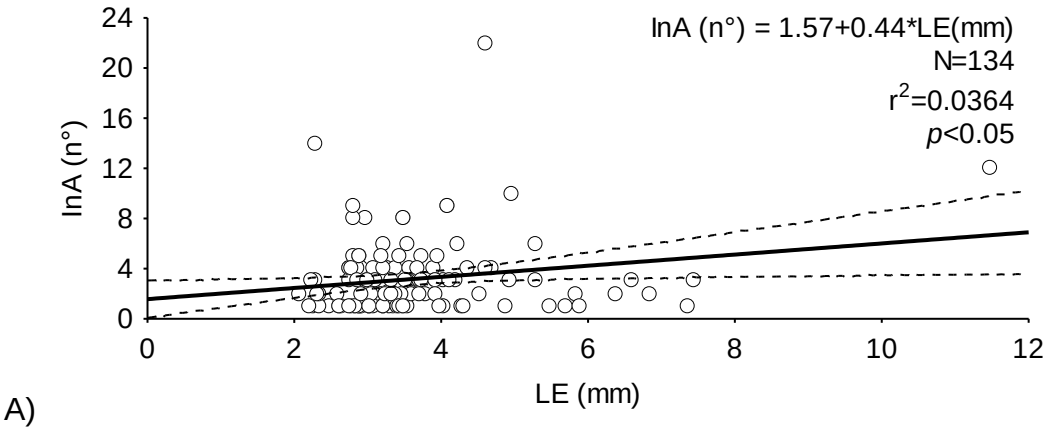
B)



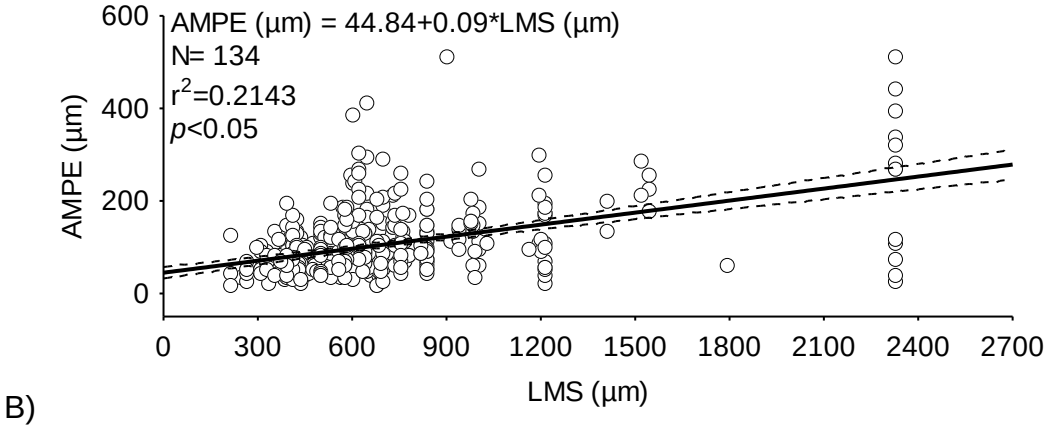
C)

Figura 26. Regresión lineal entre variables morfométricas de larvas de *Auxis* spp. Longitud de la mandíbula superior (LMS, mm) y longitud estándar (LE, mm) según HLP. A) HLP margen del remolino, B) HLP centro del remolino y C) HLP fuera del remolino.

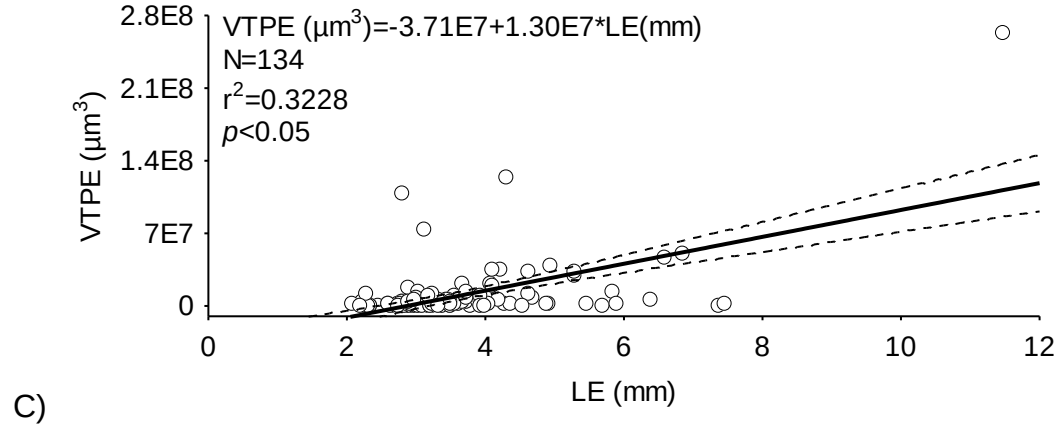
Al comparar la morfometría de las larvas con el número total de presas por estómago (InA) presentó una pendiente positiva y significativa con la LE de las larvas (**Fig. 27**, r^2=0.0364; p<0.05). Igualmente, la correlación entre el ancho máximo de las presas por estómago (AMPE) y la LMS fue positiva y significativa (r^2=0.2143; p<0.05). Sin embargo, el modelo lineal, en ambos casos, explicó un porcentaje bajo de la variabilidad de los datos. Por otra parte, el volumen total de presas por estómago (VTPE) sí presentó una correlación significativa y positiva con la LE, con un modelo que explica cerca del 40% de los datos, (r^2=0.3228; p<0.05). Esto quiere decir que las larvas a medida que aumentan su tamaño corporal y el tamaño del hocico, se alimentan de mayor número de presas y de mayor tamaño.



A)



B)



C)

Figura 27. Regresión lineal entre morfometría de larvas de peces y sus presas. A) Longitud estándar (LE, mm) y número total de presas por estómago (InA, n°). B) Longitud de la mandíbula superior (LMS, µm) y ancho máximo de las presas por estómago (AMPE, µm). C) Longitud estándar (LE, mm) y volumen total de presas por estómago (VTPE, μm^3).

8.2.4. Éxito alimentario de larvas de *Auxis* spp.

Se consideró para la estimación del éxito alimentario los siguientes parámetros: intensidad alimentaria (InA), ancho promedio de presas por estómago (APPE) y volumen total de presas por estómago (VTPE). Los factores con los que se relacionaron, fueron el HLP (margen, centro y fuera del remolino) y estadio de desarrollo de las larvas (preflexión, flexión, postflexión). Los tres indicadores presentaron diferencias significativas para cada factor por sí solo (p<0.05 en HLP y estadio de desarrollo). Por lo que, el número de presas y el tamaño de esta puede cambiar independientemente a medida que las larvas crecen o varía dependiendo del HLP que habiten. Sin embargo, no presentaron diferencias significativas en la respuesta simultánea a las interacción de ambos factores (p= 0.74, **Tabla 13**).

Tabla 13. PERMANOVA de las matrices de cada indicador de éxito alimentario (Intensidad alimentaria, InA; ancho de presas promedio por estómago, APPE; volumen total de presas por estómago, VTPE) para los factores HLP y estadio de desarrollo. (*) indica diferencia significativa. Número de permutaciones: 9999.

PERMANOVA de dos vías	InA (n°)					APPE (µm)					VTPE (µm^3)				
	SC	gl	MC	F	*P*	SC	gl	MC	F	*P*	SC	gl	MC	F	*P*
Factor 1: HLP	1.48	2	0.74	1.09	0.01(*)	1.68	2	0.84	1.22	0.00(*)	1.496	2	0.748	0.867	0.01(*)
Factor 2: Estadio de desarrollo	4.53	2	2.27	3.33	0.00(*)	4.31	2	2.16	3.13	0.00(*)	3.257	2	1.628	1.888	1E-04(*)
Interacción Factor 1 y Factor 2	-47.64	4	-11.91	-17.49	0.74	-48.45	4	-12.11	-17.57	0.82	-60.2	4	-15	-17.4	0.812
Residuos	85.10	125	0.68			86.15	125	0.69			107.8	125	0.863		
Total	43.48	133				43.69	133				52.41	133			

Un segundo análisis considerando ambos factores por separados (**Tabla 14, Fig. 28**), indicó que todos los indicadores de éxito alimentario presentaron diferencias por cada factor. La comparación pareada determinó, para el caso de la InA, diferencias significativas entre el HLP centro del remolino y el HLP fuera del remolino ($p<0.05$), siendo mayor el número de presas consumidas en el HLP centro del remolino. Y para el caso de APPE con el VTPE hubo diferencias significativas entre el HLP del margen del remolino y fuera del remolino ($p<0.05$), encontrando presas de mayor tamaño fuera del remolino. En los tres casos de HLP, las diferencias según estadio de desarrollo de la larva fueron generadas entre las larvas de preflexión con las larvas de flexión y postflexión ($p<0.05$), debido a que las larvas en preflexión se alimentaron de mayor número de presas y de menor tamaño.

Tabla 14. PERMANOVA de una vía de las matrices de cada indicador de éxito alimentario (Intensidad alimentaria, InA; ancho de presas promedio por estómago, APPE; volumen total de presas por estómago, VTPE) para los factores HLP y estadio de desarrollo por separado. (*) indica diferencia significativa. Número de permutaciones: 9999.

		PERMANOVA 1-vía			Comparaciones pareadas	*p*	Comparaciones pareadas	*p*
InA (n°)	SC total	SC en los grupos	F	*p*	HLP margen - HLP centro	0.12	Preflexión - Flexión	0.00(*)
HLP	43.48	42.00	7.63	0.01(*)	HLP centro - HLP fuera	0.01(*)	Flexión - Postflexión	0.11
Estadio	43.48	38.95	2.3	0.00(*)	HLP margen - HLP fuera	0.59	Preflexión - Postfelxión	0.00(*)
AMPE (μm)	SC total	SC en los grupos	F	*p*	HLP margen - HLP centro	0.06	Preflexión - Flexión	0.00(*)
HLP	43.69	42.01	2.61	0.01(*)	HLP centro - HLP fuera	0.53	Flexión - Postflexión	0.28
Estadio	43.69	39.38	7.2	0.00(*)	HLP margen - HLP fuera	0.01(*)	Preflexión - Postfelxión	0.00(*)
VTPE (μm^3)	SC total	SC en los grupos	F	*p*	HLP margen - HLP centro	0.07	Preflexión - Flexión	0.00(*)
HLP	52.41	50.42	1.93	0.01(*)	HLP centro - HLP fuera	0.95	Flexión - Postflexión	0.88
Estadio	52.41	49.16	4.3	0.00(*)	HLP margen - HLP fuera	0.03(*)	Preflexión - Postfelxión	0.00(*)

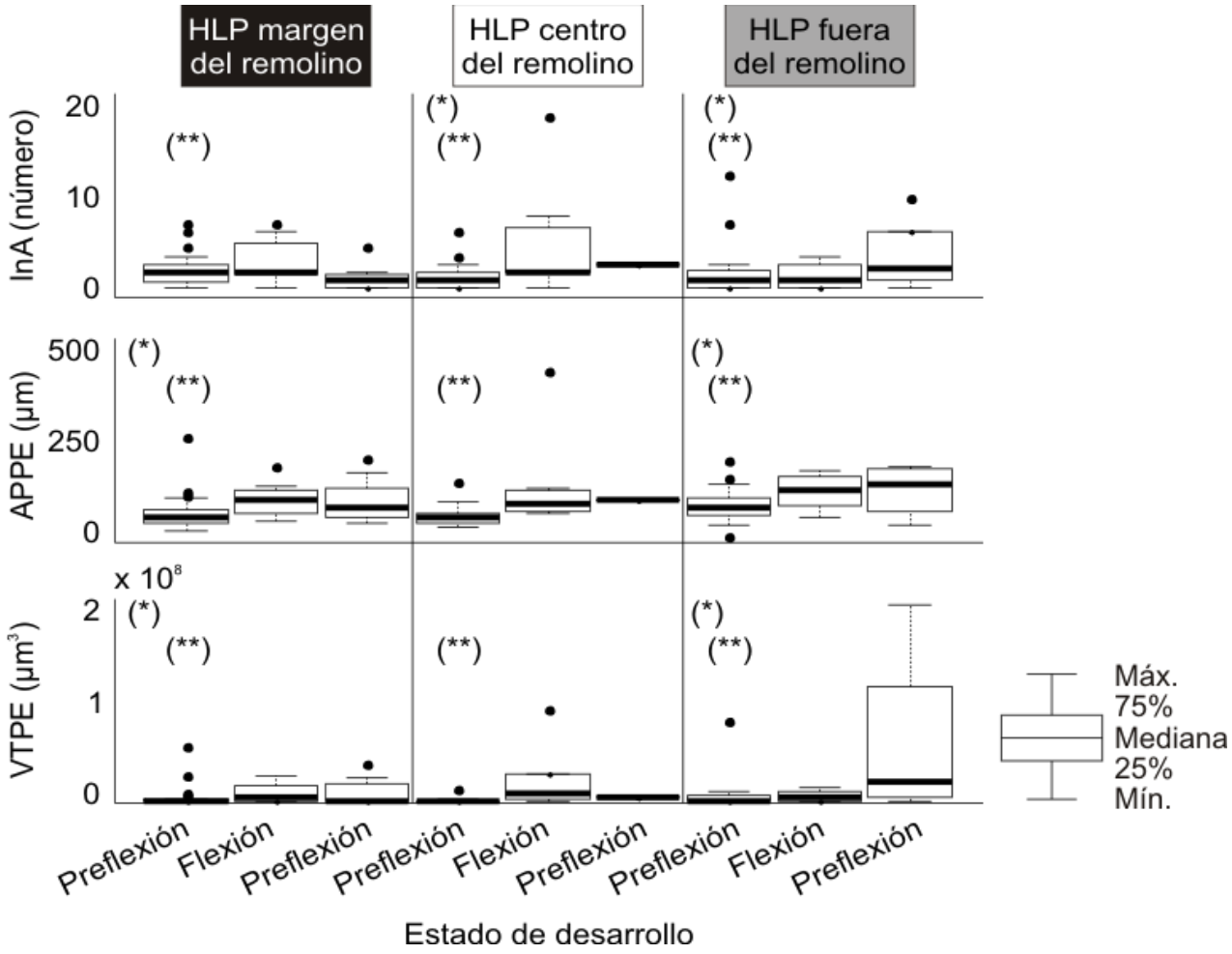


Figura 28. Éxito alimentario de larvas de Auxis spp. por cada HLP, en diferentes estadios de desarrollo, medido como número total de presas por estómago (InA, número), volumen total de presas por estómago (VTPE, μm^3) y ancho promedio de presas por estómago (APPE, µm). (*) indica diferencia significativa entre HLP, (**) indica diferencia significativa entre estadios de desarrollo.

8.2.5. Análisis multivariado de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

Para observar la variación del éxito alimentario con los factores ambientales en relación con los HLP y estadios de desarrollo de las larvas, se realizó un análisis canónico de correspondencia. Con base al número de presas por estómago (InA), se observa la formación de dos grupos, uno compuesto por las larvas en postflexión, que en su mayoría se encuentran en el HLP del margen del remolino, y otro grupo con larvas de preflexión y flexión compuesto por todos los

HLP (**Tabla 15**, **Tabla 16**, **Tabla 17**, **Fig. 29**). Las presas copepoditos, copépodos y nauplios se encontraron asociados a larvas en preflexión y flexión. Las presas metanauplios, huevos de invertebrados, cladóceros y copépodos (Onceidae), fueron mayormente consumidos por larvas en preflexión, y las larvas en flexión consumieron más copépodos (*Farranula* sp.). Las apendicularias, a pesar de que se encuentran más relacionadas con la mayoría de larvas en preflexión y flexión, es el único ítem que tiende a asociarse con larvas en postflexión. La InA de larvas en postflexión y flexión estarían asociadas a aguas con mayor temperaturas, salinidad y oxígeno, y a bajas concentraciones de clorofila *a* y zooplancton. Contrariamente, el InA de larvas en preflexión se encontró asociado a aguas con altas concentraciones de clorofila *a* y biomasa de zooplancton.

Tabla 15. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con la InA de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

Estadístico	Eje 1	Eje 2
Eigenvalores	0.247	0.096
Variable explicada acumulada	6.920	9.600
Correlación pseudocanónica	0.606	0.395
Variación explicada con el ajuste (acumulada)	53.860	74.710

Tabla 16. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con la lnA de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

	Eje 1	Eje 2
Apendicularias	0.75	0.06
Cladóceros	-0.07	-0.68
Copepoditos	-0.30	0.00
Copépodos	-0.11	-0.07
Copépodos (*Farranula* sp.)	-0.65	1.73
Copépodos (Onceidae)	0.32	-0.36
Huevos de invertebrados	-0.22	-0.78
Metanauplios	-0.27	-0.32
Nauplios	-0.35	0.03

Tabla 17. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: lnA.

		Media	D.S.	Eje 1	Eje 2
Estado de desarrollo	Flexión	0.240	0.427	0.159	0.239
	Postflexión	0.114	0.318	0.848	0.240
	Preflexión	0.646	0.478	0	0
Variables ambientales	Clorofila	0.656	0.760	0.178	-0.198
	Oxígeno	3.516	0.489	0.320	-0.002
	Salinidad	35.209	0.206	0.482	0.643
	Temperatura	27.743	3.220	0.496	0.0272
	Biomasa zooplancton	312.098	328.887	-0.199	-0.498

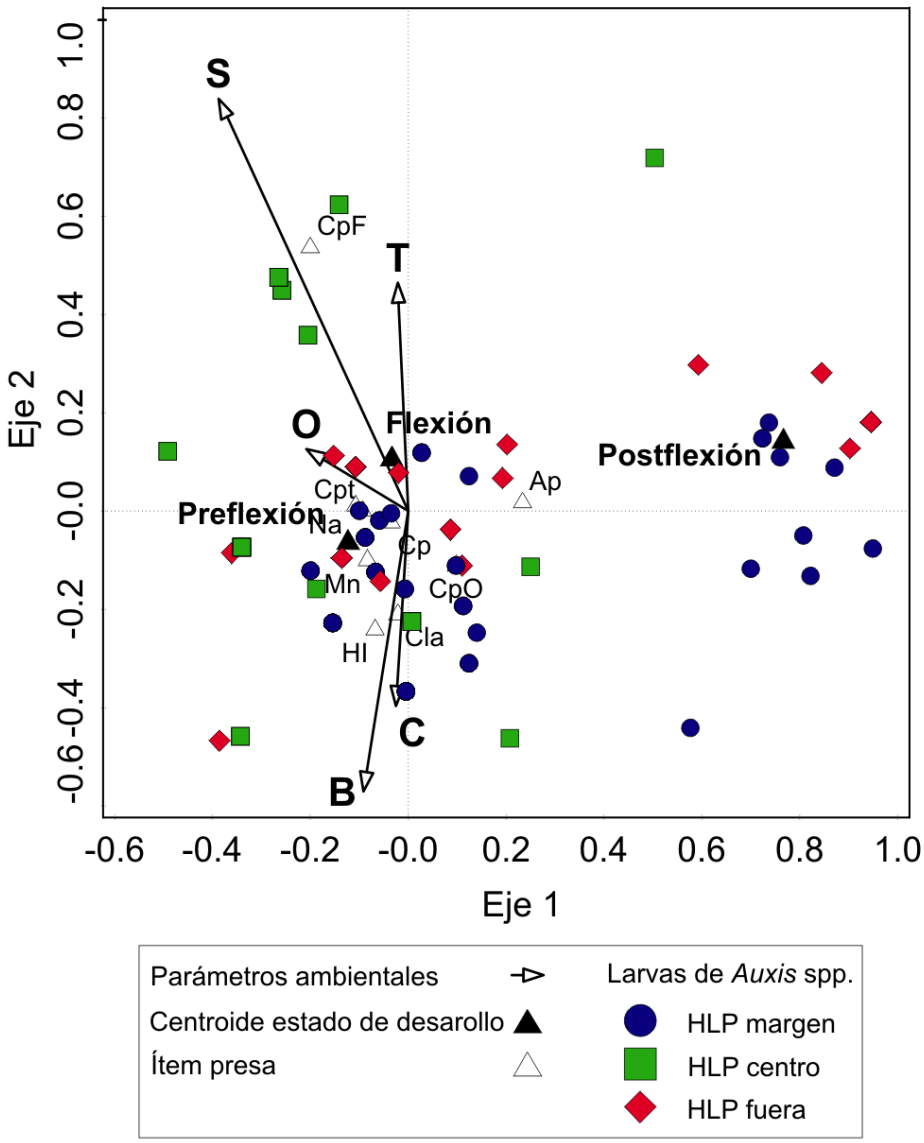


Figura 29. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 9 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de InA. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3), C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino.

El indicador de éxito alimentario relacionado con el ancho promedio de presas por estómago (APPE), y presenta el mismo patrón de agrupación de los diferentes estadio de desarrollo y HLP que el indicador anterior (**Tabla 18**, **Tabla 19**, **Tabla 20**, **Fig. 30**). Las presas más pequeñas están asociadas a larvas en estadio de preflexión, tales como huevos de invertebrado, nauplios, metanauplios y copepoditos. Los cladóceros y copépodos se encontraron relacionados con larvas flexión, mientras que las apendicularias se encuentran asociadas a larvas en flexión y postflexión. El APPE en larvas de preflexión y postflexión se encontró asociado con altas concentraciones de clorofila a y biomasa de zooplancton, y larvas en flexión se asociaron a aguas más cálidas, salinas y oxigenadas.

Tabla 18. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el APPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

Estadístico	Eje 1	Eje 2
Eigenvalores	0.1888	0.1092
Variable explicada acumulada	5.43	8.57
Correlación pseudocanónica	0.5675	0.4233
Variación explicada con el ajuste (acumulada)	42.59	67.22

Tabla 19. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el APPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

	Eje 1	Eje.2
Apendicularias	0.656	0.079
Cladóceros	0.053	0.112
Copepoditos	-0.241	-0.246
Copépodos	0.051	-0.536
Copépodos (*Farranula* sp.)	-0.122	-1.994
Copépodos (Onceidae)	0.774	-0.428
Huevo de invertebrado	-0.487	0.681
Metanauplios	-0.171	0.227
Nauplios	-0.305	-0.049

Tabla 20. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: APPE.

		Media	D.S.	Eje 1	Eje 2
Desarrollo larval	Flexión	0.240	0.427	0.447	-0.477
	Postflexión	0.095	0.293	0.825	0.074
	Preflexión	0.665	0.472	0.000	0.000
Variables ambientales	Clorofila	0.714	0.774	0.117	0.179
	Oxígeno	3.471	0.542	-0.308	-0.275
	Salinidad	35.187	0.198	-0.403	-0.555
	Temperatura	27.370	3.367	0.493	0.112
	Biomasa zooplancton	338.053	360.608	-0.436	0.657

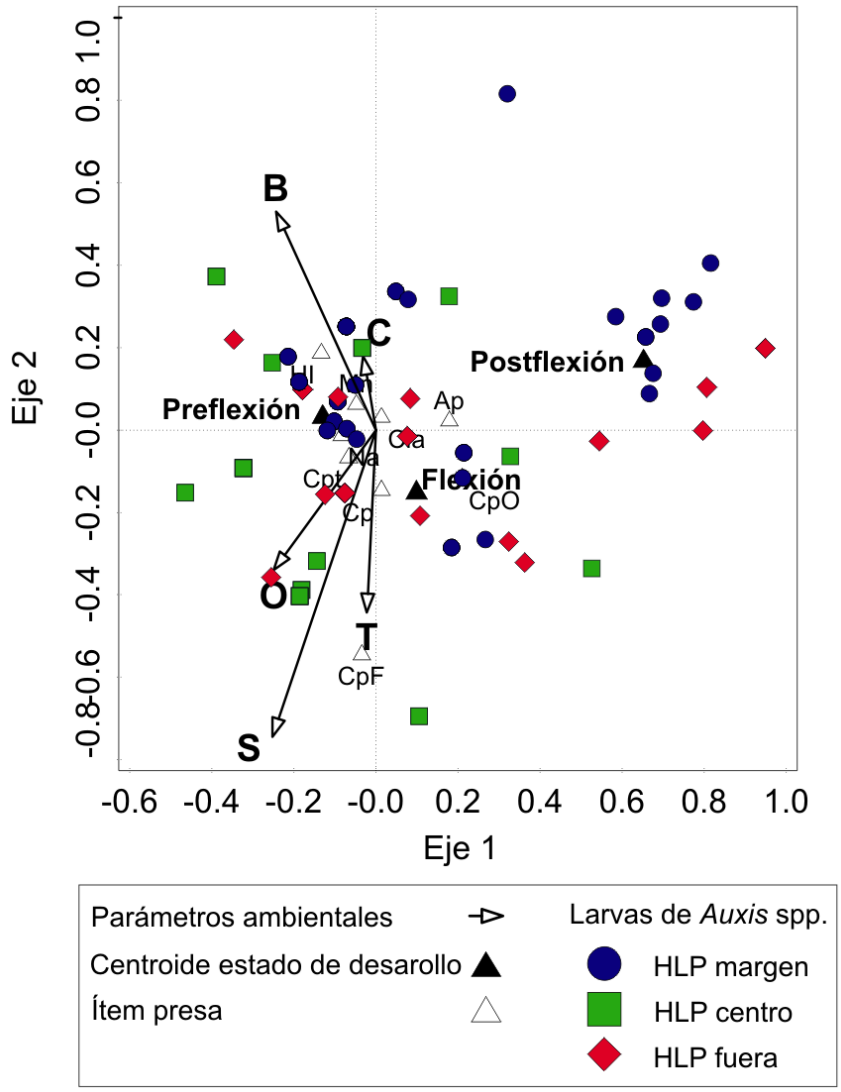


Figura 30. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 9 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de APPE. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3), C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino.

El último indicador corresponde al volumen total de presas por estómago (VTPE), y presenta un patrón diferente a los dos anteriores (**Tabla 21**, **Tabla 22**, **Tabla 23**, **Fig. 31**). Las larvas en preflexión presentaron asociación con los tres HLP, las larvas en flexión mayormente con los HLP margen y fuera del remolino, y las larvas en postflexión se asociaron con el HLP del margen. Al comprar las larvas de peces según HLP, se observa un grupo con mayor cantidad de larvas del HLP del margen asociado a altas concentraciones de clorofila y biomasa de zooplancton. Otro grupo se encuentra asociado a aguas más templadas, salinas y oxigenadas y se compone mayormente por lavas del HLP fuera del remolino. Por el contrario, las larvas que se encuentran en el HLP centro del remolino no presentaron una clara asociación con los parámetros ambientales. Las presas de menor tamaño se asociaron con larvas de preflexión, como huevos de invertebradas, nauplios y copepoditos, mientras que las larvas de flexión se asociaron con presas más grandes como copépodos. Las apendicularias se encontraron mayormente asociadas a larvas de flexión, pero con tendencia de asociación con larvas de postflexión.

Tabla 21. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el VTPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

Estadístico	Eje 1	Eje 2
Eigenvalores	0.189	0.104
Variable explicada acumulada	4.980	7.710
Correlación pseudocanónica	0.568	0.398
Variación explicada con el ajuste (acumulada)	44.610	69.050

Tabla 22. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el VTPE de las presas más importantes de la dieta de larvas de *Auxis* spp.

	Eje 1	Eje 2
Apendicularias	0.663	0.021
Cladóceros	0.107	0.470
Copepoditos	-0.238	-0.336
Copépodos	-0.213	-0.170
Copépodos (*Farranula* sp.)	-0.106	-2.04
Copépodos (Onceidae)	0.837	0.252
Huevos de invertebrados	-0.486	0.624
Metanauplios	-0.135	0.376
Nauplios	-0.293	-0.080

Tabla 23. Regresión de las dos primeras dimensiones del ACC con el estado de desarrollo larval y las variables ambientales, con el indicador de éxito alimentario: VTPE.

		Media	D.S.	Eje 1	Eje 2
Desarrollo larval	Flexión	0.227	0.419	0.460	-0.141
	Postflexión	0.094	0.292	0.822	0.031
	Preflexión	0.678	0.467	0.000	0.000
Variables ambientales	Clorofila	0.716	0.778	0.117	0.132
	Oxígeno	3.466	0.548	-0.305	-0.027
	Salinidad	35.185	0.195	-0.401	-0.570
	Temperatura	27.337	3.389	0.479	-0.217
	Biomasa zooplancton	340.461	362.272	-0.440	0.649

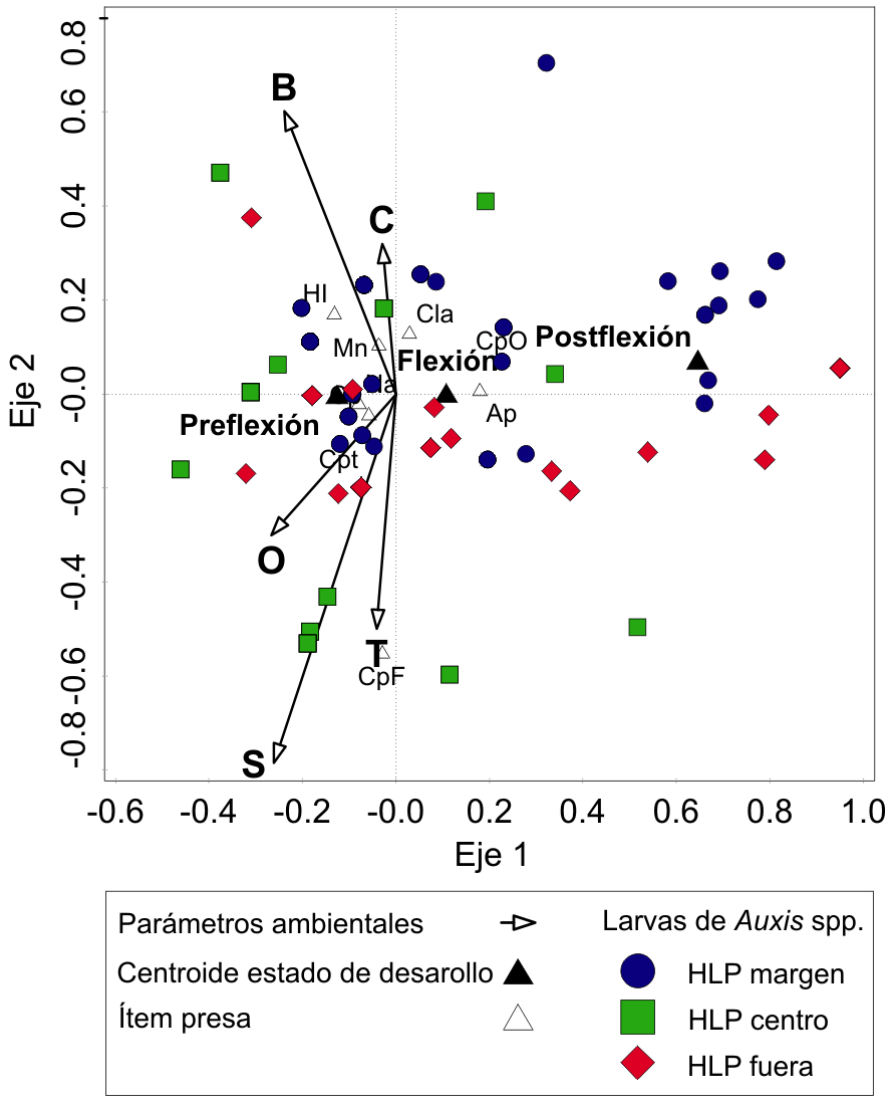


Figura 31. Gráfica de Análisis Canónico de Correspondencia. Distribución de 10 ítems presas, según el parámetro de éxito alimentario de VTPE. En triángulo negro los centroides de los tres estadios de desarrollo de las larvas. Se destacan las letras de la inicial de cada parámetro ambiental, S: salinidad; T: temperatura potencial °C); O: oxígeno disuelto (ml/L); B: Biomasa del zooplancton (ml/1000m^3), C: Clorofila *a* (mg/m^3). Los triángulos blancos indican los ítems presa: Ap: Apendicularias, HI: Huevos de invertebrados, Na: Nauplios, Mn: Metanauplios; Cpt: Copepoditos, Cp: Copépodos, CpF: Copépodos (*Farranula* sp.), CpO: Copépodos (Onceidae), Cla: Cladóceros. Con un cuadrado verde se indican las larvas ubicadas en el HLP margen del remolino, en un rombo las del HLP centro del remolino y en un círculo las larvas del HLP fuera del remolino.

9. DISCUSIÓN

9.1. Identificación de larvas de *Auxis* spp.

Los análisis moleculares indican la presencia de dos especies del género *Auxis* en el Golfo de California, *A. thazard* y *A. rochei*. Sin embargo, no se observaron patrones de pigmentación constantes que distingan a una especie de otra, y debido a que la morfología no logra diferenciarlas, en este estudio se determinó agrupar los morfotipos previamente establecidos en las muestras y clasificar las larvas de peces como *Auxis* spp.

Desde finales de los años 50, se ha registrado las dificultades en la clasificación de las larvas de túnidos, en especial larvas de pequeños túnidos, como las larvas del género *Auxis* spp. a nivel mundial (Jones, 1949, 1960; Uchida, 1963, 1981). Sin embargo, para mejorar la clasificación de dichos organismos se utiliza una combinación de metodologías, considerando número de miómeros, forma del cuerpo espinación de la cabeza y distribución de los melanóforos (Moser, 1996). En este estudio, se consideró la distribución de los melanóforos en conjunto con la identificación molecular, ya que los caracteres morfométricos y merísticos registrados son coincidentes dentro del género *Auxis*, y no hay descripciones particulares claras para cada especie (Richards, 2006).

La identificación molecular fue exitosa para las especies del género *Auxis*, sólo en el caso del fragmento COI, ya que las muestras procesadas para el gen 16S no presentaron diferencias entre las especies, sólo se logró la separación por géneros. Esto podría deberse a que el gen 16S es más conservador entre especies, en cambio el fragmento de gen COI presenta mayor variación entre especies. Otros trabajos han aplicado el mismo análisis, con ADN mitocondrial COI, en larvas o juveniles de túnidos para identificar las especies del género *Auxis*, con altos valores de soporte estadístico, también sobre el 97% (Chow et al., 2003; Kumar et al., 2013; Sun Ji et al., 2011). En el trabajo de Chow et al. (2003), destacan la división de las especies de este género, pero no logran relacionarlo con características morfológicas de las larvas, sólo concluyen que podrían

separarse dependiendo de las características en las branquiespinas, sin embargo este criterio sólo podría aplicarse a larvas más desarrolladas o en juveniles.

La variación genética interespecífica e intraespecífica presentará valores >2% y <1%, respectivamente (Avise, 2001; Hebert et al., 2003) propusieron que la variación genética inter-específica es usualmente >2%. Lo cual concuerda con los resultados de este trabajo, pero las larvas de *A. rochei* presentaron valores mayores a 1%, lo cual puede ser por la variabilidad genética de la especie, ya que igual se agrupa con una determinación estadística de 99%.

En relación a los patrones de pigmentación, el pigmento en el extremo del hocico, puede ser 1 o 2, en ambas especies del género *Auxis*. En el caso de las larvas de *A. rochei* se registró también la ausencia del pigmento en el extremo de la mandíbula en larvas en preflexión y flexión, pero en larvas de *A. thazard* no se logró detectar la ausencia del pigmento (Tabla 8.), las dos larvas que no presentaron registro se encontraron en mal estado de conservación. Ésta característica está presente en otros géneros de túnidos como *Katsuwonus* y *Thunnus* (Richards, 2006). Según Jones (1960), es una característica que aparece en larvas desde el estadio de flexión.

Los pigmentos ubicados en la parte dorsal del estómago son constantes en las larvas de ambas especies, pero pueden estar ausentes en larvas de *A. rochei* en preflexión y flexión. El número y tamaño de estos pigmentos parece ser aleatoria. En el trabajo de Rebollar (2000) este fue uno de las características para separar larvas del género *Auxis*, junto con el pigmento anterior a la zona anal, pero este último no fue considerado por la dificultad en la observación, ya que en varios casos se sobrepuso el grupo de pigmentos dorsales del estómago y no en todas las larvas logró ser registrado. Otro pigmento estuvo presente en el istmo en larvas de ambas especies y sólo estuvo ausente en tres larvas de preflexión de *A. rochei*. Este es un carácter que ha sido bien registrado para las larvas del género, pero también se encuentra presente en larvas del género *Euthynnus* (Jones, 1949, 1960; Uchida, 1963, 1981).

El grupo de pigmentos dorsales cefálicos sólo estuvo ausente en una larva en preflexión de *A. rochei* y los pigmentos en la región anterior pueden estar presentes en ambas especies en larvas en preflexión y postflexión, lo cual es característico de las larvas del género. Esto ha sido registrado por Uchida (1963) quien registra la aparición del pigmento en el cerebro anterior en larvas desde 8 mm, en el caso de las larvas de éste estudio se registra la presencia de ese pigmento desde larvas en postflexión en *A. rochei* (desde 5.05 mm de LE) y desde estadio de flexión de en larvas de *A. thazard* (desde 3.6 mm de LE).

Por lo tanto, los pigmentos del extremo del hocico, sobre el estómago, en el istmo y cefálicos no son pigmentos que se puedan considerar para la separación del género *Auxis* por falta de consistencia de estos en los organismos analizados. Sin embargo, otro grupo de pigmentos fue registrado en el trabajo de Uchida (Uchida, 1981), donde describió la clasificación por tipos para larvas del género *Auxis* realizada por Matsumoto (Matsumoto, 1959), sobre la base de la presencia de dos especies a nivel mundial. Esta clasificación por tipos fue asumida en el trabajo de Richards (2006) pero es importante destacar que no logra ser válida la separación en larvas de preflexión y flexión, ya que los mismos autores de estos trabajos mencionados, señalan que los mayores cambios ocurren después de los 7 mm de longitud larval. La diferencia entre las larvas de las especies sería que las larvas de tipo I (*A. thazard*) presentan dos o más líneas en el pedúnculo caudal (dorsal, ventral y lateral) y las larvas del tipo II (*A. rochei*) solo presentan una o dos líneas en el pedúnculo caudal (dorsal y ventral).

Otro trabajo que también destaca esta diferencia de patrones pigmentarios en el pedúnculo caudal es el de Sun Ji et al. (2011), y encuentran de las ocho larvas analizadas que sólo 5 lograron ser reconocidas como *Auxis rochei*, las cuales pueden o no presentar la línea de pigmentos. Sin embargo, en el presente estudio se encontró que la mayoría de las larvas de ambas especies no presentan la línea de pigmentos dorsales, lo cual se podría deber a que es un carácter para larvas de mayor tamaño que las analizadas.

Rebollar (2000) también logró agruparlas según tipo I y tipo II, pero con las especies inversas a lo planteado en Richards (2006). Esta agrupación es con base caracteres morfométricos y merísticos. Con un análisis discriminante logró separar dos tipos de larvas, considerando larvas en preflexión, determinando funciones de clasificación mediante la medición de la longitud estándar, diámetro del ojo, alto de la cabeza, la distancia del hocico al ojo. Esto no pudo ser aplicado en este estudio por el mal estadio de las larvas fijadas en alcohol para el análisis molecular, debido a que se encontraban en mal estadio. De hecho, señala que es importante considerar el estadio en que se encuentran las larvas para mejorar la calidad de los datos que conforman las clasificaciones de larvas de peces, sobretodo en la comparación de patrones pigmentarios. Los compuestos utilizados para preservación y el tiempo de almacenamiento de los organismos, como el etanol o formaldehído, pueden alterar la forma de la larva, la coloración, los pigmentos y el tamaño de la larva, dificultando la aplicación de morfometría en especies con alta similitud de características, como es el caso de las larvas de *Auxis*. Otra característica que el utilizó para separar las larvas fue la osificación de los organismos, donde encontró que la formación del primer arco hemal que está relacionado con la vértebra 21 a 24 en *A. rochei* y en la 23 en *A. thazard* para larvas en postflexión. Pero no es aplicable para diferenciar las larvas en preflexión y flexión.

Entonces, se confirma en este trabajo las dudas planteadas por diversos autores (Jones, 1949, 1960; Uchida, 1963, 1981) en cuanto a la incapacidad de separar las especies de las larvas de *Auxis* según patrones de pigmentación o pigmentos claves para su identificación, debido a la alta variación en la presencia de melanóforos y la coincidencia de algunos con otras especies de túnidos. Por lo que, se recomienda el uso del género *Auxis*, al menos para las aguas del Golfo de California, y no aplicar la identificación a nivel de especies hasta no contar con evidencias que lo permitan. Como se menciona en el trabajo de Ko *et al*. (2013), la identificación de larvas de peces debería ser más conservativa, ya que al comparar los resultados de la identificación morfológica de larvas de peces, por

diferentes laboratorios, con la base de datos genética disponible, muchas especies y familias, dentro de ellas los escómbridos, presentaban individuos mal clasificados.

9.2. Distribución y abundancias de larvas de *Auxis* spp. en relación a un remolino ciclónico

La distribución de larvas de *Auxis* spp. es ampliamente conocida a nivel mundial, sin embargo, los registros de la distribución vertical en la columna de agua y en procesos de mesoescala son escasos. En el Mar Mediterráneo se ha registrado en el Golfo de Gabes la presencia de larvas de *A. rochei*, siendo la especie más abundante con mayor amplitud de distribución, estuvo presente en estaciones costeras y oceánicas, asociado a temperaturas superficiales de 24.1 y 25.45 °C (Koched et al., 2013). En el Océano Atlántico, en aguas de Brasil larvas de este género fueron las más abundantes de la comunidad durante el verano (enero) asociadas a aguas costeras y oceánicas, con temperaturas que variaron entre 16-29 °C, aunque la mayoría de las larvas se encontraron entre 22.8 y 26.4 °C (Matsuura & Sato, 1981). Estos trabajos, indicarían que los desoves del género *Auxis* se encontrarían asociados a aguas cálidas y costeras, lo cual podría estar relacionado con mayor disponibilidad de presas.

En trabajos realizados en aguas del Océano Pacífico, la presencia de larvas de *Auxis* spp. se encontró asociada a épocas cálidas, pero en Costa Rica el desove ocurre todo el año, encontrando mayor abundancia de larvas de peces durante Diciembre y Abril, lo cual podría ser justificado por la presencia de aguas cálidas (>20°C) durante todo el año en la región (Klawe, 1963, 1970). Estudios más recientes en el Océano Pacífico de México han encontrado las larvas de *Auxis* spp. asociadas a masas de aguas cálidas de la Corriente Tropical Superficial, en áreas oceánicas y costeras superficiales (25-29 °C), entre Mazatlán y Colima, presentando una amplia distribución y altas abundancias (León-Chávez et al., 2010).

La distribución de larvas de *Auxis* spp. en el sur del Golfo de California se ha registrado por Sánchez-Velasco et al. (Sánchez-Velasco et al., 2006), donde determinaron ensambles de larvas de peces en el sur del golfo y en la Bahía de La Paz. Encontraron que las larvas de *Auxis* spp. se encuentran asociadas al grupo de larvas de peces oceánico desde Mayo de 2001 hasta Octubre 2001, asociadas con aguas del Golfo de California y Tropical Superficial. La larvas de *Auxis* spp se encontraron también en un frente térmico en la zona de las grandes Islas, en el límite norte de la región sur del golfo (Danell-Jiménez et al., 2009).

En cuanto a la distribución del ictioplancton, con relación a los remolinos de mesoescala ha sido estudiada desde antes de los años 80, ya que se ha observado como los procesos físicos de estas de estructuras hidrográficas pueden influir en la agrupación o dispersión de los organismos planctónicos costeros y oceánicos (Angel & Fasham, 1983; Lobel & Robinson, 1988; Limouzy-Paris et al., 1997; Muhling et al., 2007; Lindo-Atichati et al., 2012; Sánchez-Velasco et al., 2013). En este caso las larvas de *Auxis* spp., durante verano de 2011 en el sur del Golfo de California, se encontraron asociadas a un remolino ciclónico, donde su distribución y abundancia fue afectada por la dinámica física de la estructura hidrográfica, encontrando mayor cantidad de larvas en el margen del remolino, en la capa de mezcla y en estadio de preflexión. En un área sin influencia de procesos de mesoescala la distribución horizontal fue homogénea y también se encontró asociada la capa de mezcla con mayores abundancias de larvas en preflexión.

Las diferencias entre los patrones de distribución horizontal en la capa de mezcla entre un área sin influencia y otra con influencia de un remolino ciclónico en larvas de *Auxis* spp., confirman las teorías de investigadores que plantean la importancia de los procesos de mesoescala para los organismos del plancton, debido a que determinan la distribución vertical y horizontal de éstos en la columna de agua y, por ende, podrían influir en el reclutamiento de las poblaciones (Angel & Fasham, 1983; Bakun, 2006). Una de estas hipótesis es la *Triada Fundamental* de Bakun (1996), derivada de estudios, relacionados con la

climatología de los hábitat de peces, que identifican tres procesos físicos que al combinarse podrían generar hábitats favorables para el desarrollo de peces, éstos procesos son: 1) enriquecimiento, 2) concentración y 3) retención. Con respecto a este trabajo, el primer proceso está relacionado con el proceso de divergencia en el centro del remolino ciclónico, generando surgencia de aguas profundas enriquecidas a la capa superficial. Luego, las aguas desplazadas hacia fuera del remolino son concentradas en el margen, mediante el proceso de convergencia generado en la periferia de la estructura, donde el giro del margen del remolino generará el tercer proceso, correspondiente a la retención de las larvas. Por lo que, los adultos del género *Auxis* al ingresar en las cálidas aguas del Golfo de California durante verano, y considerando que desovan en aguas superficiales oceánicas y costeras (Uchida, 1981), los productos del desove pueden quedar ubicados en complejos sistemas mesoescalares que incluso pueden variar de manera estacional en el golfo. En el presente estudio el patrón de distribución de las larvas de *Auxis* spp., y las mayores concentraciones de clorofila, se encontraron asociados en el margen del remolino, lo cual sería el efecto de la suma de los procesos postulados en la hipótesis anteriormente mencionada, en un remolino ciclónico.

Esta relación de procesos físicobiológicos en el océano con la reproducción de peces es aún más complejo, debido a que los tres procesos mencionados influyen en la distribución de larvas de peces, en este caso de *Auxis* spp. que se encuentran en un remolino ciclónico, dentro de un golfo, cuyo diámetro permitió la interacción con aguas de la costa peninsular y continental. Esto permite la formulación de más hipótesis que completaría la respuesta a la influencia de los procesos de mesoescala en las estrategias de reproducción de peces, incluso a nivel de especie. Una de estas interrogantes sería en relación al desplazamiento de las larvas, durante el proceso de retención y giro del remolino, desde una costa a otra, lo que incrementaría el intercambio de organismos de poblaciones o especies diferentes y mayor interacción de larvas de especies oceánicas y costeras. Sin embargo, con la ausencia del remolino la diversidad de larvas en

ambas costas sería representada por especies locales o presentaría menor intercambio de organismos de otras especies y menor interacción de larvas de especies oceánicas y costeras. Diversos trabajos realizados en sistemas de meandros paralelos a la costa, han relacionado positivamente la formación de remolinos y la distribución del ictioplancton, en particular larvas en estadio de postflexión, con el fin de describir mecanismos de transporte hacia la costa que incrementan el éxito del reclutamiento (Angel & Fasham, 1983; Cowen et al., 1993; Sponaugle et al., 2005; Muhling, 2006;). Pero aún queda la incertidumbre sobre el rol en el transporte y conectividad en larvas de peces que tienen los remolinos dentro de un mar semi-cerrado, como es el Golfo de California.

9.3. Hábitos alimentarios de larvas de *Auxis* spp. en relación a un remolino ciclónico

En cuanto a los hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp., se indica que las larvas presentan hábitos diurnos de alimentación, con incidencias alimentarias (IA) cercanas al 20%. La baja incidencia alimentaria estaría relacionada a la alta tasa de digestión de las larvas de esta familia y, a que las larvas presentan hábitos diurnos (la IA de día fue 58% y de noche 5%, respectivamente), ya que en este estudio también se consideraron las larvas de noche aumentando el número de individuos sin contenido estomacal, como se ha observado en otros trabajos con IA entre 20 y 30% para el total de las larvas, pero al hacer la observación durante el día las larvas pueden llegar a valores de IA sobre el 90%, lo cual indica la alta actividad depredatoria que presentan (**Tabla 24**). La IA en los HLP del remolino fue mayor en comparación con las larvas que se encontraban en el HLP fuera del remolino, lo cual podría estar justificado por la interacción fisicobiológica de la estructura de mesoescala que incrementa la productividad de las aguas del margen de éste, aumentando las presas disponibles para las larvas.

Tabla 24. Estudios de dieta en larvas de *Auxis* spp.

Trabajo	Ubicación	Larvas analizadas	Longitud total de las larvas (mm)	IA	Selectividad			ítems presas más importantes
					Índice	Tamaño de las larvas	Presas	
Uotani et al. (1981)	NO de Australia	1165	2.91 - 22.54	31% Día y Noche	Ivlev	2.91 - 22.54	Apendicularias, Cladócero: *Evadne*, Nauplios de copépodos, Copépodos: *Calanus, Clausocalanus*	
Sánchez-Velasco et al. (1999)	Golfo de California	203	2.0 - 7.9	36% Día y Noche	-	-	-	Nauplios de copépodos y metanauplios
Morote et al. (2008)	NO del Mar Mediterráneo	207	2.0 - 7.0	87% Día 19% Noche	Chesson	< 3.0	Nauplios de copépodos, larvas de gastrópodos, cladóceros, apendicularias y larvas de peces	
						3.0 - 4.9	Apendicularias y cladóceros	
						5.0 - 6.3	Apendicularias y larvas de peces	
Llopiz et al. (2010)	Estrecho de Florida	788	3 - 11	99% Día	-	-	-	Apendicularias
Trabajo actual	Golfo de California	596	1.2 – 11.5	21% Día y Noche	-	-	-	Nauplios de crustáceos y apendicularias

La alimentación de las larvas de *Auxis* spp se caracterizó por ser carnívora, al igual que la mayoría de las larvas de peces, y consistió mayormente de diferentes estadios de desarrollo de crustáceos y apendicularias (Turner, 1984, 2004). Los copépodos *Farranula* sp. también han sido observados en contenidos estomacales de larvas de escómbridos del género *Thunnus* spp. (Llopiz et al., 2010). Los copépodos *Oncaea* habitan aguas cálidas y también son presas de otros grupos de larvas de peces como Clupeiformes y Gadiformes (Turner, 1984).

La dieta de larvas de *Auxis* spp. del sur del Golfo de California del presente estudio en relación a las larvas analizadas previamente en la misma área (2-7 mm, de longitud total, Sánchez-Velasco et al.,1999), se alimentaron de diferentes estadios de desarrollo de copépodos y cladóceros en todos los tamaños larvales, pero no se observó la presencia de apendicularias en los contenidos estomacales. En contraste, las larvas observadas en otros trabajos (Uotani et al., 1981; Morote et al., 2008; Llopiz et al., 2010) se alimentaron mayormente de apendicularias. Los dos últimos trabajos también señalan el cambio de la dieta a lo largo del desarrollo larval, indicando que para larvas menos desarrolladas hay mayor presencia de presas pequeñas, como estadios de desarrollo de copépodos y cladóceros (también apendicularias); pero en larvas más desarrolladas se ha observado principalmente apendicularias y larvas de peces. Es importante destacar que se ha registrado la alta selectividad en presas como apendicularias y estadios naupliares, a pesar de disponer de otros organismos del zooplancton en las áreas registradas por algunos de los trabajos mencionados anteriormente (Uotani et al., 1981; Morote et al., 2008;).

Para este tipo de análisis es importante considerar los volúmenes que aportan las presas, ya que la mayoría de investigaciones de dieta en larvas de peces consideran sólo la frecuencia de ocurrencia y/o el índice numérico de las presas, y para eso existen trabajos que ayudan con el cálculo del volumen de diferentes formas posibles de presas de larvas de peces (Cass-Calay, 2003; Sun & Liu, 2003). Esto permitiría determinar de mejor manera la importancia de cada ítem presa para las larvas de peces, ya que, como se observó en este estudio las

larvas se alimentaron principalmente de estadios naupliares de copépodos y apendicularias, pero el %N y el %F fue mayor en los nauplios, al considerar el volumen la importancias de las presas fue ponderado, aumentando la importancia relativa de las presas de mayor tamaño. Al igual que en la identificación de larvas de peces, es necesario ser conservativo con las presas identificadas, ya que el grado de digestión o el comportamiento de las larvas (si succionan las presas o las muerden) pueden generar dificultades en la clasificación de los ítems presas. En este estudio se consideraron los estadios naupliares de crustáceos, y no de copépodos como en varios estudios, ya que al observar los primeros estadios de desarrollo naupliares del género *Euphausia* presentan característica muy similares a los nauplios de grandes copépodos como los del grupo Calanoidea (Ambriz-Arreola et al., 2015).

Al comparar el crecimiento con los indicadores de éxito alimentario se observó que la intensidad alimentaria (InA), es decir, el número de presas por estómago no varío a medida que las larvas de *Auxis* spp. crecían. Lo mismo se observó con la InA de larvas de *Auxis* en el estudio previo en el Golfo de California, no presentó relación con el tamaño de éstas (Sánchez-Velasco et al., 2013). Por otra parte, las larvas del NO del Mediterráneo se alimentaron de mayor número de presas entre 3 y 5 mm, pero en las larvas menores a estas longitudes el número de presas disminuyó Morote et al. (Morote et al., 2008). Sin embargo, el tamaño de las presas si aumentó a medida que las larvas crecían, indicando que a pesar de que las larvas no aumentan el número de presas son capaces de alimentarse de presas más grandes, lo cual también ha sido reportado en larvas de *Auxis* spp. del NO de Australia (Uotani et al., 1981).

A medida que las larvas crecen se alimentan de mayor cantidad de presas y de presas más grandes, siendo sus principales presas estadios naupliares de crustáceos durante estadios de preflexión y apendicularias durante estadio de flexión y postflexión. Con base a los resultados de uno de los análisis multivariados, en el que se relacionó la interacción de los factores HLP y estadio de desarrollo de las larvas con cada indicador de éxito alimentario, se puede decir

que el éxito alimentario no varía según la respuesta al considerar ambos factores. Sin embargo, al ser analizados los factores de manera independiente, cada factor presenta diferencias en cada nivel. Las larvas en preflexión se alimentaron principalmente de nauplios, pero las larvas en flexión y postflexión presentan mayor consumo de apendicularias. Por otra parte, se alimentaron de mayor número de presas en los HLP del remolino que en el HLP fuera del remolino, siendo el HLP centro del remolino el que presentó mayor número de presas, pero de menor tamaño y volumen. Las presas de mayor tamaño y volumen fueron consumidas en el HLP fuera del remolino, donde se alimentaron de más apendicularias que estadios naupliares de crustáceos.

Una de las estrategias básicas de supervivencia durante el período larval de peces es aumentar rápidamente de tamaño debido a la alta vulnerabilidad a la depredación y los escómbridos son un grupo de especies con esa adaptación (Hunter, 1980). Este rápido metabolismo no sólo favorece al organismo para evadir predadores, sino que también para lograr capturar otras presas favorables para aportar energía para su desarrollo. Las larvas de escómbridos logran crecer hasta 10 cm en un mes y al momento de la primera alimentación de las larvas ya presentan los órganos digestivos desarrollados. El trabajo de Laiz-Carrión et al. , se analizaron otolitos de larvas de *A. rochei* en el Mar Mediterráneo y Atlántico, observaron que las larvas entre 2 y 7 mm presentaron entre 3 y 13 incrementos diarios en los otolitos analizados y que la tasa de crecimiento de las larvas es mayor en el Mar Mediterráneo donde las temperaturas son mayores. Esto podría indicar que las larvas dependiendo del HLP, y de las temperaturas en la que habitan podrían influir en el crecimiento de larvas de *Auxis* spp. Sin embargo, en el presente estudio la temperatura fue similar en los tres HLP, pero las larvas del HLP del centro del remolino presentaron una relación de tamaño entre hocico y cuerpo baja en comparación a los otros dos HLP, lo cual podría indicar que no sólo el factor de temperatura podría estar influyendo en la morfometría de las larvas, sino que también podría ser las altas salinidades, ya que en el HLP del centro del remolino se observó un núcleo salino con valores más altos que en los

otros dos HLP. Además, la diferencia en el tamaño de las larvas se refleja en la ingesta de mayor cantidad de estadios naupliares de crustáceos en el HLP del centro del remolino en relación a las larvas de los HLP del margen y fuera del remolino, donde se encontraron larvas de mayor tamaño con presas de mayor tamaño.

Al considerar la interacción de las condiciones ambientales con los hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp. indica en presencia de aguas, cálidas, oxigenadas, salinas, con bajas concentraciones de clorofila *a* y biomasa de zooplancton, como lo son aguas presentes en los HLP fuera del remolino, que además muestran un perfil de la columna de agua estratificada, las larvas se alimentan de presas de mayor tamaño como apendicularias durante todo el desarrollo larval. Mientras que las aguas del HLP centro del remolino, con parámetros ambientales de las aguas similares a las de HLP fuera, pero con influencia de la dinámica del remolino ciclónico las larvas presentaron mayor proporción de estadios naupliares a lo largo del desarrollo larval. Mientras que en el HLP margen del remolino, con aguas con altas concentraciones de clorofila *a* y biomasa de zooplancton, con menor temperatura, oxígeno y salinidad, se alimentaron de estadios naupliares y apendicularias durante preflexión y flexión, pero las larvas en postflexión casi solo de apendicularias.

Por lo tanto, los hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp. del sur del Golfo de California variaron según la estructura hidrográfica del remolino ciclónico, esto se observó al relacionar los análisis multivariados donde se consideraron diferentes variables ambientales, y los perfiles de los parámetros ambientales la columna de agua. Los altos valores de biomasa de zooplancton y mayores concentraciones de clorofila se encontraron relacionados entre sí (pero contrariamente con la temperatura, salinidad y oxígeno), asociada a larvas del HLP del margen del remolino y a la mayoría de tipos de presas. Esto se encontraría influenciado con la dinámica de un remolino ciclónico, donde la surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes en el centro del remolino es desplazada al margen de éste elevando las concentraciones de clorofila (Bakun,

1996). La presencia de mayor cantidad de fitoplancton en el margen favorece la disponibilidad de alimento para los organismos del zooplancton, lo que permite que las larvas de *Auxis* spp. también presenten mayor disponibilidad de presas, ya que estadios naupliares de crustáceos y apendicularias se alimentan de microzooplancton y fitoplancton (Turner, 1984, 2004; López-Urrutia et al., 2003 Flores-Coto et al., 2010).

Este tipo de estudio es importante para comenzar a determinar cómo influyen los procesos de mesoescala en el comportamiento de las larvas de peces, y cómo estas se adaptan en diferentes HLP dentro de una estructura hidrográfica, generando diferentes estrategias que les permitirán sobrevivir y aumentar las probabilidades de éxito en la etapa de reclutamiento. Como menciona Bakun (2006) los remolinos pueden ser vías que determinan el éxito de desove de las especies de túnidos, ya que generan extensas áreas de alta productividad que favorecen el desarrollo y transporte de larvas. Además, en relación a esta dinámica oceanográfica y biológica, el aporte que se entrega sobre los hábitos alimentarios de larvas de *Auxis* spp. es de utilidad para continuar con la clasificación de las distintas estrategias alimentarias en larvas de peces en diferentes hábitats y así construir modelos tróficos que permitan mayor compresión del ictioplancton en diferentes escalas de tiempo y espacio.

9.4. Modelo conceptual descriptivo

Con base a los análisis taxonómicos aplicados en este estudio para larvas del género *Auxis*, se establece la denominación de las larvas como *Auxis* spp. debido a la complejidad de su clasificación morfológica, pudiendo ésta solo ser resuelta a nivel molecular.

Se presenta un modelo conceptual sobre la distribución y alimentación de larvas de *Auxis* spp. en dos escenarios hidrográficos en el sur del Golfo de California, uno con influencia de un remolino ciclónico y otro sin influencia de procesos de mesoescala (**Fig. 32**). Durante verano las aguas del golfo incrementan la temperatura y la columna de agua tiende a estar estratificada. Se

consideraron las larvas más abundantes, las cuales estuvieron presente en la capa de mezcla sobre la termoclina a ~30m de profundidad donde se encontró el remolino ciclónico y a ~40m en el área sin influencia de proceso de mesoescala.

En los tres HLP determinados no se encontraron diferencias significativas en las abundancias, pero se observó que la mayor abundancia se encontró asociada al margen del remolino ciclónico. En cada HLP las larvas en preflexión fueron las más abundantes, en los HLP del remolino las larvas en postflexión fueron las menos abundantes, pero en el HLP fuera del remolino las larvas en postflexión fueron más abundantes que las larvas en flexión.

Las presas más importantes en la dieta de larvas de *Auxis* spp. en los tres HLP fueron estadios naupliares de crustáceos y apendicularias. Las larvas en preflexión se alimentaron principalmente de nauplios de crustáceos y a medida que las larvas crecen aumentan el consumo de apendicularias en la dieta, pero las larvas en flexión que se encontraban en el HLP del centro del remolino, se alimentaron más de estadios naupliares. La proporción de ambas presas en la dieta de las larvas de *Auxis* spp. varió según HLP, siendo mayor la proporción de apendicularias en la dieta de las larvas ubicadas en el HLP del margen del remolino y en el HLP fuera del remolino, y en el HLP del centro del remolino se alimentaron en mayor proporción de estadios naupliares de crustáceos.

Lo anterior muestra que el proceso de mesoescala influye en la distribución de las larvas de *Auxis* spp., en el sur del Golfo de California durante verano. También, influye en los hábitos alimentarios de forma cuantitativa, pero no cualitativa, debido a que varía la proporción de las principales presas, mas no en la composición general de éstas. De esta manera, se logra conocer una respuesta especie-específica en relación a los hábitos alimentarios de larvas de peces asociados a estructuras hidrográficas complejas, considerando en este caso un remolino ciclónico. Sin embargo, se generan más interrogantes debido a que este modelo conceptual descriptivo podría variar dependiendo del tipo de remolino y la etapa de desarrollo en que se encuentre la estructura hidrográfica. Asimismo, los

procesos de mesoescala son parte de la dinámica reproductiva de diferentes especies de organismos marinos, coincidiendo constantemente con distintas estrategias de desove y escenarios hidrográficos que influyen en el éxito de las poblaciones.

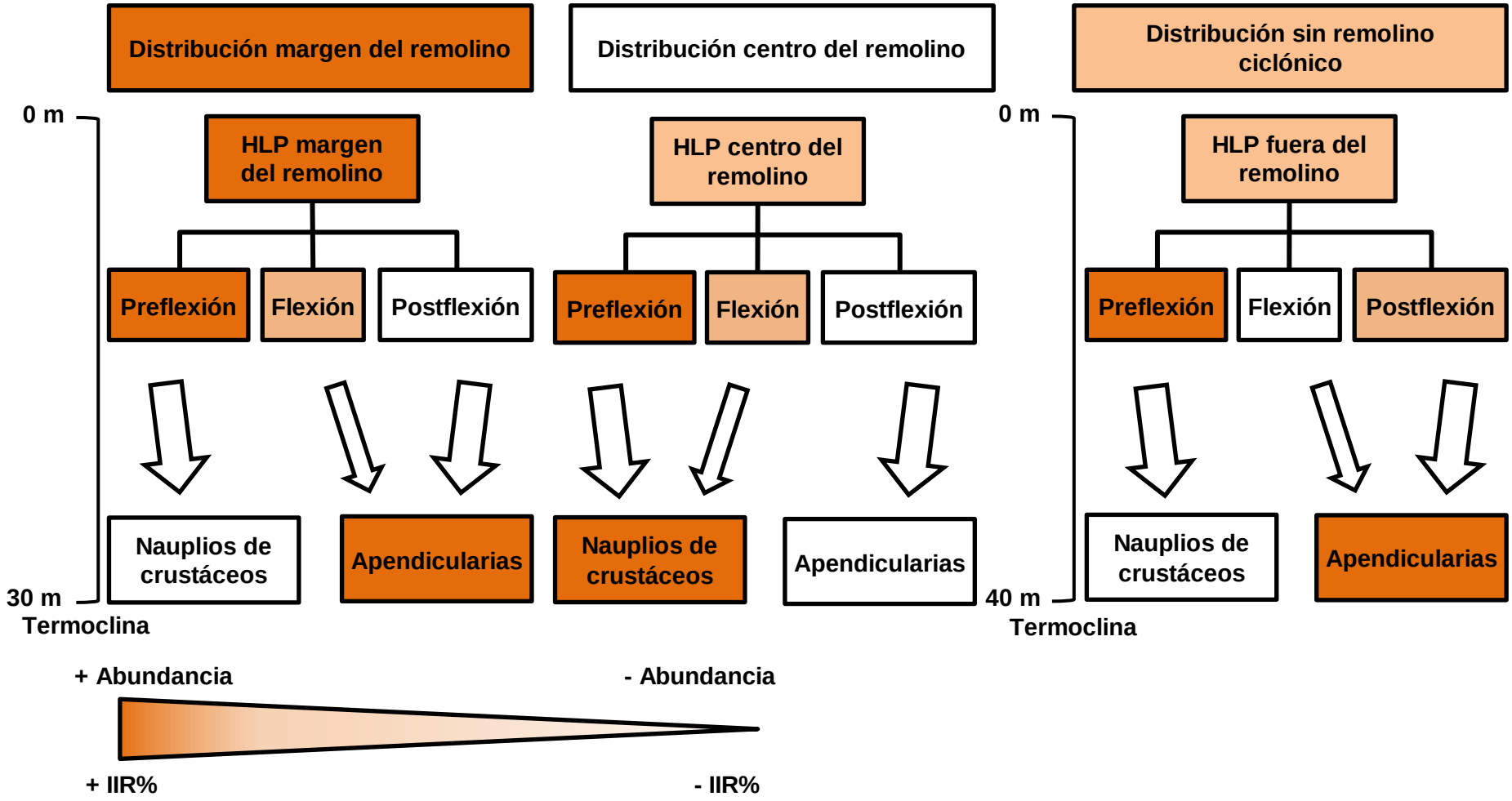


Figura 32. Modelo conceptual sobre las estrategias de alimentación de las larvas de *Auxis* spp. según estadios de desarrollo y HLP. El grosor de las flechas indica el nivel de relación (baja, media y alta, siendo de nivel alto las flechas de mayor grosor) de los componentes del modelo.

10. CONCLUSIÓN

Considerando que en este estudio la identificación molecular determina la presencia de ambas especies del género *Auxis,* en el sur y entrada del Golfo de California, sin lograr definir características diagnósticas para su diferenciación en estadios de desarrollo temprano, se establece la denominación de las larvas como *Auxis* spp. Durante verano la distribución de las larvas en un remolino ciclónico y en un área sin influencia de procesos de mesoescala, en el sur del Golfo de California, se asoció a temperaturas >25°C y concentraciones de clorofila-*a* >0.5 mg/m^3, valores que se encontraron sobre la termoclina, donde la abundancia no varió durante día y noche. La dinámica del remolino generó dos HLP con características fisicoquímicas diferentes, dos de ellos en el remolino ciclónico, uno en su centro donde se alimentaron mayormente de nauplios de crustáceos y otro en su margen donde se observó el mayor consumo de apendicularias. Sin embargo el mayor consumo de apendicularias fue por larvas ubicadas en el HLP fuera del remolino. Por lo tanto, la presencia de un proceso de mesoescala influyó en la distribución y hábitos alimentarios de las larvas de *Auxis* spp., variando la proporción de las presas más importantes.

11. LITERATURA CITADA

Ahlstrom, E. H., & Moser, H. G. 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations in fisheries. *Rev. Des Trav. l'Institut Des Pêches Marit.*, *40*(3-4), 379–398. http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1996/

Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M., & Kozak, E. 2015. Reproductive biology, embryo and early larval morphology, and development rates of krill (*Euphausia lamelligera* and *Euphausia distinguenda*), endemic to the Eastern Tropical Pacific. *Sex. Early Dev. Aquat. Org.*, *1*(2), 143–161.

Anderson, M. J. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *58*(3), 626–639.

Angel, M. V, & Fasham, M. J. R. 1983. Eddies and biological processes. *Eddies Mar. Sci.*, 493–525.

Apango-Figueroa, E., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., Godínez, V. M., & Barton, E. D. 2015. Larval fish habitats in a mesoscale dipole eddy in the gulf of California. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, *103*, 1–12.

Avendaño-Ibarra, R., Godínez-Domínguez, E., Aceves-Medina, G., González-Rodríguez, E., & Trasviña, A. 2013. Fish larvae response to biophysical changes in the Gulf of California, Mexico (winter-summer). *J. Mar. Biol.*, *2013*, 1–17.

Avise, J. C. 2001. *Phylogeography: The History and formation of species.* Harvard Univ. Press, Ed. Cambridge, MA: 447 p.

Ayala, E., Maldonado, M. del C., & Becerril, J. A. 1997. *Proyecto G033 - Distribución espacio-temporal de las larvas de atunes en el Golfo de Tehuantepec, México*. México.

Badii, M., Castillo, J., Cortez, K., Wong, a, & Villalpando, P. 2007. Canonical correlation analysis and scientific research. *InnOvaciOnes de NegOciOs*, *4*(2), 405–422.

Bakun, A. 1996. *Patterns in the Ocean*. NOAA California Sea Grant College System in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Ed. La Jolla, California: 323 p.

Bakun, A. 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.*, *70S2*, 105–122.

Bakun, A. 2013. Ocean eddies, predator pits and bluefin tuna: implications of an inferred “low risk-limited payoff” reproductive scheme of a (former) archetypical top predator. *Fish Fish.*, *14*(3), 424–438.

Balbontin, F., Llanos, A., & Valenzuela, V. 1997. Sobreposición trófica e incidencia alimentaria en larvas de peces de Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, *70*, 381–390.

Barton, E. D., Argote, M., Brown, J., Kosro, M., Lavin, M., Robles, J., Velez, H. 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Oceanography*, *6*(1), 23–30.

Bocanegra Castillo, N. 2007. Relaciones tróficas de los peces pelágicos asociados a las pesquerías del atún en el Océano Pacificio Oriental, 178.

Bray, J. R., & Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, *27*(4), 325–349. http://links.jstor.org/sici?sici=0012-9615%28195710%2927%3A4%3C325%3AAOOTUF%3E2.0.CO%3B2-Y

Cass-Calay, S. L. 2003. The feeding ecology of larval Pacific hake (*Merluccius productus*) in the California Current region: An updated approach using a combined OPC/MOCNESS to estimate prey biovolume. *Fish. Oceanogr.*, *12*(1), 34–48.

Chow, S., Nohara, K., Tanabe, T., Itoh, T., Tsuji, S., Nishikawa, Y., Uchikawa, K. 2003. Identification of small juvenile tunas using mtDNA markers. *Bull Fish*, *8*, 1–14.

Collette, B. B., & Aadland, C. R. 1996. Revision of the frigate tunas (Scombridae , Auxis) , with descriptions of two new subspecies from the eastern Pacific. *Fish. Res.*, 423–441.

Contreras-Catala, F., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., & Godínez, V. M. 2012. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *J. Plankton Res.*, *34*(6), 548–562.

Costello, M. 2009. Distinguishing marine habitat classification concepts for ecological data management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *397*, 253–268.

Cowen, R. K., Hare, J. A., & Fahay, M. P. 1993. Beyond hydrography: Can physical processes explain larval fish assemblages within the middle Atlantic Bight?, *53*(2), 567–587.

Danell-Jiménez, A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., & Marinone, S. G. 2009. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, *85*(3), 487–496.

Duffy, L. M., Olson, R. J., Lennert-Cody, C. E., Galván-Magaña, F., Bocanegra-Castillo, N., & Kuhnert, P. M. 2015. Foraging ecology of silky sharks,

Carcharhinus falciformis, captured by the tuna purse-seine fishery in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, *162*(3), 571–593.

FAO. 2013. Atlas de las capturas de atún y marlin. http://www.fao.org/fishery/statistics/tuna-atlas/4/es

Field, J. G., Clarke, K. R., & Warwick, R. M. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, *8*, 37–52.

Flores-Coto, C., Sanvicente-Añorve, L., Vázquez-Gutiérrez, F., & Sánchez-Ramírez, M. 2010. Mesoscale distribution of *Oikopleura* and *Fritillaria* (Appendicularia) in the Southern Gulf of Mexico : spatial segregation. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, *45*, 379–388.

García, A., Alemany, F., & Rodríguez, J. M. 2002. Distribution of tuna larva off the Balearic Sea: Preliminary results of the Tunibal 0600 Larval Survey. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, *54*(2), 554–560.

Godínez, V. M., Lavín, M. F., Sánchez-Velasco, L., Uriel, D., Becerril, H., & Ramos, E. C. 2011. *Datos hidrográficos en el Golfo de California: Campaña GOLCA-1107 (27 de julio al 4 de agosto del 2011). Informe técnico 102304.* (Vol. 86).

Govoni, J. J., Hare, J. a., Davenport, E. D., Chen, M. H., & Marancik, K. E. 2010. Mesoscale, cyclonic eddies as larval fish habitat along the southeast United States shelf: A Lagrangian description of the zooplankton community. *ICES J. Mar. Sci.*, *67*(3), 403–411.

Hebert, P. D. N. P. D. N., Ratnasingham, S., Jeremy, R., DeWaard, J. R., & de Waard, J. R. 2003. Barcoding animal life: cytochrome oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.*, *270*(Suppl 1), S96.

Herrera, G., & Balbontin, F. 1988. Tasa de evacuacion intestinal e incidencia de alimentacion en larvas de Sardinops sagax musica (Pisces, Clupeiformes). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, *19*(2), 113–132.

Hunter, J. 1980. Feeding Ecobgy and Predation of Marine Fish Larvae. In *Fish behahvior and its use in the capture and culture of fishes* (Vol. 1977, pp. 33–77). Manila, Philipins. http://swfsc.noaa.gov/publications/CR/1981/8122.PDF

Hyde, J. R., Lynn, E., Humphreys, R., Musyl, M., West, a. P., & Vetter, R. 2005. Shipboard identification of fish eggs and larvae by multiplex PCR, and description of fertilized eggs of blue marlin, shortbill spearfish, and wahoo. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *286*, 269–277.

Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, *17*, 411–429.

ICCAT. 2015. Statistical databases 2015.

Ioc, Scor, & Iapso. 2010. The international thermodynamic equation of seawater – 2010: Calculation and use of thermodynamic properties. *Intergov. Oceanogr. Comm. Manuals Guid. No. 56*, (June), 196.

Jones, S. 1949. Notes on the Frigate Mackerels, *Auxis thazard* (Lacepède) and *A. tapeinosoma* Bleeker, From Indian Waters. *Int. J. Fish.*, *V*(3), 189–195.

Jones, S. 1960. Notes on eggs, larvae and juveniles of fishes from Indian Waters. VI. The genus *Auxis* Cuvier, VII. Sarda orientalis (Temminck and Schlegel). *Indian J. Fish.*, *7*(2), 337–347.

Kendall, A. W., Ahlstrom, E. H., & Moser, H. G. 1981. Early Life Hisfory Stages of Fishes and Their Characters. *Ontog. Syst. Fishes*, 1–12.

Klawe, W. L. 1963. *Observations on the spawning of four species of tuna (Cneothunnus macropterus, Katsuwonus pelamis, Auxis thazard and*

Euthynnus lineatus in the eastern Pacific Ocean. Based on the distribution of their larvae and juveniles (Vol. VI). La Jolla, California.

Klawe, W. L. 1970. Inter-American Tropical Tuna Commission. *Fish. Bethesda*, *22*(3), 165–184. http://www.iattc.org/PDFFiles2/SpecialReports/SpecialReport1.pdf

Ko, H.-L., Wang, Y.-T., Chiu, T.-S., Lee, M.-A., Leu, M.-Y., Chang, K.-Z., Shao, K.-T. 2013. Evaluating the accuracy of morphological identification of larval fishes by applying DNA barcoding. *PLoS One*, *8*(1), e53451.

Koched, W., Hattour, A., Alemany, F., Garcia, A., & Said, K. 2013. Spatial distribution of tuna larvae in the Gulf of Gabes (Eastern Mediterranean) in relation with environmental parameters. *Mediterr. Mar. Sci.*, *14*(1), 5–14.

Kramer, D., Kalin, M. J., Stevens, E. G., Thrailkill, J. R., & Zweifel, J. R. 1972. *Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region*. NOAA Tech. Rep. NMFS CIRC-370:1-38.

Kumar, G., Kunal, S. P., & Shyama, S. K. 2013. Evolutionary history and phylogenetic relationship between *Auxis thazard* and *Auxis rochei* inferred from COI sequences of mtDNA. *Int. J. Bioinform. Res. Appl.*, *9*(6), 604.

Lavín, M. F., & Marinone, S. G. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Process. Geophys. Fluid Dyn.*, (c), 173–204.

Le Corre, M., Cherel, Y., Lagarde, F., Lormée, H., & Jouventin, P. 2003. Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *255*, 289–301.

León-Chávez, C. a., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Lavín, M. F., Godínez, V. M., & Farber-Lorda, J. 2010. Larval fish assemblages and circulation in the

Eastern Tropical Pacific in autumn and winter. *J. Plankton Res.*, *32*(4), 397–410.

Limouzy-Paris, C. B., Graber, H. C., Jones, D. L., Röpke, A. W., & Richards, W. J. 1997. Translocation of larval coral reef fishes via sub-mesoscale spin-off eddies from the Florida current. *Bull. Mar. Sci.*, *60*(3), 966–983.

Lindo-Atichati, D., Bringas, F., Goni, G., Muhling, B., Muller-Karger, F., & Habtes, S. 2012. Varying mesoscale structures influence larval fish distribution in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *463*, 245–257.

Llanos-Rivera, A., Herrera, G., & Bernal, P. 2004. Food size selectivity and diet overlap in larvae of Clupeiform species from central Chile. *Cah. Biol. Mar.*, *45*(1), 1–8.

Llopiz, J. K., Richardson, D. E., Shiroza, A., Smith, S. L., & Cowen, R. K. 2010. Distinctions in the diets and distributions of larval tunas and the important role of appendicularians. *Limnol. Oceanogr.*, *55*(3), 983–996.

Lobel, P. S., & Robinson, A. R. 1988. Larval fishes and zooplankton in a cyclonic eddy in Hawaiian waters. *J. Plankton Res.*, *10*(6), 1209–1223.

Lopera-Barrero, N. M., Povh, J. a, Ribeiro, R. P., Gomes, P. C., Jacometo, C. B., & Silva Lopes, T. Da. 2008. Comparación de protocolos de extracción de ADN con muestras de aleta y larva de peces: extracción modificada con cloruro de sodio. *Cienc. E Investig. Agrar.*, *35*(1), 77–86.

López-Urrutia, Á., Acuña, J., Irigoien, X., & Harris, R. 2003. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (Tunicata). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *252*(October 2015), 143–157.

Mackas, D. L., Tsurumi, M., Galbraith, M. D., & Yelland, D. R. 2005. Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: I. Transport

and Loss of continental margin species. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, *52*, 1011–1035.

Mann, K. H., & Lazier, J. R. 2006. *Dynamics of marine ecosystems*. Wiley-Blackwell, Ed. (3rd Ed.). Dartmouth, Nova Scotia Canada: 512 p.

Matsumoto, W. M. 1959. Descriptions of *Euthynnus* and *Auxis* larvae from the Pacific and Atlantic Oceans and adjacent seas. In *The Carlsberg Foundation's oceanographical Expedition round the World 1928-30 and previous "Dana"-Expeditions. Dana-Report,* (p. 34).

Matsuura, Y., & Sato, G. 1981. Distribution and abundance of scombrid larvae in southern brazilian waters. *Bull. Mar. Sci.*, *31*(4), 824–832.

Monteleone, D. M., & Peterson, W. T. 1986. Feeding ecology of American sand lance *Ammodytes americanus* larvae from Long Island Sound. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *30*, 133–143.

Morote, E., Olivar, M., Pankhurst, P., Villate, F., & Uriarte, I. 2008. Trophic ecology of bullet tuna *Auxis rochei* larvae and ontogeny of feeding-related organs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *353*, 243–254.

Moser, H. G. 1996. *The early stages of fishes in the California current region*. *The early stages of fishes in the California current region*. 1505 p. Retrieved from http://www.calcofi.org/publications/atlases/CalCOFI_Atlas_33.pdf

Mostarda, E., Campo, D., Castriota, L., Esposito, V., Scarabello, M. P., & Andaloro, F. 2007. Feeding habits of the bullet tuna *Auxis rochei* in the southern Tyrrhenian Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, *87*(04), 1007.

Muhling, B. A. 2006. *Larval fish assemblages in coastal, shelf and offshore waters of south-western Australia*. Murdoch University.

Muhling, B. A., Beckley, L. E., & Olivar, M. P. 2007. Ichthyoplankton assemblage structure in two meso-scale Leeuwin Current eddies, eastern Indian Ocean. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, *54*(8-10), 1113–1128.

Olson, R. J., & Watters, G. M. 2003. A model of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-American Trop. Tuna Comm. Bull.*, *22*(3), 1–89.

Orsi-Rellini, L., Palandri, G., Garibaldi, F., Lanteri, L., Cilli, E., Ferrara, G., & Triniti, F. 2008. Towards a new taxonomical approach to Mediterranean small tuna of genus *Auxis*. *Biol. Mar. Mediterránea*, *15*(1), 207–210.

Paine, M. a, Mcdowell, J. R., & Graves, J. E. 2007. Specific identification of western Atlantic Ocean scombrids using mitochondrial DNA cytochrome c oxidase subunit I (COI) gene region sequences, *80*(2), 353–367.

Paine, M. a., McDowell, J. R., & Graves, J. E. 2008. Specific identification using COI sequence analysis of scombrid larvae collected off the Kona coast of Hawaii Island. *Ichthyol. Res.*, *55*(1), 7–16.

Pawlowicz, R., Wright, D. G., & Millero, F. J. 2011. The effects of biogeochemical processes on oceanic conductivity/salinity/density relationships and the characterization of real seawater. *Ocean Sci.*, *7*(3), 363–387.

Rebollar, R. 2000. *Diferenciación larval de las especies del género Auxis y la variación espaciotemporal de las concentraciones larvales de tres especies de la familia Scombridae en el Golfo de California, México*. CICIMAR-IPN.

Richards, W. J. 2006. *Early stages of Atlantic fishes: an identificaction guide for western central North Atlantic*.

Robertson, M. D., Ovenden, J. R., & Barker, S. C. 2007. Identification of small juvenile scombrids from northwest tropical Australia using mitochondrial DNA cytochrome b sequences. *Ichthyol. Res.*, *54*(3), 246–252.

Sabatés, A., Zaragoza, N., & Raya, V. 2015. Distribution and feeding dynamics of larval red mullet (*Mullus barbatus*) in the NW Mediterranean: the important role of cladocera. *J. Plankton Res.*, *37*(4), 820–833.

Sampey, A., McKinnon, A. D., Meekan, M. G., & McCormick, M. I. 2007. Glimpse into guts: Overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *339*, 243–257.

Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Ávalos-García, C., & Lavín, M. F. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahia de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *J. Plankton Res.*, *28*(11), 1081–1098.

Sánchez-Velasco, L., Contreras-Arredondo, I., & Esqueda-Escárcega, G. 1999. Diet composition of *Euthynnus lineatus* and *Auxis* spp. (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.*, *65*(3), 687–698.

Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., Jiménez-Rosenberg, S. P. a., Godínez, V. M., Santamaría-del-Angel, E., & Hernández-Becerril, D. U. 2013. Three-dimensional distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during the summer. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, *75*, 39–51.

Sánchez-Velasco, L., & Shirasago, B. 2000. Larval Feeding of *Scomber japonicus* (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California and its relation to temperature and chlorophyll satellite data. *Pacific Sci.*, *54*(2), 127–136.

Shoji, J., & Tanaka, M. 2005. Distribution, feeding condition, and growth of japanese spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) larvae in the Seto Inland Sea. *Fish. Bull.*, *103*(2), 371–379.

Shulzitski, K., Sponaugle, S., Hauff, M., Walter, K., D'Alessandro, E. K., & Cowen, R. K. 2015. Close encounters with eddies: oceanographic features increase growth of larval reef fishes during their journey to the reef. *Biol. Lett.*, *11*(1), 20140746.

Smith, P. E., & Richardson, S. L. 1979. *Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos*. *FAO Fisheries and AquacultureTechnical Paper*. 175 p.

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. 1985. *Biometry.* Barcelona, Spain: 587 p.

Sokal, R. R., & Sneath, P. H. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco: 359 p.

Sponaugle, S., Lee, T., Kourafalou, V., & Pinkard, D. 2005. Florida Current frontal eddies and the settlement of coral reef fishes. *Limnol. Oceanogr.*, *50*(4), 1033–1048.

Stock, C. 2015a. *Executive Summary: Status of the Indian Ocean Bullet tuna*.

Stock, C. 2015b. *Executive Summary: Status of the Indian Ocean Frigate tuna*.

Sun, J., & Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.*, *25*(11), 1331–1346.

Sun Ji, H.-S., Yoo, J.-T., Ryu, J.-H., & Kim, J.-K. 2011. Molecular identification and morphological development of *Auxis* (Scombridae) larvae. *Korean J. Fish. Aquat. Sci.*, *44*(6), 677–683.

Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., & Kumar, S. 2007. MEGA4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.*, *24*(8), 1596–1599.

Ter-Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, *67*, 60–71.

Thompson, J. D., Higgins, D. G., & Gibson, T. J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.*, *22*(22), 4673–4680.

Turner, J. T. 1984. The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish. *NOAA Tech. Rep.*, *NMFS 7*(July), 28 p.

Turner, J. T. 2004. The importance of small pelagic planktonic copepods and their role in pelagic marine food webs. *Zool. Stud.*, *43*(2), 255–266.

Uchida, R. N. 1963. Synopsis of biological data on frigate mackerel *Auxis thazard* (Lecépède) 1802 (Pacific Ocean). *FAO Fish. Biol. Synopsis*, *51*(8), 1–29.

Uchida, R. N. 1981. Synopsis of biological data on frigate tune, *Auxis thazard*, and bullet tuna, A. rochei. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, *Circular 4*(124), 63.

Uotani, I., Matsuzaki, K., Makino, Y., Noda, K., Inamura, O., & Horikawa, M. 1981. Food habits of larvae of tunas and their related in the area northwest of Australia. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.*, *47*(9), 1165–1172.

Valenzuela, V., Balbontin, F., & Llanos, A. 1995. Composición de la dieta y tamaño de las presas de los estadios larvales de ocho especies de peces de la costa central de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, *30*(2), 275–291.

WCPFC. 2008. Annual Report - Part 1 Information on Fisheries, Research, and Statistics. *West. Cent. Pacific Fish. Comm.*, *53*, 12.

WCPFC. 2010. *Annual Report to the Comission - Part 1: Information on Fisheries, Research, and Statistics*. *Western and Central Pacific Fisheries Commission* (Vol. 53). Nauku'alofa, Tonga.

Young, J. W., & Davis, T. L. O. 1990. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas(Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *61*, 17–25.

Yúfera, M., & Darias, M. J. 2007. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture*, *268*(1-4), 53–63.

12. APÉNDICE

12.1. Apéndice I: Fotografías de larvas identificadas molecularmente (COI)

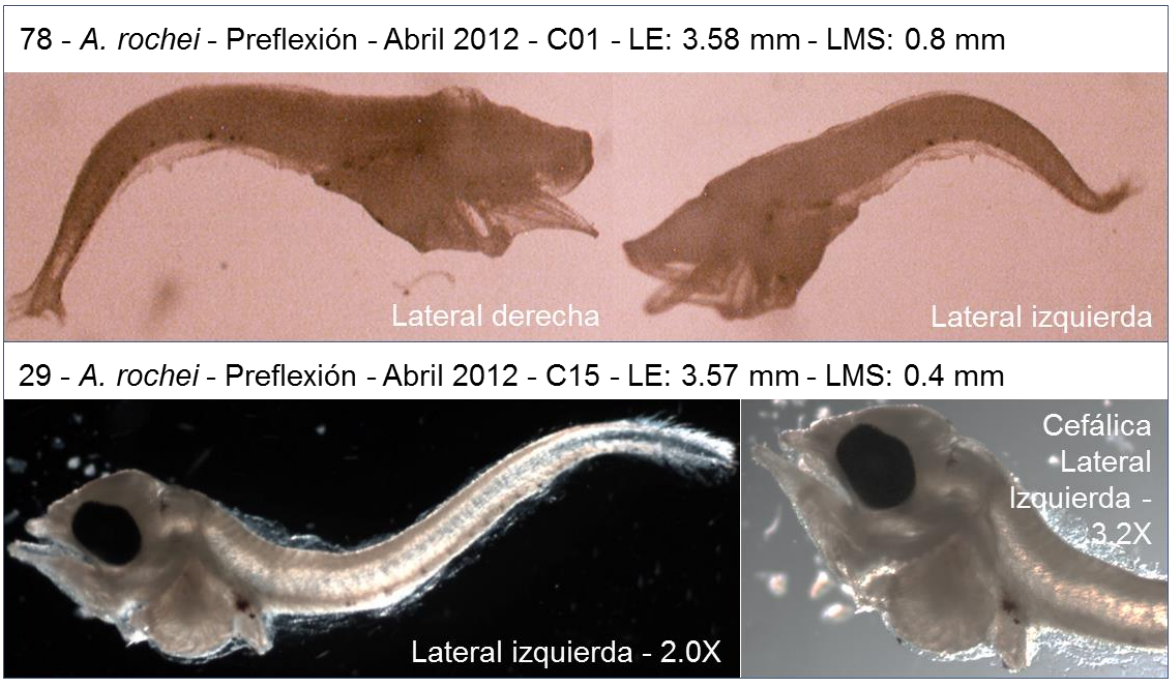


Figura A. Larvas de *A. rochei* identificadas molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

Figura B. Larva de *A. rochei* identificada molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

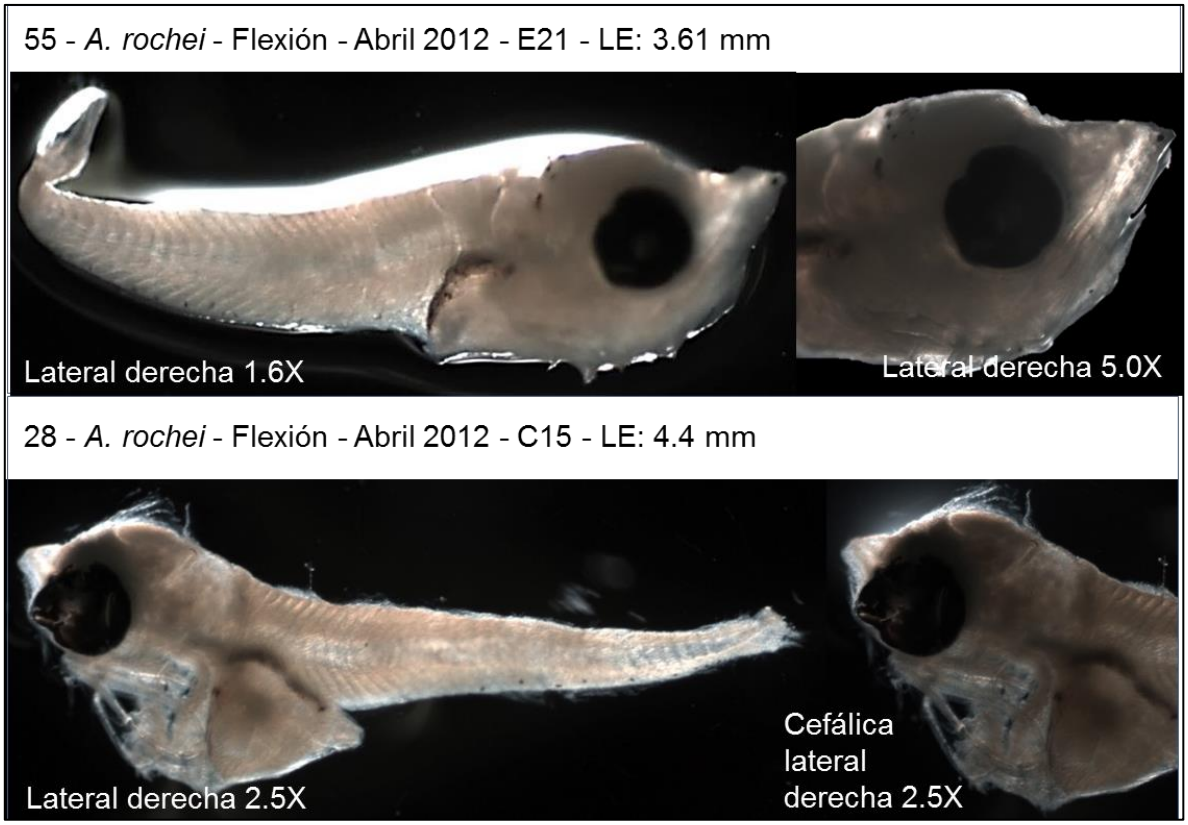


Figura C. Larvas de *A. rochei* identificadas molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

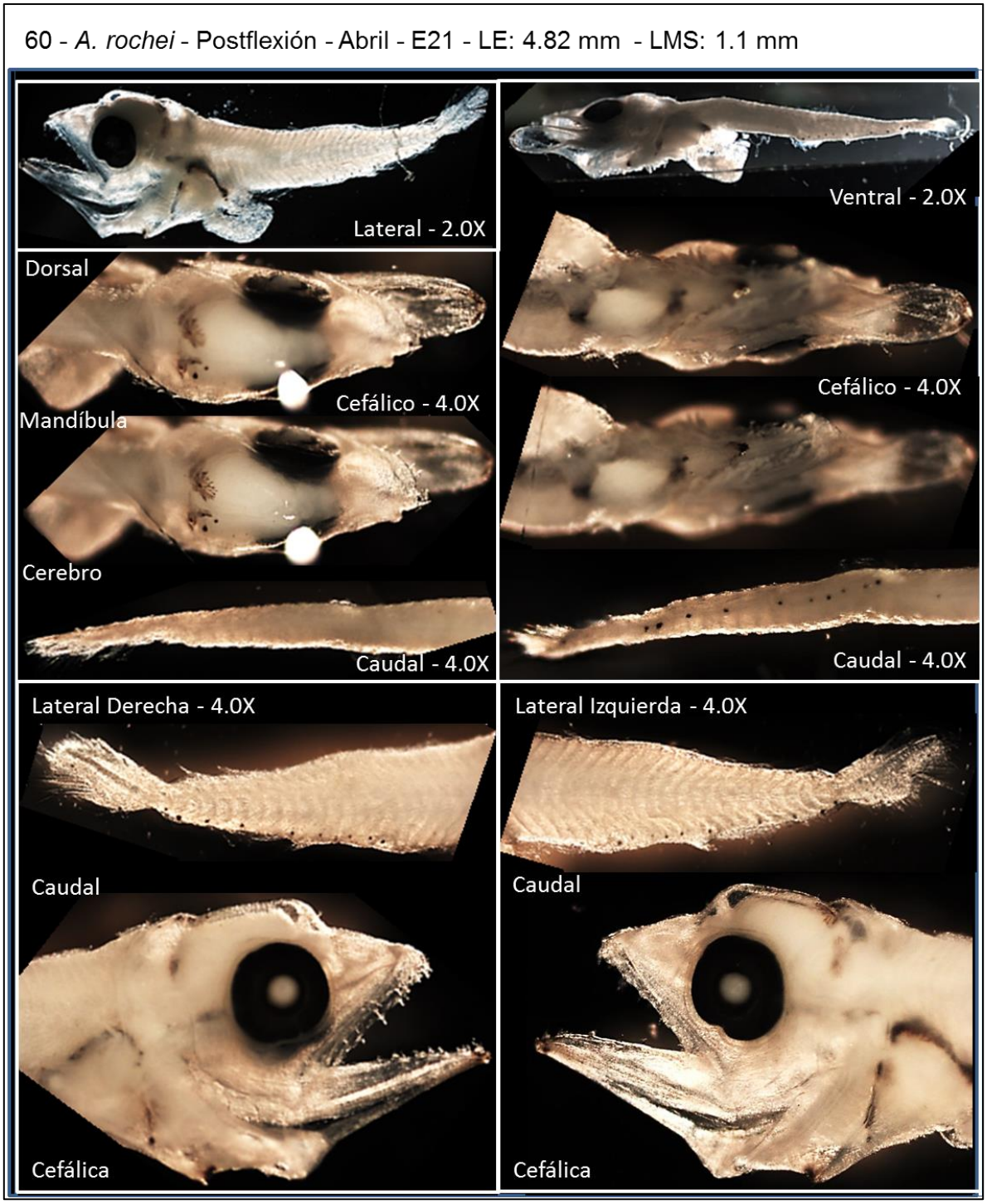


Figura D. Larva de *A. rochei* identificada molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI.

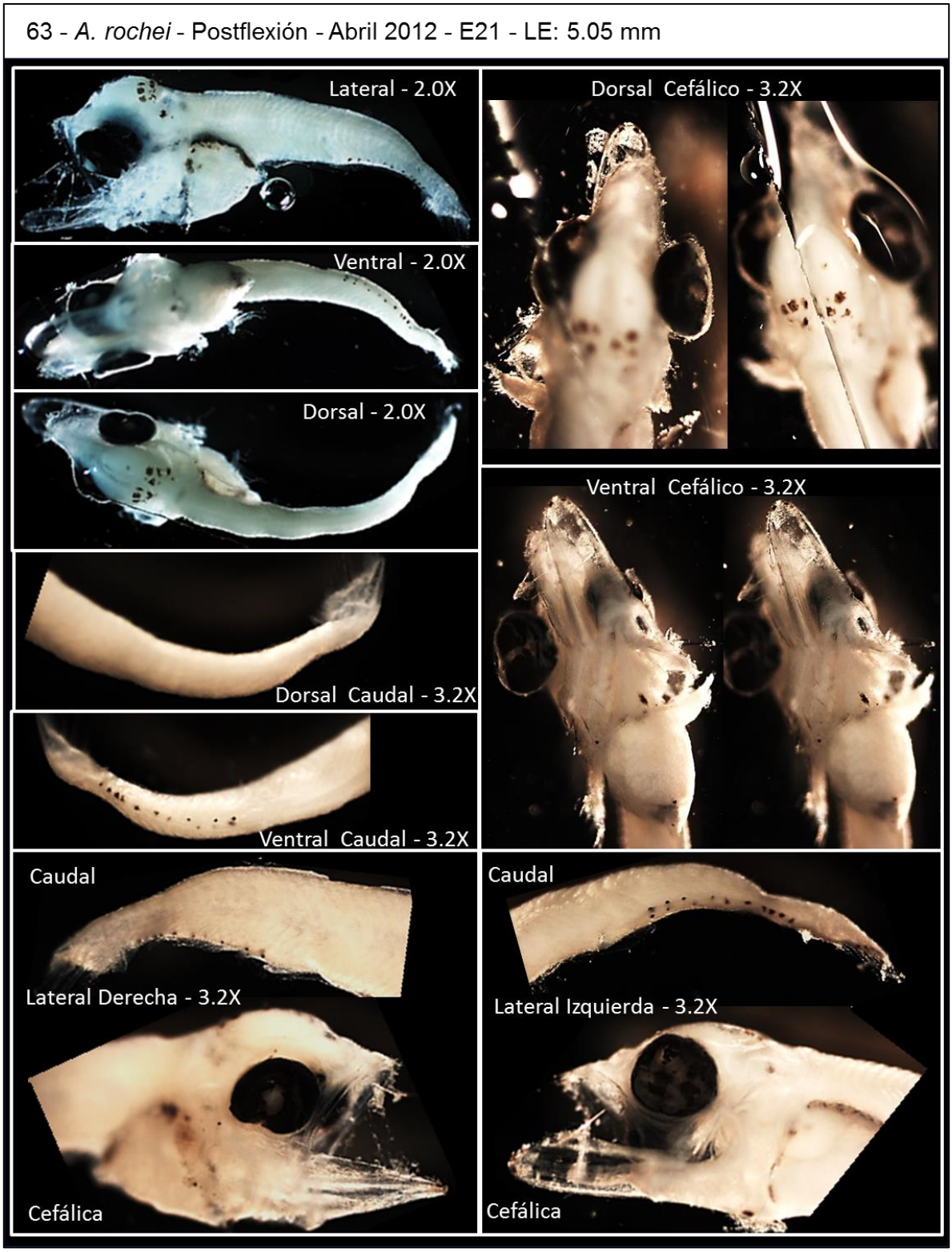


Figura E. Larva de *A. rochei* identificada molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

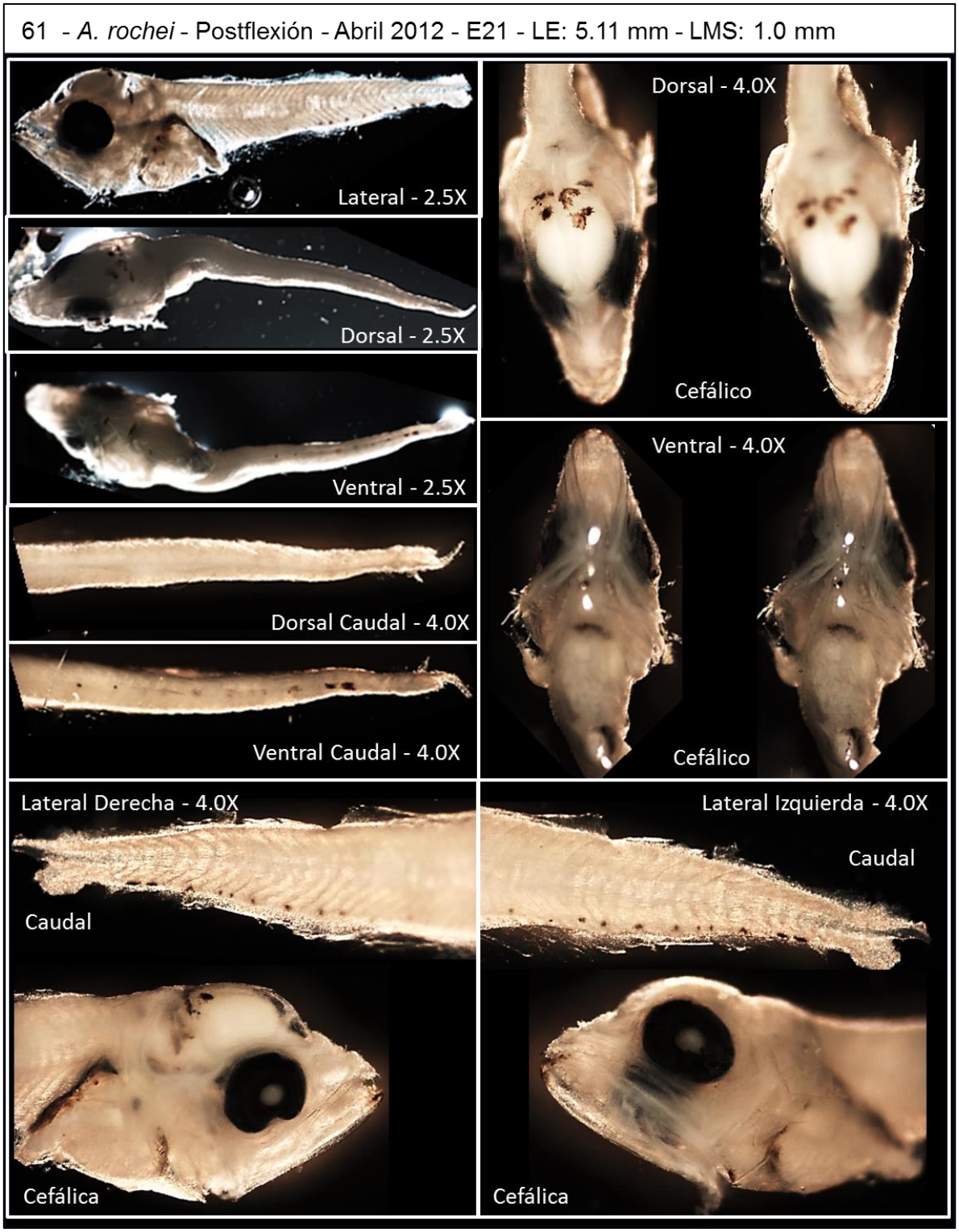


Figura F. Larva de *A. rochei* identificada molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

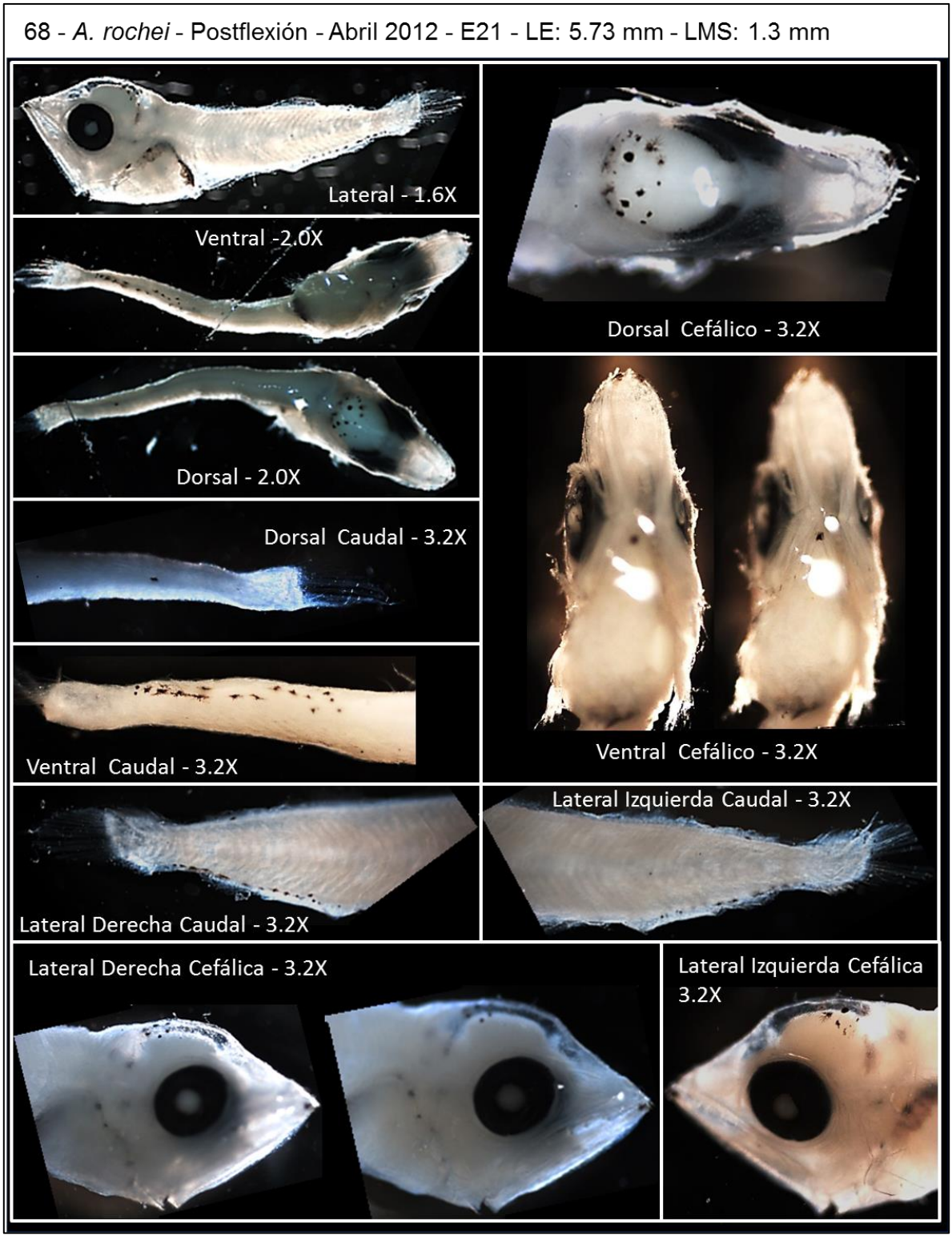


Figura G. Larva de *A. rochei* identificada molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

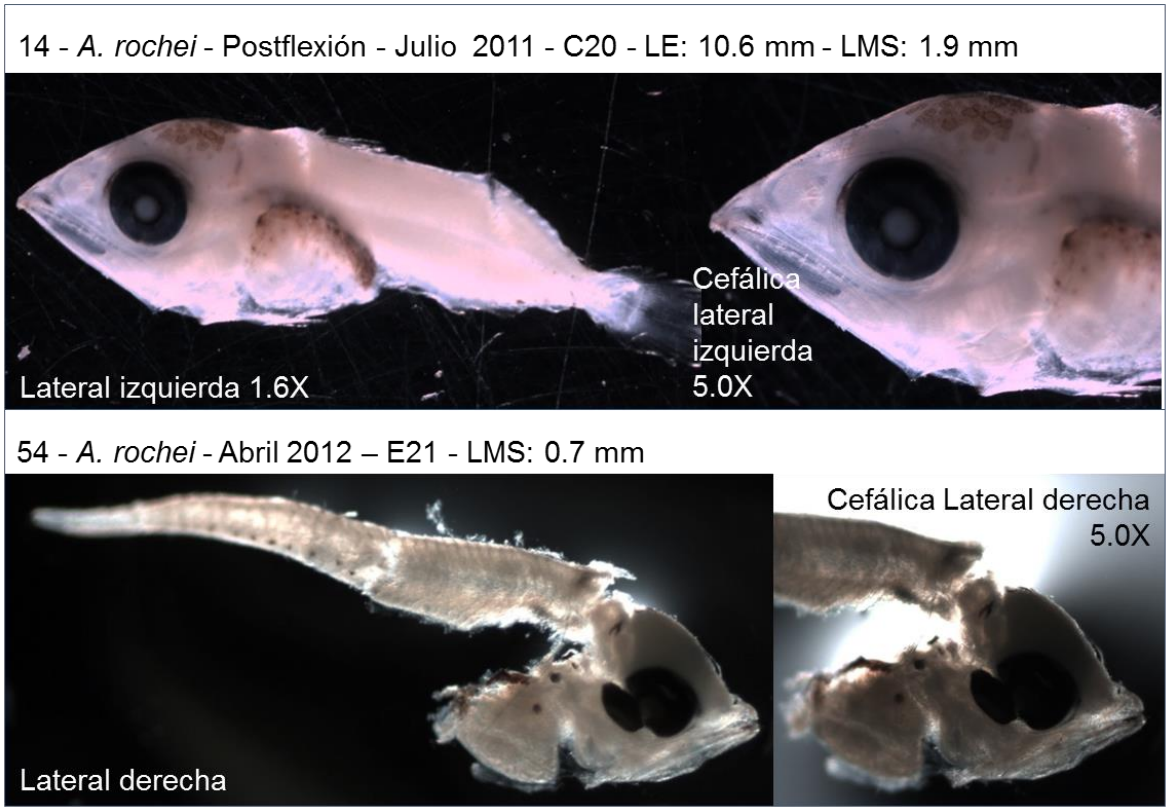


Figura H. Larvas de *A. rochei* identificadas molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

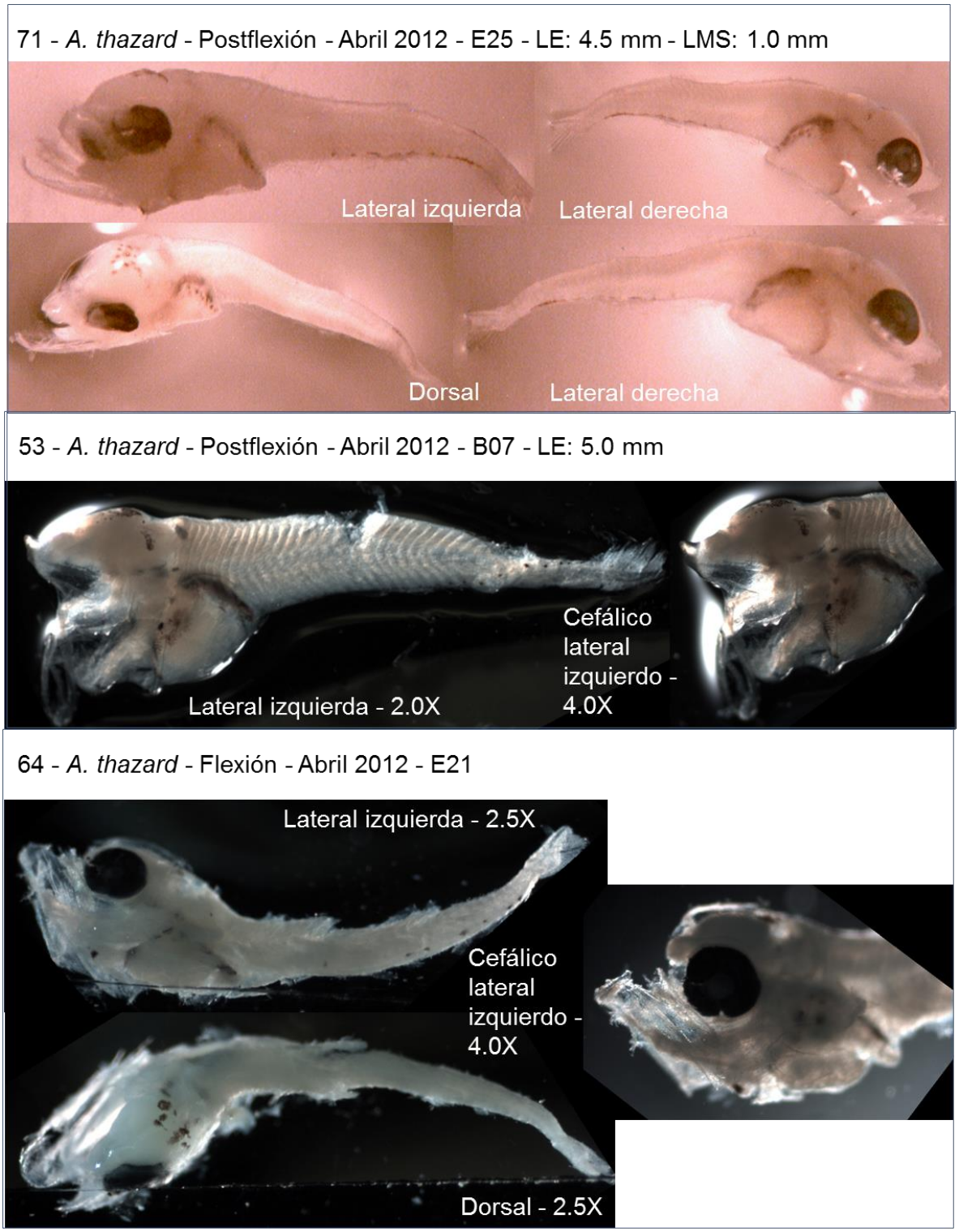


Figura I. Larvas de *A. thazard* identificadas molecularmente con fragmentos de gen mitocondrial COI (ver **Tabla 9**).

12.2. Apéndice II: Presas encontradas en los contenidos estomacales de larvas de *Auxis* spp.

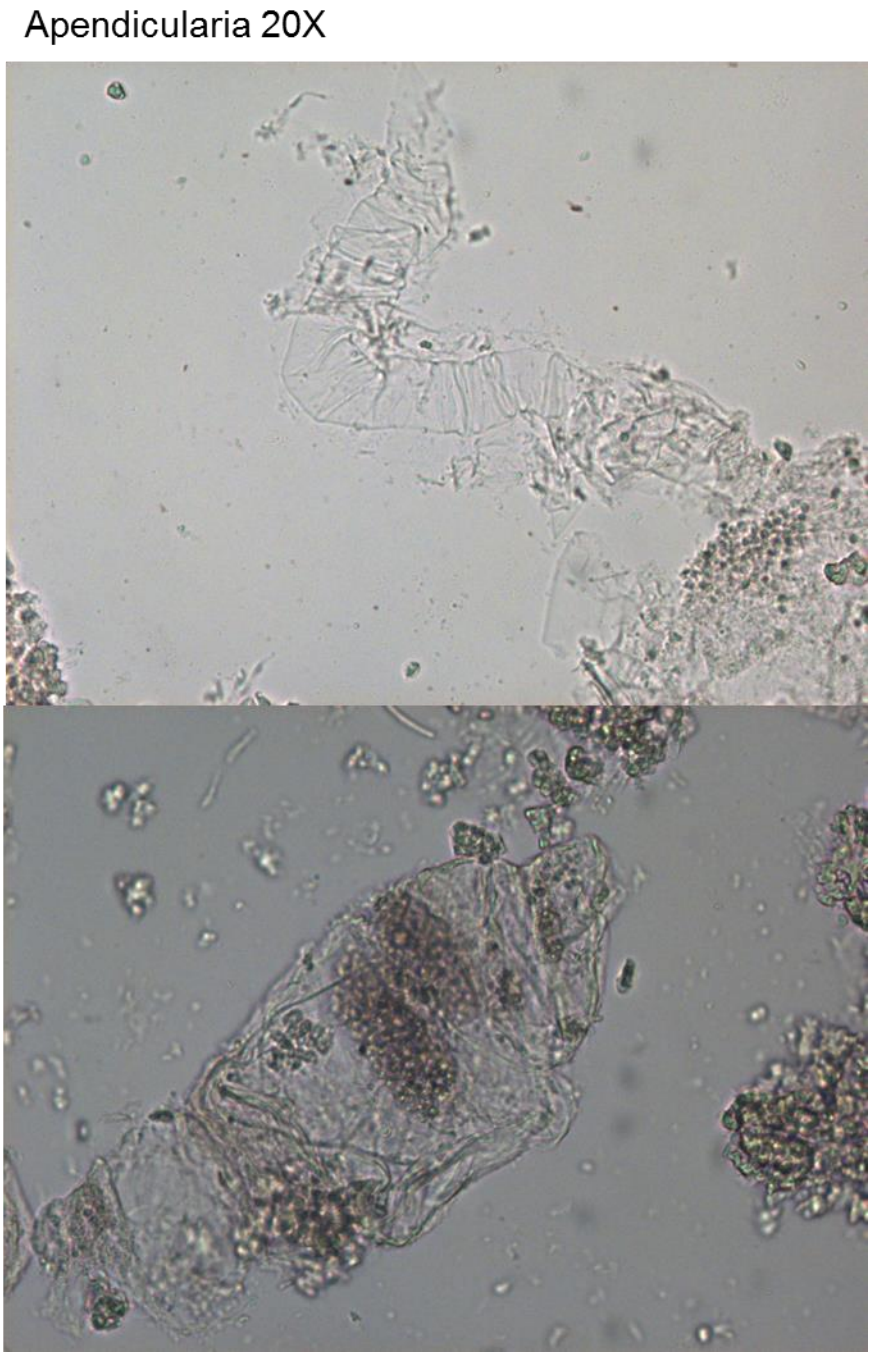
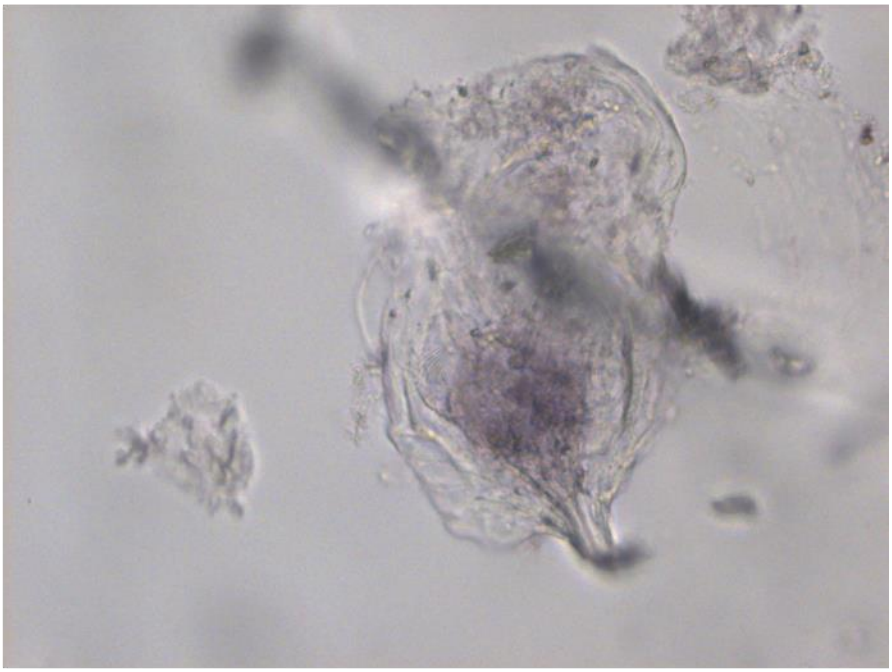


Figura J. Apendicularia encontrada en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Apendicularia 10X

Figura K. Apendicularia encontrada en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Apendicularia 10X



Apendicularia 40X

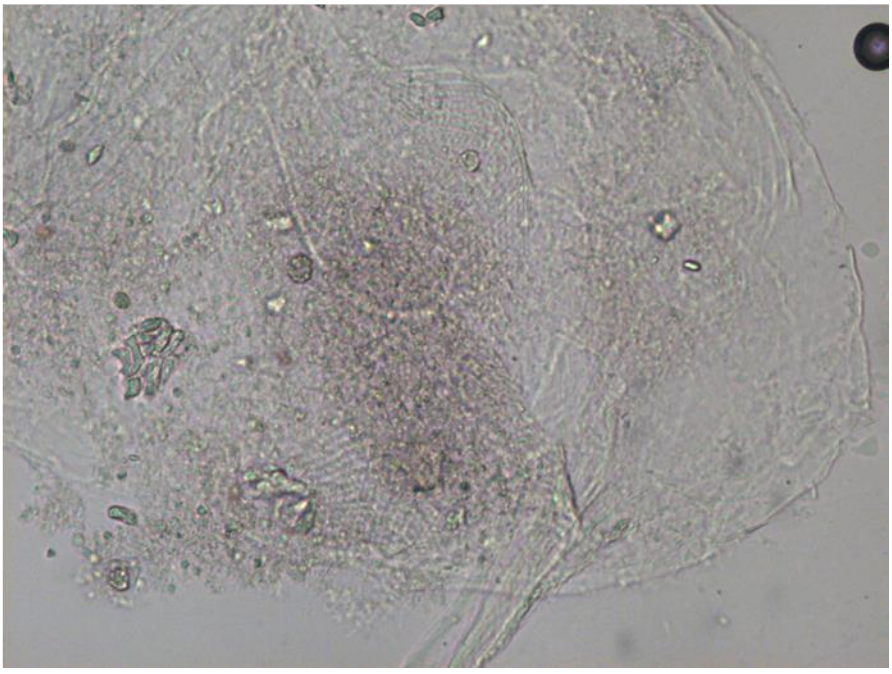


Figura L. Apendicularia encontrada en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Nauplio 40X

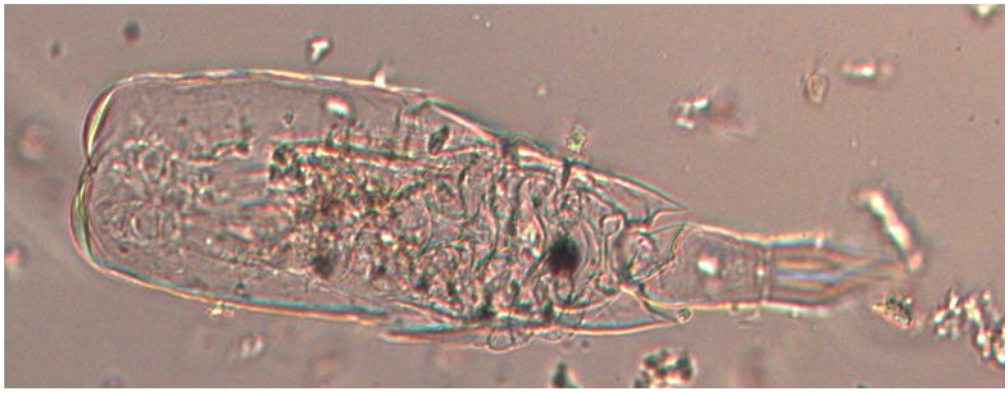
Nauplio 20X

Figura M. Nauplios de crustáceos encontrados en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Metanauplio 10X

Figura N. Metanauplio de crustáceo encontrado en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

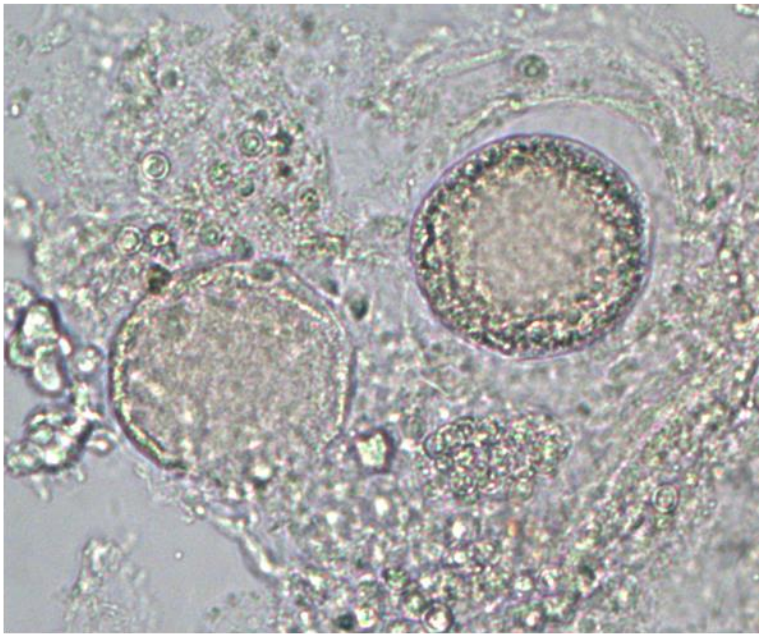
Copépodo *Farranula* sp. 10X



Copépodo 20X

Figura Ñ. Huevos de invertebrados y radiolario encontrados en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Huevo de invertebrado 40X



Radiolario 40X

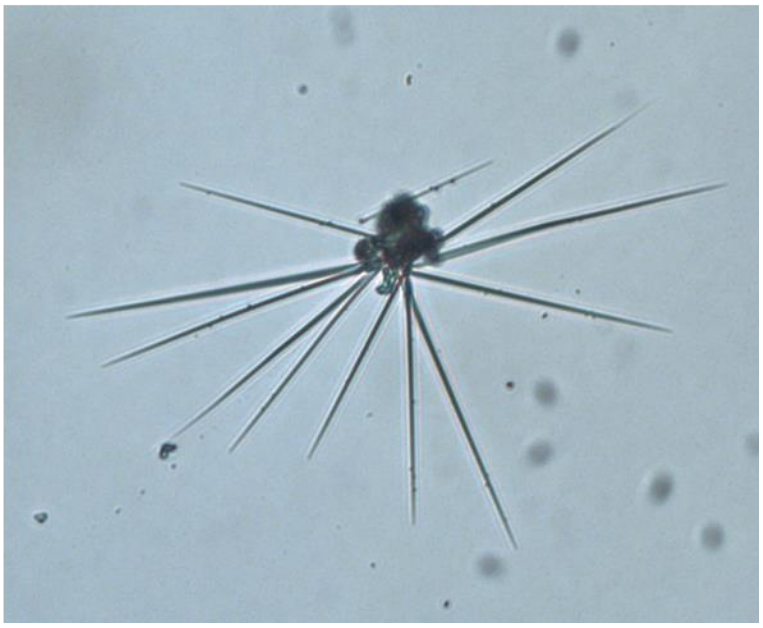


Figura O. Huevos de invertebrados y radiolario encontrados en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).

Prorocentrum sp. 40X

Figura P. *Prorocentrum* sp. de crustáceo encontrado en el contenido estomacal de larvas de *Auxis* spp. (ver **Tabla 10**).