

ÁREAS DE DESOVE DE *Doryteuthis opalescens* y EL COMPLEJO *Sthenoteuthis-Dosidicus* FRENTE A LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA (VERANO 2014)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

ELVIRA GEORGINA MOLINA ARENAS

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2018



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
 14
 del mes de

 Mayo
 del
 2018
 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:
 Estudios de Posgrado e Investigación de
 CICIMAR

"ÁREAS DE DESOVE DE Doryteuthis opalescens Y EL COMPLEJO Sthenoteuthis-Dosidicus FRENTE A LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA (VERANO 2014)"

Presentada por el alumno:

MOLINA	ARENAS	ELVIRA GEORGINA							
Apellido paterno	materno	nombre(s)							
		Con registro: A	. 1	L	6	0	9	9	0

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
DRA. ROXÂNĂ DE SILVA DÁVILA DIrectora de Tesis Directora de Tesis DIRA. ROXÂNĂ DE SILVA DÁVILA DIrectora de Tesis DIRA. ROXÂNĂ DE SILVA DÁVILA DIRECTORA DE SILVA DÁVILA
DR. EDGARDO MAURICIO RAMÍREZ RODRÍGUEZ M. en C. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA
Sunit
DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMĖNEZ ROSENBERG
PRESIDENTE LEL COLEGIO DE PROESCATO DR. SER IO HERNÁNDEZ TRUJILLO I.P.N. CICIMAR

DIRECCIÓN

SIP-14 BIS



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes de <u>Mayo</u> del año 2018								
El (la) que suscribe BM. ELVIRA GEORGINA MOLINA ARENA Alumno (a) del Programa								
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS								
con número de registro								
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:								
DRA. ROXANA DE SILVA DÁVILA Y DR. RAYMUNDO AVENDAÑO IBARRA								
y cede los derechos del trabajo titulado:								
"ÁREAS DE DESOVE DE Doryteuthis opalescens Y EL COMPLEJO Sthenoteuthis-Dosidicus								
FRENTE A LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA (VERANO 2014)"								

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: ginagadarene@gmail.com - rdesilva@ipn.mx - ravendan@ipn.mx Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. ELVIRA GEORGINA MOLINA ARENAS

Nombre y firma del alumno

Este estudio se realizó gracias a los fondos obtenidos a partir de la colaboración del Instituto Politécnico Nacional (IPN) con el Instituto Nacional de Pesca del Gobierno de México (INAPESCA) a través del proyecto de investigación 2014-RE/107 "Prospección acústica, biología pesquera básica y censos de huevos y larvas de peces, larvas de langosta y paralarvas de calamar, de especies de importancia comercial en el noroeste de México". Asimismo, gracias a los proyectos aprobados por la Secretaría de Investigación y Posgrado del IPN realizados en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (SIP 20141384, 20150609, 20151175, 20161524, 20160813, 20171521, 20171805, 20180809 y 20181164) a partir de los cuales se generaron las muestras y los datos involucrados en el desarrollo de esta tesis. También, se agradece el apoyo económico recibido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y del Instituto Politécnico Nacional a través del programa de Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) en los proyectos SIP 20161524 y SIP 20171521, así como por la beca tesis institucional de posgrado.

Agradecimientos

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional por todas las facilidades y el apoyo otorgado para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN) por las becas otorgadas durante la realización de esta investigación.

Con especial agradecimiento para mis directores de tesis a la Dra. Roxana de Silva Dávila y Dr. Raymundo Avendaño Ibarra, por brindarme la oportunidad de colaborar con ellos, por el tiempo, ayuda, comentarios, consejos y valiosas aportaciones a este trabajo.

A mi honorable comité revisor de tesis, Dr. Edgardo Mauricio Ramírez Rodríguez, Dra. Sylvia Patricia Adelheid Jiménez Rosenberg y M. en C. José Ricardo Palomares García, por sus comentarios, aportaciones y tiempo dedicado para mejor este trabajo.

A la Dra. Roxana de Silva Dávila por enseñarme muchas cosas de las que se sobre calamares, pero sobre todo gracias por siempre estar pendiente de mí y apoyarme no solo en lo académico sino también en la parte personal.

Al Dr. Mauricio por su apoyo durante el desarrollo del trabajo. Gracias por su consejo de ser claro, preciso y conciso.

Al Profe Martin E. Hernández Rivas por su entera disposición, apoyo, paciencia y consejos que jamás olvidaré.

A la Dra. Aída Martínez López por sus enseñanzas y paciencia.

A Checo, mi roomie, gracias por tu apoyo y amistad, por aguantar mis regaños de mamá, y siempre hacerme reír y levantarme los ánimos. Gracias por ser un valioso amigo.

A Pedro Jaime por su valiosa amistad y consejos, gracias por aguantar tantos regaños y la carrilla.

A Pris, Robert, Berny y Diana por su gran amistad, apoyo y por ser mi familia Paceña.

A mis hermanos académicos Rubén, Felipe y José Manuel, por su amistad, y por compartir buenos ratos.

A la Dra. Bebé por sus buenas vibras y ser mi médico de cabecera.

¡A todos mis compañeros y amigos de la maestría, gracias por tantos ratos de calidad, desveladas, fiestas y aventuras!

A todos los que me han ayudado de alguna forma y se me olvidó mencionar porque son muchos nombres, no porque no signifiquen lo mismo, MUCHAS GRACIAS.

Muchos calamares bebés fueron sacrificados para esta investigación, y sólo espero que la ciencia presentada aquí sirva para hacer del mundo un lugar mejor para sus descendientes, así como para las futuras generaciones.



Dedicatoria

A ti mamá que eres mi mejor ejemplo de lucha y perseverancia. A ti por el impulso que me diste para conseguir mis metas y enseñarme que todo esfuerzo vale la pena. Gracias por creer en mí

A Pablo, por ser mi cómplice y apoyo incondicional para alcanzar esta meta, por siempre darme fuerzas y ese empujoncito cuando lo necesitaba. Gracias por tu amor, compresión y paciencia.

A ti abuela porque desde donde estás siempre me das una ayudadita.

A Winniebertha por acompañarme estos 9 años, por las aventuras y amor que siempre me brindas en los peores momentos y hacerme reír con tu odio al mundo.

A la señora Baylee[†] por enseñarme a vivir al límite y mostrarme que siempre hay que ser positivo.

A mi familia que a pesar de la distancia siempre están al pendiente de mí y me alientan a seguir adelante.

ÍNDICE

RELACIÓN DE FIGURAS	ix
RELACIÓN DE TABLAS	xi
GLOSARIO	xiii
RESUMEN	xv
ABSTRACT	xvi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
JUSTIFICACIÓN	8
HIPÓTESIS	8
OBJETIVOS	9
Objetivo general	9
Objetivos específicos	9
ÁREA DE ESTUDIO	9
Costa Occidental (CO)	10
Golfo de California (GC)	12
MATERIAL Y MÉTODOS	13
Variables ambientales	15
Análisis estadísticos	15
Detección y caracterización de áreas de desove-eclosión	16
RESULTADOS	18
Variables Ambientales	18
Temperatura superficial	18
Salinidad superficial	20
Clorofila-a	22
Volumen de zooplancton	25
Abundancia	26
Distribución de tallas	28
Doryteuthis opalescens	28
Complejo SD	31
Dosidicus gigas y Sthenoteuthis oualaniensis	33
Relación de la abundancia y el ambiente	36
Análisis de correspondencia canónica (ACC) por tallas del Complejo SD	36
Detección y caracterización de áreas de desove-eclosión	37

37
43
53
65

RELACIÓN DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo frente a la Península de Baja California, México, en junio y julio (verano) de 2014 en: Golfo de California (GC) y Costa Occidental (CO), respectivamente. Los números indican la nomenclatura Figura 2. Distribución de la temperatura superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Figura 3. Imágenes compuestas del promedio mensual de temperatura superficial del mar (°C) para la Costa Occidental durante el verano de 2014. a) julio, b) agosto, c) septiembre. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Punta Baja, 3) Bahía Vizcaíno, 4) Punta Abreojos, 5) Golfo de Ulloa, 6) Bahía Figura 4. Imágenes compuestas de promedios de 5 días de temperatura superficial del mar (°C) para el Golfo de California durante junio de 2014. a) 5 días, b) 10 días, c) 15 días y d) 20 días. Toponimia del área de estudio. 1) Isla del Carmen, 2) Bahía Figura 5. Distribución de la salinidad superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, AGC: Agua del Golfo de California. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) Figura 6. Diagrama T-S de la columna de agua (0-200 m de profundidad) para la Costa Occidental (a) y Golfo de California (b) durante el verano 2014. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, ASsE: Agua Subsuperficial Ecuatorial, AGC: Agua del Golfo de California, ACC: Agua de la Corriente de California, AStSs: Agua Subtropical Subsuperficial......22 Figura 7. Distribución de la concentración de clorofila a (Cl-a) superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Figura 8. Imágenes compuestas del promedio mensual de concentración de clorofila-a (mg/m³) para la Costa Occidental durante el verano de 2014. a) julio, b) agosto, c) septiembre. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Punta Baja, 3) Bahía Vizcaíno, 4) Punta Abreojos, 5) Golfo de Ulloa, 6) Bahía Magdalena. 24 Figura 9. Imágenes compuestas de promedios de 5 días de concentración de clorofilaa (mg/m³) para el Golfo de California durante junio de 2014. a) 5 días, b) 10 días, c) 15 días y d) 20 días. Toponimia del área de estudio. 1) Isla del Carmen, 2) Bahía

Figura 10. Distribución de los volúmenes de zooplancton en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

26 Figura 11. Estructura de tallas de paralarvas de *D. opalescens* en la Costa Occidental. 28

Figura 12. Perfiles verticales de a) temperatura y b) salinidad de las estaciones costeras de los transectos 96.7 a 140, frente a la Costa Occidental, durante verano de 2014. O: Océano, CP: Costa Peninsular, T: Transecto, ■: sin datos, I: trayectoria del lance en cada estación, —: isohalina de los 34, ---: Isobata de los 200 m. C) Distribución de la abundancia de *Doryteuthis opalescens*. ● 16.1 a 64

- Figura 17. Triplot tallas-estaciones-ambiente. Variables ambientales: TS: temperatura superficial, SS: salinidad superficial, CI-a: clorofila-a y VZ: volumen de zooplancton. Estaciones clasificadas por región: ■: Costa Occidental, ●: Golfo de California, ♦: Grupo de talla SD, 1: región1, 2: región 2, 3: región 3, 4: región 4.

Figura 19. Curvas de cocientes de las variables analizadas para el Complejo SD. a) temperatura (°C), b) salinidad, c) concentración de clorofila-a (mg/m³) y d) volumen de zooplancton (ml/1000 m³). La línea roja punteada representa cocientes ≥1, que indican una selección significativa. Las barras indican la Figura 20. Diagramas T-S de: a) Costa Occidental (Durazo, 2015), b) Golfo de California (Torres-Orozco, 1993). Cocientes significativos de: 0: Temperatura (T°), +: Salinidad (Sal), •: estaciones positivas. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, ASsE: Agua Subsuperficial Ecuatorial, AGC: Agua del Golfo de California, AStSs: Agua Figura 21. Distribución espacial de la abundancia de paralarvas del CSD en las estaciones con los cocientes ≥ 1 de: \circ : Temperatura (T°), +: Salinidad (Sal) en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC). ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

RELACIÓN DE TABLAS

ANEXO 1

- Anexo I Figura 1. Estructura de tallas de paralarvas de ≤ 2.0 mm LM del Complejo SD (CSD) en arrastres oblicuos en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC).

GLOSARIO

Abundancia: Número de individuos de cada especie que componen una asociación (Parra, 1984; Seoánez, 1999)

Análisis de correspondencia canónica (ACC): Técnica multivariante de ordenación restringida, a través de matrices de variables dependientes (sitio por especies) o independientes (variables ambientales), que mide el grado de relación entre las especies y las variables ambientales.

Centros de actividad biológica (BACs): Área donde la actividad biológica es particularmente elevada, con poca variación estacional y generalmente sitio de reproducción y crianza de muchas especies.

Complejo SD (CSD): Grupo de dos especies (*Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas*) que a tallas <3.0 a 4.0 mm LM, aún no desarrollan las estructuras que permiten identificarlas morfológicamente a nivel de especie.

Gradiente: Dirección de máxima variación de una cantidad física.

Isóbata: Línea que une los puntos de igual profundidad en el océano y el mar.

Isohalina: Línea que tiene una salinidad constante.

Longitud de manto (LM): En cefalópodos, medida a lo largo de la línea media dorsal, desde la parte posterior a la anterior del manto (Roper y Voss, 1983).

Masa de agua: Volumen de agua marina que tiene un origen común y una combinación distintiva de temperatura, salinidad y densidad (Lalli y Parsons, 1997).

Nadir: En sensores remotos, se refiere a la disposición de los instrumentos de observación orientados de manera perpendicular a la superficie terrestre. Es decir, es el punto con menor distancia de medición.

Paralarva: Primer estadio de crecimiento post-eclosión de los cefalópodos, pelágico de aguas cercanas a la superficie durante el día y con un modo de vida diferente de sus conespecíficos adultos (Young y Harman, 1988). Concluye cuando aparecen cambios morfológicos alométricos asociados a cambios ecológicos (Shea y Vecchione, 2010).

Probóscide: En cefalópodos, tentáculos fusionados, los cuales pueden tener un rol importante en la ingesta de mucus enriquecido con microorganismos (Vidal y Haimovici, 1998).

Rhynchoteuthion: Nombre del tipo de paralarva que se presenta únicamente en la Familia Ommastrephidae y que se caracteriza por la fusión de los tentáculos en una probóscide (Sweeney *et al.*, 1992).

Surgencia: Proceso mediante el cual agua profunda, generalmente de baja temperatura y rica en nutrientes, asciende a niveles superficiales por efecto de desplazamiento de agua superficial hacia fuera de la costa generado por el viento. Las surgencias son más pronunciadas donde el viento sopla paralelo a la costa de manera persistente (Lara-Lara, 2008).

Triplot: Gráfico resultante del análisis de correspondencia canónica, que implica el resultado de la correlación de la abundancia de las especies con las variables ambientales.

RESUMEN

Las paralarvas (PL) de tallas cercanas a la eclosión son un indicador preciso de desove reciente en cefalópodos. Se detectaron y caracterizaron las áreas de desove de Doryteuthis opalescens y del Complejo Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas (CSD) frente a las costas de la Península de Baja California durante el verano de 2014. Las muestras de zooplancton (247) se colectaron simultáneamente con arrastres oblicuos y superficiales, en dos cruceros oceanográficos a bordo del B/I BIPO-INAPESCA. En cada estación de colecta se realizaron lances de CTD. Se registró un total de 1,797 PL/1000 m³ frente a la costa occidental (CO) y 3,220 PL/1000 m³ en el Golfo de California (GC). Se registraron diferencias significativas en la abundancia por tipo de arrastre y entre regiones. Los arrastres oblicuos fueron mejores indicadores de áreas de desove para D. opalescens y los superficiales para el CSD. Se registraron PL recién eclosionadas (2.1-4.0 mm de longitud de manto, LM) de D. opalescens en estaciones costeras de la CO, entre los 21-29.5°C, en altas concentraciones de CI-a (0.6 mg/m³) y volumen de zooplancton (200-5400 ml/1000m³). Por otro lado, el intervalo de tallas del CSD fue de 0.8-3.5 mm LM, el más abundante fue 1.1-2.0 mm LM. Las curvas de cocientes establecieron un hábitat de eclosión a temperaturas entre los 28-30°C y en salinidades de 34-34.2 y 35-35.4. El análisis canónico mostró que las PL pequeñas de ≤2.0 mm LM estuvieron correlacionadas con temperaturas altas y las >2.0 mm LM con volúmenes de zooplancton altos. La zona costera desde Ensenada hasta el Golfo de Ulloa es un hábitat de desove y eclosión para D. opalescens. La región desde el Golfo de Ulloa (CO) e Isla del Carmen (GC) (26° N) hasta Mazatlán (22° N) asociada con la masa de Agua Transicional (CO) y la frontera entre las masas de Agua Superficial Tropical y Agua del Golfo de California (GC), resultó la principal área de desove del CSD en el Noroeste de México. La variabilidad ambiental estacional y de mesoescala en la hidrodinámica de esta región puede modificar las áreas de desove.

Palabras clave: Ommastrephidae, Loliginidae, paralarva, Complejo SD, área de desove.

ABSTRACT

Newly hatched paralarvae (PL) are an accurate indicator of a recent spawning event in cephalopods. The spawning areas of Doryteuthis opalescens and the SD Complex (Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas, SDC) were detected and characterized on both sides of the Peninsula of Baja California during the summer of 2014. The zooplankton samples (247) were collected simultaneously with oblique and surface tows, during two oceanographic cruises aboard the B/I BIPO-INAPESCA. CDT casts were made at each collection station. A total of 1,797 PL/1000 m³ in the West Coast (WC) and 3,220 PL/1000 m³ in the Gulf of California (GC) were registered. There were significant differences in abundance by type of tow and between regions. Oblique tows were better indicators of spawning areas for *D. opalescens* and surface tows for SDC. Newly hatched PL (2.1-4.0 mm of mantle length, ML) of D. opalescens were recorded in coastal stations of the WC between 21-29.5°C and high zooplankton volumes (200-5400 ml/1000m³). The size range of the SDC was 0.8-3.5 mm ML, the most abundant size was 1.1-2.0 mm ML. The quotient curves established a hatching habitat at temperatures between 28-30°C and in salinities 34-34.2 and 35-35.4. The canonical analysis showed that small PL ≤2.0 mm ML were correlated with high temperatures and >2.0 mm ML with high zooplankton volumes. The coastal zone from Ensenada to the Gulf of Ulloa is a spawning and hatching habitat for *D. opalescens*. The region from the Gulf of Ulloa (WC) and Carmen Island (GC) (26° N) to Mazatlán (22° N) associated with Transitional Water (WC) and the boundary between Tropical Surface Water and Gulf of California Water (GC), was the main spawning area for the SDC in the Northwest of Mexico. The seasonal and mesoscale environmental variability in the hydrodynamics of this region can modify the spawning areas.

Key words: Ommastrephidae, Loliginidae, paralarvae, SD Complex, spawning area.

INTRODUCCIÓN

Del total de las especies de calamares registradas sólo entre un 30-40% son objeto de una pesquería dirigida (Roper *et al.*, 1984; Arkhipkin *et al.*, 2015). Tomando en cuenta lo anterior, gran parte del conocimiento sobre los ciclos de vida de los cefalópodos, en donde se incluye la detección y caracterización de las áreas y temporadas de desove, provienen del estudio de estas especies, principalmente de aquellas pertenecientes a las familias Ommastrephidae y Loliginidae (Arkhipkin *et al.*, 2015).

En México, *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) de la familia Ommastrephidae, es la única especie de calamar con pesquería dirigida, mientras que *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* (Berry, 1911) de la familia Loliginidae es considerada un recurso emergente, con una pesquería activa frente a las costas de Baja California (Jereb *et al.*, 2010; com. pers. Nevárez-Martínez, 2014). Aunado a esto, calamares ommastréfidos como *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821), *Eucleoteuthis luminosa* (Sasaki, 1915), *Hyaloteuthis pelagica* (Bosc, 1802) y *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830), así como los loligínidos *Lolliguncula panamensis* Berry, 1911, *Lolliguncula diomedae* Hoyle, 1904 y *Lolliguncula argus* Brakoniecki y Roper, 1985 (Jereb y Roper, 2010; Granados-Amores, 2013) forman parte de la fauna de acompañamiento en la pesca de camarón, y su distribución se traslapa a lo largo del Océano Pacífico mexicano.

En particular, los adultos de *Dosidicus gigas* y de *Sthenoteuthis oualaniensis* se traslapan en la mayor parte de su distribución geográfica y sus estadios iniciales de desarrollo, denominados paralarvas, no pueden diferenciarse a talla menores a 3.0 – 4.0 mm de longitud de manto, agrupándose en un conjunto denominado Complejo SD (*Sthenoteuthis-Dosidicus*) (Camarillo-Coop, 2006).

La detección de las áreas y temporadas de desove en cefalópodos presenta retos y diferencias sustanciales dependiendo de la estrategia reproductiva de las especies. Las formas básicas de desove que presentan los cefalópodos son: la depositación de los huevos sobre el fondo marino, restringida generalmente a especies de hábitat béntico, costeras y de plataforma, y su liberación directa en la columna de agua por especies pelágicas. Las áreas y temporadas de desove de calamares loligínidos de hábitat béntico y distribución mayormente costera, como *Doryteuthis opalescens*, han sido relativamente fáciles de detectar y caracterizar por la presencia de las masas de huevos adheridas al sustrato y por sus paralarvas colectadas en las proximidades de estas áreas (Zeidberg y Hamner, 2002; Villanueva y Norman, 2008; Zeidberg *et al.*, 2012). Por otro lado, en calamares cuyas masas de huevos son pelágicas, como las de *Dosidicus gigas*, las áreas de desove han sido establecidas por el uso de índices de madurez gonadal obtenidos a partir de hembras, por la presencia de juveniles en las colectas con redes de media agua, o por la presencia de paralarvas colectadas a partir de muestreos de plancton, sin un análisis de las tallas en la mayoría de los casos (Fields, 1965; Piatkowski *et al.*, 1993; Hayase, 1995; Rocha *et al.*, 1999; Goto, 2002; Yamamoto *et al.*, 2002).

No obstante, la información obtenida con el uso de los índices de madurez o de juveniles no necesariamente refleja las áreas de desove debido a que factores como el rápido crecimiento y la alta movilidad de estos organismos (Hayase, 1995; Bower, 1996), asociados a la hidrodinámica de la columna de agua, pueden enmascarar la localización real del área de desove. En contraste, la fortaleza de los muestreos de plancton radica en que las paralarvas recién eclosionadas de tallas alrededor de los 3.0 mm de longitud de manto dependiendo de la especie y distribución geográfica (Fields, 1965; Yamamoto *et al.*, 2002; Shimura *et al.*, 2005), son consideradas indicadoras del desove. Esta información asociada al conocimiento sobre las tasas de crecimiento, las características ambientales de la columna de agua y la hidrodinámica de la región permite la detección y caracterización más eficiente de las áreas de desove de las especies (Piatkowski *et al.*, 1993; De Silva-Dávila, 2013).

La importancia económica y ecológica de los cefalópodos basada en estudios de los adultos y su investigación en México, no ha sido ligada a la caracterización de sus áreas de desove/eclosión, como se ha hecho para otras especies de cefalópodos, por lo que el interés de llevar a cabo el presente trabajo se origina, en primer término, para detectar las áreas de desove de los calamares de importancia comercial en México: *Doryteuthis opalescens* y *Dosidicus gigas* (incluida esta última en el Complejo *Sthenoteuthis-Dosidicus,* CSD), con base en el estudio de sus paralarvas planctónicas

colectadas frente a la Península de Baja California durante el verano de 2014. Así como aportar información relacionada con la temporada, área y condiciones ambientales en la que se presenta un evento de eclosión en estas especies de cefalópodos.

ANTECEDENTES

El efecto ambiental sobre la distribución de las paralarvas de cefalópodos ha sido motivo de investigación alrededor del mundo. Diversos autores mencionan que la mayoría de los huevos y las paralarvas se encuentran sujetos al efecto de las corrientes oceánicas y se han asociado con altas concentraciones de plancton y con procesos de mesoescala, estableciendo que durante esta fase son más sensibles a la variabilidad ambiental (Nigmatullin *et al.*, 2001; Rodhouse, 2001).

Para la mayoría de las especies de importancia comercial, como las de la familia Loliginidae y Ommastrephidae, se han determinado las áreas de desove de los adultos o las de eclosión de los huevos con base tanto en la presencia de las masas de huevos, como en la abundancia y la talla de las paralarvas, la cual es diferente en cada especie. Las áreas de desove de calamares de la familia Ommastrephidae han sido detectadas por la presencia de masas de huevos, localizadas principalmente cerca de la superficie o a media agua asociadas a la termoclina. Estas masas son relativamente más densas que el agua de mar y los huevos presentan un tamaño de 0.75 – 0.9 mm (Jereb y Roper, 2010).

En las costas de Japón, donde se tiene más información sobre las áreas de desove, Bower *et al.* (1999) analizaron la distribución de las paralarvas de *Todarodes pacificus* (Steenstrup, 1880) frente a Kyushu y encontraron que las mayores abundancias estuvieron asociadas a los frentes oceánicos en el borde costero de la Corriente de Kuroshio, y disminuyen conforme se alejan del frente. Las paralarvas se registraron a temperaturas entre los 21-22°C y fueron colectadas en los primeros 25 m de la columna de agua (Yamamoto *et al.*, 2002). En la misma zona Shimura *et al.* (2005) las registraron a 15°C y en los primeros 50 m de profundidad.

Las áreas de desove de calamares de la familia Loliginidae han sido detectadas por la presencia de masas de huevos adheridas al sustrato y a otras cápsulas que pueden cubrir grandes extensiones. En *Doryteuthis opalescens* los huevos están empaquetados en cápsulas cilíndricas, son ovalados y miden de 2.0 - 2.5 mm de largo por 1.6 mm de ancho, son mayores que en la familia Ommastrephidae y su tamaño es proporcional al de la hembra (Hixon, 1983; Arkhipkin *et al.*, 2000). A la eclosión las paralarvas miden en promedio 2.7 mm de longitud de manto (LM) con un tiempo de desarrollo dependiente de la temperatura: 30 - 35 días a 13.6°C (McGowan, 1954) y de 19 - 25 días a 16.5°C (Fields, 1965).

La distribución de adultos de *Doryteuthis opalescens* va desde el sur de Alaska hasta el sur de la Península de Baja California, México, donde sus paralarvas se han registrado también (Okutani y McGowan 1969; Jereb *et al.*, 2010). Sin embargo, las principales áreas de desove que hasta el momento se conocen, se localizan al centro de su distribución, en Bahía de Monterey y la zona de las Islas del Canal frente a California E.U.A., dentro de ensenadas o bahías protegidas, cercanas a cañones submarinos sobre fondos arenosos y/o lodosos entre los 3 a los 180 m de profundidad (Hixon, 1983; Zeidberg *et al.*, 2012). El desove ocurre de abril a julio, con un pico menor en noviembre, a temperaturas que oscilan entre los 10-14°C, aunque también se ha reportado que los adultos desovan en diferentes temporadas a lo largo del año dependiendo de la localidad (Hixon, 1983; Coelho *et al.*, 1985; Zeidberg *et al.*, 2012).

Las paralarvas de *D. opalescens* se han registrado cerca de frentes donde las isotermas se levantan y su distribución es afectada por corrientes de marea que las mantienen cerca de la costa en áreas ricas en plancton costero (Jereb *et al.*, 2010). A pesar de esto, la distribución de sus paralarvas puede ser extremadamente puntual, registrándose principalmente sobre las áreas de desove (Zeidberg y Hamner, 2002).

Estos mismos autores mencionan que las paralarvas de esta especie son abundantes cerca de la costa alrededor de un mes después de la eclosión debido a la formación de una capa de agua "pegajosa" (sticky water) ocasionada por la acción de las corrientes de marea donde quedan atrapadas junto con altos volúmenes de zooplancton (*sensu lato* Zeidberg y Hamner, 2002). Koslow y Allen (2011) estudiaron la influencia del ambiente oceánico en las paralarvas de *D. opalescens* al sur de California mediante un análisis de componentes principales y encontraron que esta especie está fuertemente asociada con ciclos de El Niño, dado que este fenómeno

ocasiona variación en el ambiente que va desde cambios en los procesos de surgencias, temperatura, salinidad, nutrientes y oxígeno hasta cambios en las concentraciones de fitoplancton y zooplancton. Por otro lado, Perretti y Sedarat (2016) analizaron una serie de tiempo para observar efectos sobre el crecimiento de las paralarvas y encontraron que el ENSO afecta la supervivencia y crecimiento de los estadios tardíos de las paralarvas, lo cual ocasiona una baja tasa de supervivencia.

En México, existen pocos antecedentes sobre *D. opalescens*. Se conoce solamente una zona de desove localizada al norte de la costa occidental de la Península de Baja California (Hixon, 1983).

En el caso de la familia Ommastrephidae, los ciclos de vida son complicados. Estos, liberan masas de huevos flotantes que tienden a acumularse a la profundidad de la picnoclina (Jereb y Roper, 2010). El desove y tiempo de desarrollo embrionario dentro de las masas de huevos flotantes varía entre 4 y 10 días dependiendo de la temperatura para cada especie (Bower *et al.*, 1999; Yatsu *et al.*, 1999; Yamamoto *et al.*, 2002; Gilly *et al.*, 2006). A la eclosión, las paralarvas presentan tallas entre los 0.9 y 1.59 mm LM y se distribuyen principalmente en los primeros 50 m de profundidad en la columna de agua (Jereb y Roper, 2010).

Existe poca información sobre el desove y el desarrollo embrionario de *Dosidicus gigas*, que es la especie de calamar con las mayores capturas en México (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001), desconociéndose al momento, si existe un área núcleo de desove dentro del Pacífico Oriental Tropical para la especie.

Con datos de fertilización artificial Yatsu *et al.* (1999) establecen que *Dosidicus gigas* eclosiona de 6 a 9 días a tallas que van entre 0.9-1.3 mm LM, con una tasa de crecimiento cerca del 4% LM d⁻¹ a temperaturas entre los 18°C y 22°C. Staaf *et al.* (2011) mencionan que temperaturas menores a 15°C y superiores a 25°C no permiten un desarrollo completo y eclosión *in vitro*. Cabe mencionar que, dentro de este intervalo de temperatura, se presenta un desarrollo mucho más lento a 15°C (cerca de 10 días y con alta mortalidad) en comparación con altas temperaturas. Por lo tanto, el desarrollo embrionario exitoso de *Dosidicus gigas* probablemente solo ocurre en áreas del Pacífico Oriental Tropical donde la temperatura en la picnoclina está dentro de ese intervalo térmico (Staaf *et al.*, 2011). Durante el final del verano y principios de otoño, una picnoclina de 15°C se encuentra aproximadamente a los 500 km fuera de la costa de California en los Estados Unidos hasta al menos 40°N, proporcionando un hábitat potencial de desove adecuado para los adultos (Staaf *et al.*, 2011).

Las estrategias reproductivas utilizadas por *D. gigas* están asociadas a la temperatura y a la concentración de alimento, y responden a dos condiciones diferentes del ecosistema. Vecchione (1999) reportó para el Pacífico Oriental Tropical que la mayor abundancia de paralarvas rhynchoteuthion (probablemente de *Dosidicus gigas* y/o *Sthenoteuthis oualaniensis*) estuvo relacionada a la isoterma de los 29°C, pero que sus tallas no indicaron que estuvieran asociadas a un desove reciente sino a la advección por corrientes.

Staaf *et al.* (2013) encontraron una mayor abundancia de paralarvas de talla cercana al desove (1.9 mm promedio) de *Dosidicus gigas* y *Sthenoteuthis oualaniensis* en todo el Pacífico Tropical en arrastres superficiales en comparación con los oblicuos. Los resultados de este estudio sugieren que *Sthenoteuthis oualaniensis* desova principalmente en el trópico mientras que *Dosidicus gigas* desova desde los trópicos hasta posiblemente aguas templadas. En todos los casos, las áreas de desove-eclosión se encontraron dentro del área conocida de distribución de cada especie y se localizaron en zonas de confluencia de corrientes o masas de agua, relacionadas con procesos físicos productivos.

Frente a la costa occidental de la Península de Baja California, McGowan (1967) y Okutani y McGowan (1969) registraron paralarvas rynchoteuthion que no se identificaron a las tallas registradas (1.4 -7.3 mm) y fueron consideradas raras por su baja abundancia. En esta misma zona Camarillo-Coop (2006) registró a *Dosidicus gigas, Sthenoteuthis oualaniensis, Eucleoteuthis luminosa, Hyaloteuthis pelagica,* Morfotipo A y Morfotipo B, además de un grupo de paralarvas denominados Complejo SD formado por organismos muy pequeños de *S. oualaniensis y D. gigas,* muy probablemente producto de desoves recientes de los adultos de las especies involucradas. También estableció una afinidad de las especies con las masas de agua presentes durante la fase cálida del El Niño 1997-1998.

En la costa suroccidental de Baja California Sur, García-Guillén (2016) registró una alta abundancia de paralarvas del Complejo SD durante primavera y otoño a temperaturas de 18.5 y 27.5°C, respectivamente, en arrastres superficiales sin alguna correlación con las variables ambientales, por lo que su presencia y abundancia podrían estar limitadas por otros factores como las temporadas de desove de los adultos.

Ramos *et al.* (2017) detectaron y caracterizaron un área de desove para *Dosidicus gigas* alrededor del Golfo de Ulloa frente a la costa occidental de la Península de Baja California durante invierno, verano y otoño del 2005, con base en la abundancia de sus paralarvas con talla ≤ 2.0 mm LM. Mediante el uso de modelos lineales generalizados (MLG), determinaron que la interacción entre la salinidad y la profundidad de la termoclina, así como el efecto latitudinal y la temperatura, explican la variabilidad en la presencia de paralarvas mientras que la clorofila-*a* y la latitud determinó su abundancia. La simulación sugiere una dispersión hacia el suroeste o la retención de las paralarvas entre los Centros de Actividad Biológica del Pacífico (BACs): Bahía Sebastián Vizcaíno y Golfo de Ulloa.

En el Golfo de California, Gilly *et al.* (2006) registraron 12 paralarvas de *Dosidicus gigas*, algunas \leq 2.0 mm LM, en el centro del Golfo de California a temperaturas entre los 17.2°C y 18.5°C, mientras que Staaf *et al.* (2008) descubrieron la primera masa de huevos de esta misma especie en el medio natural a una profundidad de 16 m asociada a la picnoclina, y describieron su composición, arreglo y morfología de los huevos, describiendo por primera vez la presencia del desove en esa zona. Recientemente Birk *et al.* (2016) registraron seis masas de huevos adicionales dentro del Golfo de California. Estas fueron más pequeñas que la reportada anteriormente (Staaf *et al.*, 2008), pero se localizaron a profundidades similares (9-14 m) o cerca de la termoclina, justo por debajo de la isoterma de los 25°C. Los estadios de desarrollo de los embriones y paralarvas recién eclosionadas fueron diferentes entre las masas.

En esta misma región, De Silva-Dávila (2013) caracterizó las áreas cercanas al desove del Complejo SD durante el periodo 2004-2007 y estableció que este se presenta a lo largo del año en todo el Golfo de California. El intervalo ambiental para

la eclosión fue desde los 19.5°-31.7°C. Posteriormente, De Silva-Dávila *et al.* (2015) mencionan que el Golfo de California es una zona de eclosión y desove para un número importante de especies de pulpo y calamar y que las asociaciones de paralarvas están relacionadas con el flujo estacional de las masas de agua superficiales de la zona.

JUSTIFICACIÓN

En México, la mayor pesquería del recurso calamar (*Dosidicus gigas* y *Doryteuthis opalescens*) se lleva a cabo en la zona noroeste (dentro del Golfo de California y frente a la costa occidental de la Península de Baja California). Para mejorar el manejo de este recurso, es necesario generar información sobre el impacto de la pesquería en sus poblaciones, la biomasa disponible, su biología reproductiva y las áreas en las que realizan los desoves. Respecto a esto último, sólo se tiene información parcial sobre las áreas de desove de *Dosidicus gigas* y no se han establecido áreas de desove para *Doryteuthis opalescens*.

La determinación de las áreas de desove (con base en la abundancia y talla de sus paralarvas) y su caracterización ambiental, permitirá dar más información sobre el ciclo de vida de estas especies, relacionarlas con la abundancia de sus adultos, comparar el hábitat del desove y establecer su relación con procesos oceanográficos locales en estas dos regiones hidrodinámica y ambientalmente diferentes, frente a la Península de Baja California. Con esto, se espera generar información que enriquezca los planes de manejo y aprovechamiento de los recursos involucrados.

HIPÓTESIS

Se espera que el hábitat de desove identificado por la abundancia de paralarvas de *Dorytheuthis opalescens* y del Complejo *Sthenoteuthis-Dosidicus* de tallas cercanas a la eclosión, presente condiciones ambientales similares en términos de temperatura, salinidad, clorofila-*a*, y volumen de zooplancton en ambas costas de la Península de Baja California.

OBJETIVOS

Objetivo general

Detectar y caracterizar áreas de desove de *Doryteuthis opalescens* y el Complejo *Sthenoteuthis-Dosidicus* frente a la Península de Baja California durante el verano de 2014.

Objetivos específicos

- 1. Determinar la abundancia y distribución de tallas de las paralarvas de *Doryteuthis opalescens* y del Complejo *Sthenoteuthis-Dosidicus* en el Golfo de California y la costa occidental de la Península de Baja California durante el verano de 2014.
- 2. Establecer las áreas de eclosión de *Doryteuthis opalescens* y el Complejo SD con base en la abundancia de la talla a la eclosión en ambas áreas.
- Caracterizar ambientalmente las áreas de eclosión de los taxones mencionados con base a los datos obtenidos *in situ* de la columna de agua e imágenes satelitales de temperatura y clorofila-*a*, durante verano de 2014.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está formada por dos grandes regiones: La costa occidental de la Península de Baja California y el Golfo de California localizándose desde los 20° a los 32° N y de los 106° a los 122° W (Fig. 1).



Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo frente a la Península de Baja California, México, en junio y julio (verano) de 2014 en: Golfo de California (GC) y Costa Occidental (CO), respectivamente. Los números indican la nomenclatura de las estaciones.

Costa Occidental (CO)

Los procesos oceanográficos que tienen influencia en las aguas costeras y oceánicas frente a la costa occidental de la Península de Baja California son los asociados principalmente al efecto de la Corriente de California (CC). El sistema de la Corriente de California está constituido en su origen (cerca de los 40° N) por una corriente superficial que fluye hacia el Ecuador en una banda de aproximadamente 1000 km desde la costa y una contracorriente sub-superficial costera (contracorriente de California CCC) que en ciertas épocas del año llega hasta la superficie (Parés-Sierra *et al.*, 1997). La mayor parte de la Corriente de California gira hacia el oeste entre los 20° y 30° de latitud norte, continuando como parte de la Corriente Nor-ecuatorial (Wyrtki, 1965).

De acuerdo con Durazo (2015) las condiciones hidrográficas frente a la Península de Baja California, indican que la región es homogénea durante invierno y primavera con una temperatura y salinidad baja, lo que le da un carácter subártico, mientras que en el verano y el otoño se subdivide en dos regiones: la región al norte de Punta Eugenia (28° N) mantiene características subárticas, mientras que la región del sur recibe un flujo de aguas tropicales y subtropicales. Las diferentes características de las masas de agua que son transportadas por la Corriente de California y la Contra Corriente de California determinan sus propiedades a lo largo de su trayectoria.

La Corriente de California limita por su borde oeste con Agua Superficial Subtropical (ASSt), caracterizada por ser cálida, salada, baja en oxígeno disuelto y nutrientes y forma parte del giro del Pacífico norte. A lo largo de la Corriente de California se da una mezcla horizontal entre las masas de Agua Subártica (ASA) y el Agua Superficial Subtropical lo cual provoca que los valores de temperatura y salinidad varíen a través de la península. Durante verano y otoño en la punta de la Península de Baja California, la Corriente de California disminuye a causa del ASSt, que entra como un flujo ciclónico a nivel costero en la punta de la península (Durazo, 2015), localizándose frente a Baja California Sur entre Cabo San Lucas y Punta Eugenia (Durazo y Baumgartner, 2002). La masa de Agua Superficial Tropical (AST) se encuentra al sur de la punta de la península, procedente del Pacífico tropical mexicano, con valores relativamente altos de temperatura, salinidad y nutrientes, y valores bajos de oxígeno disuelto (Lynn y Simpson, 1987).

La estacionalidad de la CC provoca cambios en posición y grado de influencia de las masas de agua ASA, ASSt y AST en la zona, ya que está controlada por las variaciones estacionales de los vientos. Durante primavera e inicio de verano la baja termal se acentúa y se intensifican los vientos que son paralelos a la costa (Pares-Sierra *et al.*, 1997), lo cual favorece la formación de surgencias más intensas al norte de Punta Eugenia, mientras que al sur de Punta Eugenia también se presentan surgencias costeras, pero con menos intensidad (Durazo, 2015). Los vientos más intensos y persistentes del noroeste intensifican el flujo hacia el ecuador de la CC, lo cual permite al ASA dominar la capa superficial (100 m) hasta la punta de Baja

California (Durazo, 2015). El resto del verano y otoño estos vientos se debilitan, al igual que la intensidad de la CC, con lo cual el AST y el ASSt influyen en la región, y la CCC fluye con mayor intensidad hacia el ecuador.

Golfo de California (GC)

El Golfo de California es un mar angosto y largo (150-200 Km de ancho y cerca de 1400 Km de largo) localizado en la región noroccidental de México. Posee una plataforma continental pequeña en su margen oeste y una mayor en el este, donde se presentan escorrentías de ríos que incorporan agua dulce al sistema, que se incrementa durante la época de lluvias (Moser *et al.*, 1974; Lavín y Marinone, 2003).

Durante el invierno, el Golfo de California presenta un régimen hidrográfico complejo que incluye surgencias en la costa continental provocadas por el viento, generación de remolinos ciclónicos y anticiclónicos que tienen un efecto significativo en la tasa de crecimiento de fitoplancton (Bernal *et al.*, 2001). Presenta una columna de agua bien mezclada rica en nutrientes hasta una profundidad de 100-120 m con una capa hipóxica (<1.05 ml O2 L⁻¹) relativamente profunda (Palomares-García *et al.*, 2013). En invierno se puede registrar las temperaturas superficiales más bajas de hasta 14°C (febrero) (Brinton *et al.*, 1986).

Durante el verano, el Golfo de California muestra un ambiente contrastante al de invierno. La temperatura superficial puede alcanzar hasta 30.5° C (agosto) (Brinton *et al.*, 1986), las surgencias son de menor intensidad y ocurren en la costa peninsular (Bernal *et al.*, 2001). El incremento de la radiación solar y la invasión hacia el norte del AST favorece la estratificación de la columna de agua (Lavín y Marinone, 2003) y genera un ambiente menos productivo debido al consumo de nutrientes por la actividad biológica (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Asimismo, el estrato donde prevalecen condiciones hipóxicas (<1.5 ml O2 L⁻¹) es relativamente más somero (60-100 m) que en el resto del año (Palomares-García *et al.*, 2013). En los meses de junio y noviembre prevalecen condiciones de transición frío-cálida y cálida-fría respectivamente (Hidalgo-González y Álvarez-Borrego, 2004).

Las masas de agua presentes en el golfo son: Agua Subsuperficial Subtropical (AStSs) de los 500 m a los 150 m; Agua Superficial Tropical (AST) de los 150 m hasta

la superficie y el Agua del Golfo de California (AGC) con salinidad de 35 localizada en los primeros 200 m de profundidad. Es posible la entrada de Agua modificada de la Corriente de California (ACC) a través de la boca del golfo (Lavín y Marinone, 2003; Castro *et al.*, 2006). La frontera entre las masas de agua superficiales en el golfo se modifica estacionalmente, registrándose la máxima intrusión de AST hasta la cuenca de Guaymas durante el verano, mientras que durante el invierno alcanza su máxima retracción, registrándose generalmente en la boca del golfo sobre la cuenca de Mazatlán. El Agua del Golfo de California se distribuye de manera complementaria al AST y se forma en la región norte (Lavín y Marinone, 2003).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron 247 muestras de plancton provenientes de dos cruceros oceanográficos realizados a bordo del Buque de Investigación Pesquera y Oceanográfica (BIPO-INAPESCA), propiedad del Instituto Nacional de Pesca, frente a la costa occidental de la Península de Baja California y en el Golfo de California, México (Fig. 1).

Los cruceros se realizaron del 14 de julio al 03 de septiembre de 2014 en la Costa Occidental (BIPO-1407) y del 01 al 18 de junio de ese año en el Golfo de California (BIPO-1406). Se ocuparon 186 y 61 estaciones de muestreo respectivamente.

En cada crucero se realizaron simultáneamente dos tipos de arrastres para la colecta del material biológico: oblicuos y superficiales. Los arrastres oblicuos se realizaron siguiendo los criterios de Smith y Richardson (1979) utilizando una estructura Bongo. En la CO la Bongo tuvo un diámetro de 70 cm en las bocas, mientras que en el GC de 60 cm de diámetro. Ambas estructuras estuvieron provistas con malla cilindro-cónica de 505 µm de luz y copos colectores de la misma malla, equipada con flujómetros mecánicos calibrados para calcular el volumen de agua filtrada. La profundidad máxima de los arrastres fue de 210 metros. Los arrastres superficiales en ambas regiones se realizaron durante 15 minutos a una velocidad constante de 2 nudos, se utilizó una red cónica tipo CalCOFI de 1.0 m de diámetro equipada con un flujómetro calibrado. Las muestras provenientes de los arrastres oblicuos fueron fijadas

en formaldehido al 4% neutralizado con borato de sodio (Kramer *et al.*, 1972) y etiquetadas con los datos del crucero correspondiente. Las muestras superficiales fueron fijadas en alcohol al 96% con un recambio total de fijador 24 hrs después (Avendaño-Ibarra *et al.*, 2009a). Los volúmenes de zooplancton (VZ) se determinaron mediante el método del volumen desplazado (Beers, 1976) y se estandarizaron a mil metros cúbicos de agua filtrada (Kramer *et al.*, 1972).

En cada estación de muestreo se registraron datos de presión (db), temperatura (°C) y conductividad (S/m) con dos CTD dependiendo del crucero: Idronaut y Seabird (SBE 19 Seacat) hasta una profundidad máxima de 500 m. Los valores de salinidad se calcularon a partir de la conductividad, temperatura y presión (Avendaño-Ibarra *et al.*, 2010).

Se utilizaron imágenes de satélite de clorofila-*a* (CI-*a*) y temperatura superficial del mar, que se obtuvieron de Scripps Institution of Oceanography (http:// www.wimsoft.com/satellite.htm). Las imágenes fueron composiciones de cinco días y mensuales, que incorporan datos de los sensores satelitales AquaMODIS, TerraMODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) y VIIRS (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite) tipo HRPT (High Resolution Picture Transmision), con una resolución espacial de 1.1 km, y con un formato HDF (Hieranchical Data Format), para disminuir la falta de información por cobertura de nubes en el área de estudio. Para el procesamiento de las imágenes se empleó el programa WIMSoft (Windows Image Manager). Estas imágenes fueron utilizadas para la detección de procesos de mesoescala así como el calentamiento del área de estudio que pudieran ser importantes en la distribución de las áreas de desove de las especies estudiadas.

La base de datos ambientales se complementó con datos de concentración de Cl-*a* de las imágenes obtenidas y el volumen de zooplancton (VZ) de cada estación como indicadores gruesos de productividad en el área.

En el laboratorio, cada muestra fue revisada en su totalidad y se extrajeron las paralarvas presentes. Las paralarvas fueron identificadas utilizando un microscopio estereoscópico Stemi SV11 marca Zeiss provisto de un micrómetro ocular y cámara digital (5 Mp de resolución) siguiendo los criterios para la identificación de las especies propuestos por Sweeney *et al.* (1992) y De Silva-Dávila (2013). Del total de las

paralarvas separadas, se extrajeron los calamares de importancia comercial *Doryteuthis opalescens* y del Complejo *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Complejo SD) y a cada una se le midió la longitud de manto (LM) (Roper y Voss, 1983). Esta medida es clave para determinar áreas de eclosión de acuerdo con lo descrito para especies de importancia comercial (Sweeney *et al.*, 1992; Vecchione, 1999; Goto, 2002; Shimura *et al.*, 2005; Perreti *et al.*, 2016).

Las paralarvas identificadas fueron depositadas en la Colección de Cefalópodos de México (COCEM) en el Departamento de Plancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional en la Paz, Baja California Sur, México.

La abundancia de las paralarvas por taxón fue estandarizada a 1000 m³ de agua filtrada (PL/1000 m³) (Fleminger, 1964). Los datos resultantes fueron utilizados para desarrollar el resto de los análisis y construir sus mapas de distribución.

Variables ambientales

Se elaboraron mapas de distribución de las variables ambientales y biológicas registradas (temperatura y salinidad *in situ*, CI-*a* y VZ) con el método de interpolación de Kriging en el programa Surfer 11 de Golden Software Inc. Con los datos de CTD se elaboraron perfiles verticales de temperatura y salinidad hasta los 200 m o hasta donde la profundidad lo permitió, para caracterizar las propiedades termo-halinas de la columna de agua. Para determinar las masas de agua presentes durante los cruceros realizados se elaboraron diagramas T-S con los datos obtenidos del CTD hasta una profundidad de 200 m usando el programa Grapher 10 de Golden Software Inc., siguiendo los criterios de temperatura y salinidad de Durazo (2015) para la CO y de Torres-Orozco (1993) para el GC.

Análisis estadísticos

Se determinó la existencia de diferencias significativas en la abundancia de paralarvas entre regiones y tipo de arrastre con la prueba no paramétrica de U Mann-Whitney (α =0.05) en el programa R.

Se determinó la abundancia de paralarvas por intervalos de talla de 1 mm y se elaboraron mapas de distribución de tallas. La talla a la eclosión de las paralarvas de *D. opalescens* es de 2.3–3.2 mm LM, mientras que para el Complejo SD es de 0.9-1.3 mm LM (Yatsu *et al.*, 1999; Roper *et al.*, 2010; Zeidberg *et al.*, 2012), por lo que se utilizaron la tallas \leq 4.0 mm LM y \leq 2.0 mm LM respectivamente, para inferir las áreas de desove-eclosión de las especies. Este análisis se realizó tanto para las colectas superficiales como para las oblicuas.

Para establecer la relación de las tallas del Complejo SD con las variables ambientales se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). Se utilizó el software CANOCO 4.5, aplicando una prueba de Montecarlo a 999 permutaciones. Se construyeron dos matrices de datos con información de ambas regiones de estudio. La primera con datos de la abundancia de paralarvas por grupo de talla, y la segunda compuesta por datos de las variables ambientales registradas (temperatura, salinidad, Cl-*a*, y VZ). Para *D. opalescens* no se aplicó el ACC debido a la baja cantidad de paralarvas capturadas.

Detección y caracterización de áreas de desove-eclosión

Para detectar áreas de desove-eclosión se utilizaron los datos de abundancia de paralarvas a tallas cercanas a la eclosión (2.3-3.2 mm LM en *D. opalescens* y 0.9-1.3 mm LM en el Complejo SD). Estas tallas representan un indicador preciso de un evento de eclosión reciente (Yatsu *et al.*, 1999; Jereb y Roper, 2010; Zeidberg *et al.*, 2012).

Para la caracterización ambiental se utilizó el análisis denominado curvas de cocientes, utilizado de manera eficiente en la detección y caracterización del hábitat del desove de peces pelágicos menores y recursos demersales (Checkley, 2005; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2009b) y en paralarvas de cefalópodos (De Silva-Dávila, 2013), utilizando la temperatura, salinidad, concentración de clorofila-*a* y volúmenes de zooplancton obtenidas para cada estación de muestreo positiva en paralarvas <2.0 mm LM. Las curvas se calcularon por regiones y por tipo de arrastre a fin de establecer posibles diferencias entre estos.

Este análisis implica la obtención de un intervalo estadístico para cada variable ambiental tomando en cuenta el total de su variación a lo largo del estudio y/o del área. Posteriormente, el número de estaciones de muestreo con paralarvas de talla cercana a la eclosión, se asignó al intervalo correspondiente de la variable analizada y se calculó su frecuencia relativa de ocurrencia en cada intervalo respecto del total de estaciones. El mismo procedimiento se aplicó a las abundancias de paralarvas. Estas se asignaron a cada intervalo de la variable y se calculó su abundancia relativa respecto del total de paralarvas registradas. Con los datos anteriores, se obtuvieron los cocientes entre la abundancia relativa de las paralarvas y la frecuencia relativa de ocurrencia de paralarvas en las estaciones en cada intervalo:

Cociente = AbPL/FrecRel

donde:

AbPL= abundancia relativa de paralarvas en cada intervalo. FrecRel= frecuencia relativa o porcentaje de ocurrencia de las estaciones con paralarvas en cada intervalo.

Las curvas obtenidas representan la abundancia relativa de las paralarvas a lo largo de todo el espectro de la variable, los cocientes >1 indican una selección significativa de ese intervalo de la variable por la especie, mientras que los <1 indicarán una no selección de esos intervalos (Checkley, 2005).

Una vez obtenidas las curvas de cocientes se extrajeron los valores de temperatura y salinidad de las estaciones que conformaron los intervalos con cocientes >1 para cada una de las especies y se graficaron sobre el diagrama T-S de masas de agua de la Costa Occidental (Durazo, 2015) y Golfo de California (Torres-Orozco, 1993) para determinar gráficamente la masa de agua que cada especie ocupó a lo largo del período de estudio. Se graficaron las abundancias de las paralarvas \leq 4.0 mm LM para *D. opalescens* y \leq 2.0 mm LM para el Complejo SD correspondientes a los intervalos con cocientes >1 de las variables físicas, y su abundancia relativa por región para detectar el área cercana a la eclosión.

RESULTADOS

Variables Ambientales

Temperatura superficial

Durante el verano 2014 la temperatura superficial del mar, registrada a lo largo de la CO tuvo un gradiente latitudinal con un frente térmico marcado localizado frente a Punta Eugenia. Este frente separó el área en dos regiones, una al norte con temperaturas bajas, con un promedio de 21.1°C y un mínimo de 17.9°C localizado al noroeste de Ensenada, y otra al sur con temperaturas promedio de 27.8°C con un máximo de 29.9°C frente a Bahía Magdalena (Fig. 2).



Figura 2. Distribución de la temperatura superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

Las imágenes de satélite de temperatura superficial para la CO muestran un calentamiento progresivo durante los meses de muestreo (julio, agosto y septiembre). El seguimiento de la isoterma de los 24°C muestra su presencia frente a Punta

Abreojos en julio, y su avance hacia el norte hasta Punta Baja en septiembre (Fig. 3ac).



Figura 3. Imágenes compuestas del promedio mensual de temperatura superficial del mar (°C) para la Costa Occidental durante el verano de 2014. a) julio, b) agosto, c) septiembre. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Punta Baja, 3) Bahía Vizcaíno, 4) Punta Abreojos, 5) Golfo de Ulloa, 6) Bahía Magdalena.

En el GC también se observó un gradiente en la temperatura superficial del mar, pero longitudinal (costa-océano) con las mayores temperaturas presentes frente a la costa continental de Sonora y Sinaloa. La temperatura promedio fue de 27.8°C con un mínimo de 21.2°C y un máximo de 30.8°C. Se registró también una zona relativamente fría cerca de las grandes islas (Tiburón y Ángel de la Guarda) en la parte norte, mientras que al sur sureste de la punta de la península (Cabo San Lucas) se registró el ingreso de agua relativamente fría (25°C) con respecto a la registrada en la costa continental del golfo (30.8°C) (Fig. 2).

En el GC la información satelital mostró un calentamiento rápido y evidente durante un solo mes (junio), iniciando desde el sur en forma latitudinal y progresando rápidamente hacia el interior del golfo y desde la costa continental hacia la peninsular
(Fig. 4a-d). Tres remolinos de mesoescala fueron evidentes a partir del día 10 de muestreo y hasta el final del período al sur de las grandes islas, frente a Isla del Carmen y Bahía de La Paz (Fig. 4c-d). El agua relativamente fría que se observa al sur de la punta de la península no parece ingresar al golfo debido a la presencia de agua cálida, con lo cual se forma un frente muy agudo en esa zona (Fig. 4d).



Figura 4. Imágenes compuestas de promedios de 5 días de temperatura superficial del mar (°C) para el Golfo de California durante junio de 2014. a) 5 días, b) 10 días, c) 15 días y d) 20 días. Toponimia del área de estudio. 1) Isla del Carmen, 2) Bahía de la Paz.

Salinidad superficial

Respecto a la salinidad, frente a la CO se registró un promedio de 34.1 con un intervalo de 33.4-34.9, identificándose cuatro masas de agua superficiales: ASA presente en la zona norte desde Punta El Descanso hasta Punta Baja; ATr, tanto en la parte norte de Punta Eugenia como al sur cerca de la costa, desde Punta Abreojos hasta Cabo San Lucas; AST en la zona oceánica entre Punta Eugenia y Bahía Magdalena, y una intrusión de ASSt entre el AST y el ATr en la zona sur (Fig. 5).

En el GC la salinidad promedio fue de 35.0 con un intervalo de 34.2–35.6. Se identificaron dos masas de agua superficiales separadas por la isohalina de los 34.9. La masa de AGC, con salinidades >34.9 se distribuyó desde el sur de Isla Tiburón hasta la zona norte de Bahía Agiabampo en la costa continental y hasta San José del Cabo frente a la costa peninsular. La masa de AST con salinidades <34.9 limitó al norte con el AGC y se distribuyó hasta el sur del área de estudio en ambas costas (Fig. 5).



Figura 5. Distribución de la salinidad superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, AGC: Agua del Golfo de California. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

Los diagramas T-S muestran las masas de agua registradas en el área de estudio en los primeros 200 m de la columna de agua, en correspondencia con la distribución de la salinidad y la temperatura superficiales tanto para la CO (Fig. 6a) como para el GC (Fig. 6b).



Figura 6. Diagrama T-S de la columna de agua (0-200 m de profundidad) para la Costa Occidental (a) y Golfo de California (b) durante el verano 2014. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, ASSE: Agua Subsuperficial Ecuatorial, AGC: Agua del Golfo de California, ACC: Agua de la Corriente de California, AStSs: Agua Subtropical Subsuperficial.

Clorofila-a

La concentración promedio de Clorofila-*a* (Cl-*a*) en la CO fue de 0.15 mg/m³, con los valores más altos (1.7 mg/m³) registrados en la zona costera entre Punta El Descanso y Ensenada, sobre la isobata de los 200 m. En el sur podemos observar un ambiente poco productivo y relativamente homogéneo tanto en la zona oceánica como costera (0.15 mg/m³) (Fig. 7).

Las imágenes satelitales de clorofila-*a* (Cl-*a*), mostraron un remolino ciclónico en Bahía Vizcaíno con un centro de baja concentración de Cl-*a*, lo cual coincide con la presencia de agua <23°C (Fig. 8 a-c), así como elevadas concentraciones a lo largo de toda la costa desde El Descanso hasta Bahía Magdalena en la región costera, que disminuyen de julio a agosto, pero que se incrementan nuevamente en septiembre, particularmente en el Golfo de Ulloa.



Figura 7. Distribución de la concentración de clorofila *a* (Cl-*a*) superficial en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

La mayor parte del GC registró una concentración de CI-*a* baja con un promedio de 0.29 mg/m³. Sin embargo, las mayores concentraciones se presentaron principalmente en la zona del archipiélago al sur de las grandes islas y en la región costera continental (1.2 mg/m³) frente a Sinaloa sobre la isobata de los 200 m (Fig. 7).

Las imágenes de CI-*a* del GC muestran la tendencia antes descrita y la intrusión de aguas oligotróficas. Los tres remolinos que fueron detectados con las imágenes de temperatura pueden seguirse en su formación a lo largo de todo el mes de junio (Fig. 9a-d). De estos tres remolinos, el más sureño (frente a la Bahía de La Paz) no se observa la circunferencia del perímetro comparado con los dos remolinos registrados al norte de este (Fig. 9a-d).



Figura 8.Imágenes compuestas del promedio mensual de concentración de clorofila-*a* (mg/m³) para la Costa Occidental durante el verano de 2014. a) julio, b) agosto, c) septiembre. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Punta Baja, 3) Bahía Vizcaíno, 4) Punta Abreojos, 5) Golfo de Ulloa, 6) Bahía Magdalena.



Figura 9. Imágenes compuestas de promedios de 5 días de concentración de clorofila-*a* (mg/m³) para el Golfo de California durante junio de 2014. a) 5 días, b) 10 días, c) 15 días y d) 20 días. Toponimia del área de estudio. 1) Isla del Carmen, 2) Bahía de la Paz.

Volumen de zooplancton

El volumen de zooplancton (VZ) en la CO presentó un promedio de 255 ml/1000 m³, con valores máximos registrados de 4332 ml/1000 m³. Las mayores concentraciones (>256 ml/1000 m³) estuvieron asociadas a la costa continental y se detectaron dos áreas núcleo, una al norte frente a Punta El Descanso y otra alrededor de Punta Eugenia y hasta la zona costera norte del Golfo de Ulloa (Fig. 10).

En el GC se presentaron valores promedio de 324 ml/1000 m³. El valor más alto (1095 ml/1000 m³) se registró en una estación al centro del golfo frente a Isla Cerralvo. Los VZ más bajos se registraron en puntos aislados de la costa continental y en la boca del golfo (Fig. 10).



Figura 10. Distribución de los volúmenes de zooplancton en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) durante el verano de 2014. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

Abundancia

Las paralarvas de *D. opalescens* de la familia Loliginidae se registraron únicamente en la CO con un total de 199 PL/1000 m³, lo cual constituye un 11% de la abundancia total de paralarvas colectadas en esta área. Las paralarvas de *Sthenoteuthis oualaniensis*, claramente identificadas por la presencia de fotóforos oculares e intestinales y de *Dosidicus gigas* que no los presentan, aportaron menos del 1% del total de la comunidad (60 PL/1000 m³), mientras que, el Complejo SD aportó un 12.7% (230 PL/1000 m³) en la CO y un 23% (740 PL/1000 m³) en el GC, al total de la abundancia de paralarvas de cefalópodos en cada región (Tabla I).

		CO			GC	
Taxón	Sup.	Obl.	Total	Sup.	Obl.	Total
Doryteuthis opalescens	18	181	199			
Complejo SD	170	60	230	390	350	740
Dosidicus gigas				7	3	10
Sthenoteuthis oualaniensis	3	12	15	17	18	35
Otras paralarvas	132	1221	1353	599	1836	2435
Total	323	1474	1797	1013	2207	3220
Doryteuthis opalescens Complejo SD Dosidicus gigas Sthenoteuthis oualaniensis Otras paralarvas Total	18 170 3 132 323	181 60 12 1221 1474	199 230 15 1353 1797	 390 7 17 599 1013	 350 3 18 1836 2207	74 74 10 35 243 322

Tabla I. Abundancia total estandarizada (PL/1000 m³) de *Doryteuthis opalescens*, Complejo SD, *Dosidicus gigas* y *Sthenoteuthis oualaniensis* en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) por tipo de arrastre. Sup: Superficial, Obl: Oblicuo.

El análisis estadístico no paramétrico de U de Mann-Whitney, aplicado a la abundancia de paralarvas del CSD, mostró la existencia de diferencias significativas entre regiones y tipos de arrastres realizados. La abundancia total de PL del CSD fue significativamente mayor en el GC (p=0.03) pero no hubo diferencias entre tipos de arrastre en esta región; mientras que en la CO se colectaron significativamente más PL en arrastres superficiales (p=0.01). La abundancia del CSD en los arrastres superficiales entre regiones mostró una diferencia significativa (p=0.0001), encontrando valores significativamente más altos en el GC (Tabla I). Para *D. opalescens* no se aplicaron pruebas significativas debido a la baja cantidad de datos. Sin embargo, se registró la mayor abundancia en los arrastres oblicuos (Tabla I).

Los resultados anteriores permiten establecer que los arrastres oblicuos fueron mejores indicadores de áreas de desove para *D. opalescens* y los superficiales para el CSD en el área de estudio, por lo que a partir de este momento solo se presentarán los resultados obtenidos con estos tipos de arrastre para los taxones mencionados. La información referente a los arrastres oblicuos para CSD se encuentra en el anexo I.

En comparación con el CSD, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas* en ambas regiones registraron abundancia baja y en pocas estaciones positivas (5) por lo que no se les aplicaron estadísticos para establecer diferencias significativas.

Distribución de tallas

Doryteuthis opalescens

Las paralarvas de *D. opalescens* presentaron un intervalo de longitud de manto (LM) de 2.1 - 4.4 mm LM y un promedio de 2.8 mm LM. La moda se encontró en el intervalo de talla de 2.1 - 3.0 mm LM (Fig. 11). Del total de las paralarvas de esta especie, el 82% presentaron tallas a la eclosión (2.3 - 3.2 mm LM). Cabe mencionar que la distribución de tallas y abundancia colectada con la red superficial mostró el mismo patrón mencionado y se registró una PL con talla máxima de 5.7 mm LM.



Figura 11. Estructura de tallas de paralarvas de *D. opalescens* en la Costa Occidental.

Las abundancias de las paralarvas de importancia comercial analizadas en este estudio se clasificaron en cuatro intervalos: abundancia muy baja $(0.1 - 4 \text{ PL}/1000 \text{ m}^3)$, baja $(4.1 - 16 \text{ PL}/1000 \text{ m}^3)$, media $(16.1 - 64 \text{ PL}/1000 \text{ m}^3)$ y alta $(64.1 - 256 \text{ PL}/1000 \text{ m}^3)$.

Las paralarvas recién eclosionadas de *D. opalescens* (2.1-4.0 mm LM) se colectaron en la CO desde Punta El Descanso, al norte de Ensenada, Baja California, hasta Bahía Magdalena en cinco estaciones costeras (a profundidades menores a 200 m), en correspondencia con la afinidad biogeográfica y el hábitat nerítico de la especie, con valores de abundancia media (16.1 – 64 PL/1000 m³) y alta (64.1 – 256 PL/1000 m³) (Figura 12c). Las PL colectadas en superficie se presentaron en solo dos

estaciones. La mayor abundancia (4.1 – 16 PL/1000 m³) frente a Ensenada donde se registró la talla máxima.

Los perfiles verticales de las primeras tres estaciones de los transectos norteños (96.7 y 103.3) en donde se registró *D. opalescens*, muestran una elevación de agua profunda fría, causando surgencia costera (Fig. 12a-c). En los transectos sureños, particularmente al norte de Bahía Magdalena, los perfiles muestran un hundimiento de las isotermas hacia la estación más costera (Fig. 12a-c).

Las paralarvas se encontraron asociadas principalmente al Agua Transicional (ATr), así como al Agua Subártica (ASA) y Agua Subtropical Subsuperficial (AStSs).



Figura 12. Perfiles verticales de a) temperatura y b) salinidad de las estaciones costeras de los transectos 96.7 a 140, frente a la Costa Occidental, durante verano de 2014. O: Océano, CP: Costa Peninsular, T: Transecto, **=**: sin datos, **i**: trayectoria del lance en cada estación, **—**: isohalina de los 34, ---: lsobata de los 200 m. C) Distribución de la abundancia de *Doryteuthis opalescens*. • 16.1 a 64 PL/1000 m³, • 64.1-256 PL/1000 m³.

Complejo SD

Las paralarvas del Complejo SD (CSD) presentaron un intervalo de longitud de manto (LM) de 0.8 - 2.9 mm LM y promedio de 1.5 mm LM en la CO y de 0.8 - 3.5 mm LM con un promedio de 1.7 para el GC. La moda se encontró en el intervalo de talla de 1.1 - 2.0 mm LM (Fig. 13) en ambas regiones. Del total de las paralarvas de este complejo de especies, el 64% en la CO y el 75% en el GC presentaron tallas a la eclosión (0.9 - 1.3 mm LM).



Figura 13. Estructura de tallas de paralarvas del Complejo SD. CO: Costa Occidental, GC: Golfo de California.

Las paralarvas (PL) recién eclosionadas del CSD (correspondientes a los dos primeros intervalos de talla) no registraron diferencias significativas en su distribución geográfica, registrándose a todo lo largo del área de estudio, desde el sur de Punta Eugenia hasta Cabo San Lucas en la CO y a lo largo de todo el GC. Sin embargo, las mayores abundancias se registraron en la porción sur de ambas regiones (16.4 – 64 PL/1000 m³), localizándose el núcleo de mayor abundancia frente a Bahía Agiabampo, dentro del GC (64.1 – 256 PL/1000 m³) (Fig. 14a).

En la CO las PL ≤2.0 mm LM del CSD se presentaron en 11 estaciones oceánicas, asociadas a temperaturas que oscilaron entre los 25°C y 29.9°C; inmersas en Agua Transicional a excepción de una estación que estuvo en Agua Superficial Tropical (Fig. 14a, b). En el GC este complejo se presentó en 16 estaciones a

temperaturas de 24.6° a 29.6°C (Fig. 14a) y estuvieron asociadas principalmente a la frontera entre el Agua Superficial Tropical y Agua del Golfo de California separadas por la isohalina de los 34.9 (Fig. 14b).



Figura 14. Distribución y abundancia de paralarvas ≤ 2.0 mm LM del CSD en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) en relación con: a) temperatura superficial, b) salinidad, c) concentración de Clorofila-*a* (Cl-*a*), d) volumen de zooplancton (VZ). ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, AGC: Agua del Golfo de California ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

En la CO las PL del CSD se presentaron en concentraciones de clorofila-*a* (Cl*a*) bajas ($\leq 0.2 \text{ mg/m}^3$) y en volúmenes de zooplancton de bajos a medios (16 - 256 ml/1000 m³) (Fig. 14c, d). En contraste, en el GC, las paralarvas estuvieron en estaciones con concentraciones mayores tanto de Cl-*a* (hasta 0.6 mg/m³) como de volúmenes de zooplancton que fueron de medios a altos (64 - 1000 ml/1000 m³ (Fig. 14c, d).

Cabe mencionar que la distribución y abundancia de las PL ≤2.0 mm LM en los arrastres oblicuos presentaron el mismo patrón que los arrastres superficiales, con excepción de tres estaciones de la CO asociadas a temperaturas que oscilaron entre los 19°C y 22°C; inmersas dos en Agua Transicional y una en Agua Subártica (Anexo I, Fig. 2 y 3).

Dosidicus gigas y Sthenoteuthis oualaniensis

Además de las paralarvas cercanas a la eclosión del CSD se registraron también algunas paralarvas que, por su talla y morfología, si pudieron ser identificadas como *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas*. Las paralarvas de *D. gigas* (n=7) sólo se registraron en el GC y presentaron tallas entre 4.3 y 5.6 mm LM, con promedio de 5.0 mm LM. Las tallas de las tres paralarvas de *S. oualaniensis* capturadas en la CO variaron de 5.1 – 6.0 mm de LM. En el caso del GC se colectaron 17 individuos con tallas entre 3.3 - 10 mm LM, con promedio de 6.0 mm LM (Fig. 15).

Las paralarvas de *D. gigas* y *S. oualaniensis* presentaron abundancias menores a 16 PL/1000 m³ tanto en la CO como el GC. En la CO *S. oualaniensis* sólo se registró en una estación de muestreo oceánica al sur de la península dentro del Agua Transicional (ATr) a una temperatura de 29.7°C (Fig. 16a, b). Ambas especies se distribuyeron en la parte central del GC, asociadas a temperaturas de 26.2° a 29.5°C, localizándose dentro de la masa de Agua del Golfo de California (AGC) y Agua Superficial Tropical (AST) (Fig. 16a, b).



Figura 15. Estructura de tallas de paralarvas de *D. gigas.* y *S. oualaniensis* CO: Costa Occidental, GC: Golfo de California.

En la CO *S. oualaniensis* se registró en concentraciones de clorofila-*a* (Cl-*a*) bajas ($\leq 0.2 \text{ mg/m}^3$) y en volúmenes de zooplancton bajos a medios (16 - 256 ml/1000 m³) (Fig. 14c, d). En contraste, en el GC, ambas especies estuvieron en estaciones con concentraciones mayores tanto de Cl-*a* (hasta 0.6 mg/m³) como de volúmenes de zooplancton que fueron de medios a altos (64 - 1000 ml/1000 m³ (Fig. 16c, d).



Figura 16. Distribución y abundancia de paralarvas de *D. gigas* y *S. oualaniensis* en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) y su relación con: a) temperatura superficial, b) salinidad, c) concentración de Clorofila-*a* (Cl-*a*), d: volumen de zooplancton (VZ). ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, AGC: Agua del Golfo de California. ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

Relación de la abundancia y el ambiente

Análisis de correspondencia canónica (ACC) por tallas del Complejo SD

El ACC explicó el 91.6% de la varianza acumulada en la relación especiesambiente en los dos primeros ejes (Tabla II), con una correlación significativa en el eje 1: F= 2.040, p= 0.4470 y de F=0.893, p=0.4450 en el resto de los ejes.

La variable ambiental mejor correlacionada significativamente con el eje 1 fue la temperatura (-0.7318), mientras que en el eje 2 fue el volumen de zooplancton (0.9236) (Tabla II).

Tabla II. Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica aplicado a los datos ambientales y de abundancia por tallas del Complejo SD. Correlaciones de las variables ambientales utilizadas. TS: temperatura superficial, SS: salinidad superficial, CI-*a*: Clorofila-*a* y VZ: volumen de zooplancton.

temperatura supernolai, 00. saliniua	au supernoial, Ci	- <i>a.</i> Cioronia-a y		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Eigenvalores	0.180	0.096	0.020	0.005
Correlación especie-ambiente	0.525	0.475	0.197	0.135
Varianza acumulada (%)				
Abundancia de especies	6.2	9.5	10.2	10.3
Relación especies-ambiente	59.8	91.6	98.3	100.0

		Correlaciones			
Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	
VZ	0.1956	0.9236	0.1809	-0.2758	
TS	-0.7318	-0.1867	0.1065	-0.6468	
SS	0.4110	-0.2663	-0.2600	-0.8322	
Cl-a	0.1191	0.6173	-0.5908	-0.5056	

El triplot resultante mostró que los grupos SD-1 y SD-2, formados por paralarvas pequeñas de 0.8 - 1.0 mm LM y 1.1 - 2.0 mm LM, respectivamente (tallas indicadoras de desove reciente) se encontraron en un ambiente menos productivo asociado a temperaturas elevadas (30°C) (Fig. 17).

El grupo SD-3 y SD-4, conformado por paralarvas de 2.1 - 3.0 mm LM y 3.1 - 4.0 mm LM respectivamente, se caracterizaron por estar presentes en agua más salada (≥34.9), pero con temperatura relativamente menor (28°C), asociadas a altas concentraciones de CI-*a* y VZ altos que indican un ambiente más productivo. Estas tallas se distribuyeron en su mayoría en la porción central del Golfo de California (Fig. 17).



-1.0

1.0

Figura 17. Triplot tallas-estaciones-ambiente. Variables ambientales: TS: temperatura superficial, SS: salinidad superficial, Cl-*a*: clorofila-*a* y VZ: volumen de zooplancton. Estaciones clasificadas por región: ■: Costa Occidental, ●: Golfo de California, ♦: Grupo de talla SD, 1: región1, 2: región 2, 3: región 3, 4: región 4.

Detección y caracterización de áreas de desove-eclosión

Para la detección y caracterización de las áreas de eclosión se utilizaron los datos de estaciones con presencia de paralarvas de tallas cercanas a la eclosión (2.3-3.2 mm LM para *D. opalescens* y 0.9-1.3 mm LM para el Complejo SD) y las curvas de cocientes definidas utilizando la abundancia de esas paralarvas.

Doryteuthis opalescens

Debido a la baja cantidad de datos, no fue posible realizar el análisis de curvas de cocientes para la caracterización ambiental del área de desove de *D. opalescens*.

No obstante, al ubicar los valores de temperatura y salinidad superficial de las estaciones con presencia de sus paralarvas sobre el diagrama T-S de masas de agua de la Costa Occidental (Durazo, 2015), se observa que se relacionan principalmente con Agua Transicional (ATr), así como también con Agua Subártica (ASA) y Agua Superficial Subtropical (ASSt) (Fig. 18). Por otra parte, la distribución de tallas a la eclosión (2.3-3.2 mm de longitud de manto, LM) permitió establecer el área cercana a la eclosión de esta especie. Esta cubrió un área importante de la CO y se localizó en estaciones costeras desde Ensenada hasta el Golfo de Ulloa, en correspondencia con la afinidad biogeográfica y el hábitat nerítico de la especie a temperaturas entre los 21-29.5°C.



Figura 18. Diagramas T-S de *D. opalescens* en la Costa Occidental (Durazo, 2015) con • estaciones positivas. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, ASSE: Agua Subsuperficial Ecuatorial.

Complejo SD

Las curvas de cocientes calculadas por regiones y tipo de arrastre mostraron el mismo patrón para las cuatro variables probadas, por lo que los datos de los arrastres superficiales de las dos regiones se agruparon y se presentan en un solo gráfico por variable.

El Complejo SD se presentó en un intervalo de temperatura amplio $(24.6 - 30^{\circ}C)$ tanto en la CO como en el GC. Sin embargo, ocuparon de manera significativa el intervalo de 28°C - 30°C en ambas regiones (Fig. 19a). En cuanto a la salinidad, el CSD se registró en dos intervalos: de los 34 - 34.2 y de los 35 - 35.4, en ambas regiones (Fig. 19b). Las PL de este complejo ocuparon significativamente estaciones con valores de Cl-*a* de 0.2 para la CO y de 0.6 mg/m³ en el GC, mientras que en ambas regiones las PL estuvieron en estaciones con volúmenes de zooplancton de 200 a 300 ml/1000 m³ (Fig. 19c, d).



Figura 19. Curvas de cocientes de las variables analizadas para el Complejo SD. a) temperatura (°C), b) salinidad, c) concentración de clorofila-*a* (mg/m³) y d) volumen de zooplancton (ml/1000 m³). La línea roja punteada representa cocientes \geq 1, que indican una selección significativa. Las barras indican la abundancia relativa de PL. Las líneas con punto indican los cocientes.

La ubicación de los valores de temperatura y salinidad superficial de cada una de las estaciones de muestreo con PL a la talla de eclosión del CSD sobre el diagrama

T-S de masas de agua de la CO y el GC (Durazo, 2015 y Torres-Orozco, 1993), permitió determinar de forma gráfica las masas de agua que ocuparon en ambas regiones. En la CO, el CSD se encontró dentro de las mayores temperaturas, en Agua Transicional (Fig. 20a), mientras que en el GC también se registraron con las temperaturas más elevadas en la frontera entre la masa de Agua Superficial Tropical y Agua del Golfo de California (Fig. 20b). Cabe resaltar que, a pesar de ser diferentes criterios de clasificación de masas de agua para cada región, este complejo de especies presentó una selección positiva a un mismo ambiente cálido (28 - 30°C) y salado de 35 - 35.4.



Figura 20. Diagramas T-S de: a) Costa Occidental (Durazo, 2015), b) Golfo de California (Torres-Orozco, 1993). Cocientes significativos de: \bigcirc : Temperatura (T°), +: Salinidad (Sal), •: estaciones positivas. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, ASSE: Agua Subsuperficial Ecuatorial, AGC: Agua del Golfo de California, AStSs: Agua Subtropical Subtropical Subsuperficial, ACC: Agua de la Corriente de California.

De acuerdo con los resultados de las curvas de cocientes el área núcleo de eclosión del Complejo SD se localiza al sur de ambas regiones, desde Isla Cerralvo hasta la punta de la Península de Baja California en el GC, y desde la zona oceánica frente a Bahía Magdalena hacia el sur en la CO (Fig. 21).



Figura 21. Distribución espacial de la abundancia de paralarvas del CSD en las estaciones con los cocientes ≥1 de: ○: Temperatura (T°), +: Salinidad (Sal) en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC). ---: Isobata de los 200 m. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.

La tabla III resume los resultados de la caracterización ambiental de las áreas de desove para cada una de las especies analizadas en este estudio.

Tabla III. Caracterización de las áreas de eclosión de *D. opalescens* y del Complejo SD en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) en el noroeste de México durante verano de 2014, obtenidos a partir de la abundancia de las tallas cercanas a la eclosión de ambos taxa. AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AGC: Agua del Golfo de California.

	Doryteuthis opalescens	Complejo SD	
Arrastre	Oblicuo CO	Superficial CO	Superficial GC
Profundidad de colecta	55 – 111 m	1 m	
Ab. total	181 PL/1000 m ³	170 PL/1000 m ³	390 PL/1000 m ³
Ab. (talla de eclosión)	149 PL/1000 m ³	108 PL/1000 m ³	292 PL/1000 m ³
Temperatura (°C)	21° - 29.5°C	28° -	30°C
Salinidad	33.8 - 34.8	34 – 34.2	y 35 - 35.4
CI- <i>a</i> (mg/m ³)	0.6 (mg/m³)	0.2 - 0.6 (mg/m ³)	
VZ (ml/1000 m ³)	200 - 5400 (ml/1000 m ³)	200 – 300 (ml/1000 m ³)	
Masas de agua	ASA – Atr - ASSt	AST – A	tr - AGC
Hábitat	Costero	Nerito-o	ceánico
Distribución Latitudinal	Costa Ensenada – Golfo de Ulloa CO (32° - 24° N)	Golfo de Ulloa – 1 (26° -	frente a Mazatlán 22° N)
Distancia a la costa	10-32 Km	66 – 1	25 Km

DISCUSIÓN

Doryteuthis opalescens

La distribución de adultos de *Doryteuthis opalescens* está relacionada con un ambiente templado y no se han registrado dentro del Golfo de California (Jereb *et al.*, 2010; Granados-Amores, 2013). Sus principales áreas de desove se localizan al centro de su distribución geográfica, en Bahía de Monterey y la zona de las Islas del Canal frente a California E.U.A (Hixon, 1983; Zeidberg *et al.*, 2004, 2012). Los resultados de este estudio evidencian que, al sur de esta región, frente a la costa occidental de la Península de Baja California, México, también ocurren condiciones favorables para el desove.

Las paralarvas recién eclosionadas de *D. opalescens* se distribuyeron a lo largo de la costa occidental de la Península de Baja California, con mayor abundancia frente a Ensenada, en áreas con temperaturas entre 10° y 18°C, salinidades menores a 34 y la presencia de surgencias. Las paralarvas de esta especie se ubicaron entre los 10 y 32 km de distancia a la costa y entre 55 m y 111 m de profundidad, en estaciones de muestreo con sedimentos arenosos y limo-arenosos (Pedrín-Avilés y Padilla-Arredondo, 1999; Zeidberg *et al.*, 2012). Estas condiciones son ideales para la liberación de huevos por parte de la especie y la consiguiente ocurrencia de paralarvas y coincide con las registradas en las costas de California E.U.A. donde el desove ocurre entre 10° y 14.4°C, durante la temporada de surgencias en aguas entre los 50 y 70 m de profundidad (Hixon, 1983; Zeidberg *et al.*, 2012); estos autores consideran que la temperatura y el tipo de sustrato son factores clave para el desove.

Frente a las costas de California se han reportado las mayores abundancias de paralarvas de *D. opalescens* (5, 691 PL/ 1000m³; 45 estaciones), principalmente durante invierno y primavera cuando se presenta el pico máximo de desove (Okutani y McGowan, 1969; Fiels, 1965, Van Noord y Dorval, 2017). La abundancia registrada frente a la costa occidental fue mucho menor (181 PL/1000m³; 5 estaciones). Esto podría relacionarse con las condiciones de la columna de agua registradas durante el verano cuando se presentó agua transicional (ATr). La estacionalidad en el flujo de las masas de agua modifica no solo los niveles de productividad y el volumen de

zooplancton, sino que también la abundancia y la composición de especies particularmente de cefalópodos (Granados-Amores, 2008).

Granados-Amores *et al.* (2010) registraron durante El Niño Oscilación del Sur (ENOS) 1997-2001 un cambio en la composición de especies de afinidad tropical a templada asociado al desplazamiento al sur del Agua Subártica. Por otra parte, en la fase cálida, (1997-1998), la captura de adultos en el norte de la Península de Baja California disminuyó significativamente, al igual que la presencia de paralarvas (Zeigberg y Hamner, 2002; Van Noord y Dorval, 2017). Estos resultados indican que la especie está mejor adaptada a las temperaturas bajas.

Al sur de la costa occidental de la península, en el Golfo de Ulloa, también se encontraron paralarvas de D. opalescens. En superficie, la temperatura alcanzó los 29°C. Sin embargo, entre los 17 m y los 30 m de profundidad, la temperatura en la columna de agua disminuye hasta los 23°C y 26°C (dependiendo de la estación de muestreo) que está en el límite de la temperatura a la que se registran PL en los cruceros CalCOFI del verano de 1955 y 1956 (Okutani y McGowan, 1969). A la profundidad máxima del arrastre oblicuo, la temperatura disminuyó hasta 15.4°C y 22°C cuando el desove puede ocurrir (Hixon, 1983). En esta región sur, las PL se correlacionaron con alta producción en términos de CI-a y volúmenes de zooplancton. Lo anterior sugiere que el Golfo de Ulloa es el probable límite para la actividad reproductiva de la especie en verano, aunque no en invierno cuando se registraron hasta la punta de la península. Lo anterior coincide con la distribución de adultos que va desde el sur de Alaska hasta la punta de la Península de Baja California, México (Okutani y McGowan, 1969; Jereb et al., 2010; Granados-Amores, 2013). Cabe mencionar que en laboratorio se observó la eclosión entre los 7.5° y 21.4°C (Zeidberg et al., 2011) y que durante la revisión anatómica de las paralarvas para su identificación no se encontraron cambios morfológicos asociados a los efectos de una alta temperatura reportados por Vidal et al. (2002) y VanNoord y Dorval (2017).

El desarrollo embrionario de *D. opalescens* varía de 19 - 25 días, a 16.5°C o de 30 - 35 días, a 13.6°C (McGowan, 1954; Fields, 1965), al momento de la eclosión las PL miden en promedio 2.5 mm LM. De acuerdo con las estimaciones de crecimiento individual (Perretti y Sedarat, 2016), las PL con tallas entre 2.3 y 3.2 mm LM tienen

una edad entre 1 y 15 días. Zeidberg y Hamner (2002) encontraron que la distribución de paralarvas cerca de la costa puede mantenerse en un mismo sitio hasta por un mes después de la eclosión. Esto indica que el uso de paralarvas con tallas cercanas a la eclosión para definir áreas de desove en esta especie es adecuado a pesar de que estas se han detectado por la presencia de masas de huevos bénticas.

La información disponible sobre las PL de *D. opalescens* es limitada pero actualmente se está generando conocimiento sobre su distribución y abundancia. Sin embargo, es necesario seguir realizando muestreos en el Pacífico Mexicano con el propósito de aportar información para evaluar mejor este recurso. Es recomendable realizar análisis genéticos para corroborar la identidad de las especies registradas en la zona de estudio, y afirmar la información acerca de áreas de desove de esta especie en México. Se sugiere diseñar y llevar a cabo muestreos costeros que permitan complementar el conocimiento de la biología y ecología reproductiva de esta especie.

Complejo SD

La determinación de las áreas de eclosión de cada una de las especies incluidas en el CSD (*Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas*) por separado es complicada ya que la utilización de criterios morfológicos, morfométricos y merísticos existentes, aún no permite diferenciarlas entre ellas a tallas $\leq 3.0 - 4.0$ mm LM. No obstante, algunos esfuerzos realizados para identificar a estas PL en el Golfo de California y en la costa occidental utilizando la identificación genética como herramienta, han demostrado que PL del CSD (Gilly *et al.*, 2006; Staaf *et al.*, 2008) y las rhynchoteuthion colectadas pertenecen a *Dosidicus gigas* (Camarillo-Coop *et al.*, 2011) y *Sthenoteuthis oualaniensis* (De Silva-Dávila, 2013).

En el Pacífico Oriental Tropical los adultos de ambas especies coexisten en la misma área geográfica, compartiendo áreas de desove y consecuentemente, sus paralarvas las áreas de eclosión. Los pocos estudios relacionados con paralarvas de Complejo SD, *Dosidicus gigas* y *Sthenoteuthis oualaniensis* (provenientes de arrastres neuston), han permitido determinar la presencia de dos áreas núcleo de desove dentro del Pacifico Oriental Tropical: una localizada entre 500-1000 km al suroeste entre los 10° - 18° N y los 110° - 120° O, y otra frente a las costas de Costa Rica, Panamá y

Colombia (Staaf *et al.*, 2013). Sin embargo, estos autores no muestrearon significativamente su límite norte. La detección de las áreas de desove de las especies de cefalópodos de importancia comercial frente a la Península de Baja California durante 2014 (este estudio), cubrió parte del límite noroeste del Pacífico Tropical Oriental con una red de estaciones sistemática, lo cual permitió por primera vez, la identificación precisa de las áreas de desove-eclosión en dos regiones hidrodinámica y ambientalmente diferentes, en una misma temporada del año.

Yatsu *et al.* (1999) y Roper *et al.* (2010) reportan que *Sthenoteuthis oualaniensis*, cuya distribución geográfica se traslapa con *Dosidicus gigas*, desova durante todo el año a temperaturas de 23° - 29°C, con un pico durante el verano en el Pacífico Oriental Tropical. Por otra parte, con base en la información de las masas de huevos, Gilly *et al.* (2006), Staaf *et al.*, (2008) y Birk *et al.* (2016) mencionan que *D. gigas* desova en el Golfo de California a temperaturas de 12 - 27°C mostrando afinidad tropical-subtropical. Ehrhardt *et al.* (1982, 1983, 1986) registraron hembras maduras a lo largo de todo el año, con tres picos reproductivos, el más importante en diciembre-enero en el noroeste del Golfo de California (cerca de Guaymas) y en el talud continental al oeste de la Península de Baja California; los otros picos ocurren en mayo-junio y en septiembre cerca de Santa Rosalía. Sin embargo, Markaida y Sosa-Nishisaki (2001) no observaron picos en la actividad reproductiva, pero argumentan que esta ocurre durante todo el año.

También, con base en las paralarvas, el centro del GC ha sido identificado como área de desove para *D. gigas* durante marzo a noviembre (Camarillo-Coop y Salinas-Zavala, 2008; De Silva-Dávila, 2013) y De Silva-Dávila (2013) establece que este ocurre desde la zona norte del GC hasta Bahía de Banderas. Por otro lado, en la CO el desove se ha registrado en febrero, julio, agosto y octubre (Ramos-Castillejos *et al.,* 2010; Camarillo-Coop, 2006). A pesar de que las áreas de desove se han registrado sólo en el noroeste de México, es de suponer que no existe una sola área de desove de la especie, si no que a lo largo del gradiente ambiental del Pacífico Mexicano existen áreas que cumplen con las condiciones necesarias para el desove de los adultos, la eclosión y el desarrollo óptimo de las PL. Ejemplo de esto es la zona oceánica, desde el Golfo de Ulloa en la CO e Isla del Carmen en el GC (26° N) hasta la zona frente a

Mazatlán (22°), que a lo largo del año presenta condiciones de temperatura y salinidad óptimas para el desarrollo de sus PL con base en las temperaturas de desove mencionadas previamente, o en el Golfo de Tehuantepec, donde las paralarvas se registraron en las condiciones más cálidas del gradiente de temperatura registrado durante 2007-2008 acopladas a las zonas más productivas (Aceves-Medina *et al.*, 2017).

Las curvas de cocientes permitieron establecer que las paralarvas $\leq 2.0 \text{ mm LM}$ ocurren entre 28 - 30.0°C y salinidades de 34.0 - 34.2 y 35 - 35.4 en estaciones localizadas en la frontera entre la masa de Agua del Golfo de California y Agua Superficial Tropical en el GC y en Agua Transicional en la CO. Aunque la CO y el GC presentan diferentes características ambientales e hidrodinámicas, las paralarvas se distribuyeron en los mismos intervalos de temperatura y salinidad, ocupando la región sur de ambas regiones (Tabla III). Los resultados de las curvas de cocientes en este estudio coinciden con lo reportado por De Silva-Dávila (2013), quien registró paralarvas del CSD en todas las temporadas del año, y estableció su presencia de manera significativa en estaciones de muestreo con un intervalo de temperatura y salinidad ligeramente mayor (27.1° - 32°C y 33.7 - 35.2 respectivamente). En ambos estudios, las PL se presentaron significativamente en valores bajos de CI-*a* y VZ, lo que sugiere que estas dos últimas variables no determinan su distribución.

Oceanográficamente, en la región sur del GC se realiza la mayor parte del contacto entre las tres masas de agua superficiales que fluyen estacionalmente, Agua del Golfo de California, Agua Superficial Tropical y Agua Subsuperficial Tropical (Lavín y Marinone, 2003) y se presenta alta retención por efecto de diferentes procesos de mesoescala (Ruvalcaba-Aroche *et al.*, 2018), incluyendo un remolino anticiclónico en la porción oeste de la entrada del Golfo (Lara-Hernández, 2012). Nuestros resultados indican que estas condiciones favorecen el desove y eclosión del CSD. De forma similar, Ramos *et al.* (2017) mencionan que la presencia de giros durante el verano (junio-agosto) en la CO favorece la retención de PL en la parte central-sur del Golfo de Ulloa y frente a Bahía Magdalena, mientras que en años anómalamente cálidos se han registrado paralarvas hasta Punta Baja (Camarillo-Coop, 2006; Staaf *et al.*, 2013).

Las áreas de eclosión del CSD registradas en este estudio (verano 2014) y durante 2004-2007 por De Silva-Dávila (2013), se definieron durante años sin la presencia de fenómenos El Niño o La Niña, de calentamiento o enfriamiento anómalos. Durante un evento El Niño, los adultos maduros migran y permanecen en áreas afuera del Golfo de California, alcanzando desde California hasta las costas de Oregon, E.U.A. (43°N a 37°N) (Zeidberg y Robison, 2007; Staaf et al., 2011). Las condiciones ambientales durante junio-septiembre de 2014, cuando se realizó este estudio, presentaron el patrón registrado por diversos autores para un verano típico del Golfo de California (GC) y de la Costa Occidental (CO) (Lavín et al., 2014; Durazo 2015). A pesar de que hay debate sobre si existió en la región un calentamiento por efecto El Niño 2014 en este verano en particular, las condiciones hidrográficas, aunque cálidas, fueron normales (Lavín et al., 2014; Durazo 2015), coincidiendo con el registro del índice oceánico de EL Niño ONI (http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php), por lo que las áreas de desove reflejan esta condición.

La distribución registrada del CSD hasta Punta Eugenia coincide con el cambio de dominio oceanográfico frente a la CO, que de Ensenada a Punta Eugenia es subártico a lo largo del año, mientras que en la porción sur se presentan condiciones cálidas con dominio de aguas tropicales que, como lo muestran las curvas de cocientes, favorecen el desove del CSD. Sin embargo, el encontrar las mayores abundancias de PL del CSD en la porción sur de la CO y del GC, resulta inesperado ya que esta zona presentó valores bajos de Cl-*a* (0.15 mg/m³ y 0.29 mg/m³) y VZ (255 ml/1000 m³ y 324 ml/1000 m³) en contraste con la suposición general de que las paralarvas se relacionan con zonas de alta productividad y entre otros factores, a regiones de surgencias (Young e Hirota, 1998; Rocha *et al.*, 1999; Vecchione, 1999). Es interesante considerar que las 390 PL/1000 m³ estimadas en el presente estudio representan la cuarta parte de las estimadas por Staaf *et al.* (2013) (1500 PL/1000 m³). García-Guillén (2016) (1455 PL/1000 m³) y De-Silva-Dávila (2013) (2041 PL/ m³). Por otro lado, la abundancia encontrada en este trabajo fue mayor a lo reportado por Camarillo-Coop (2006) (129PL/1000 m³) y por Ramos *et al.* (2017) (72 PL/ 1000 m³).

La alta abundancia de PL en zonas de baja producción (en términos de CI-*a* y VZ como indicadores de la productividad) puede explicarse de dos formas. La primera, el área donde las especies del CSD se distribuyen y desovan se encuentra en el límite norte del Pacífico Oriental Tropical, en aguas oligotróficas. Sin embargo, actualmente se reconoce la presencia de una comunidad de organismos autótrofos muy pequeños (<2 µm) que además de producir clorofila-*a*, poseen pigmentos biliprotéicos llamados ficobilinas que funcionan como pigmentos accesorios de la fotosíntesis (Vincent, 2009), son fijadoras de nitrógeno y aportan una fracción importante de la productividad primaria, teniendo un papel clave en el ciclo del carbono en todo el Pacífico Tropical (Blanchot y Rodier, 1996; Liu *et al.*, 1997; Stukel y Landry, 2010).

De esta forma, las áreas núcleo del desove establecidas con base en arrastres superficiales, podrían relacionarse con la abundancia de estas comunidades pequeñas. La información satelital, que involucra la determinación de concentraciones de clorofila-*a* y la presencia de áreas productivas, proporciona información de los primeros centímetros de la columna de agua, pero no de lo que sucede a mayor profundidad, donde se registran máximos subsuperficiales, de concentraciones de este pigmento y de abundancia del complejo *Prochlorococcus* y *Synechococcus*, especies dominantes responsables de la mayor abundancia de la fracción nano del fitoplancton en el Pacifico Oriental Tropical (Liu *et al.* 1997).

La segunda explicación, considera que las PL en general son carnívoras a la eclosión (Camarillo-Coop *et al.*, 2013). Sin embargo, existen excepciones como las PL de las especies de la familia Ommastrephidae incluidas las del CSD. A la eclosión, presentan un desarrollo incompleto del sistema digestivo (incluido el pico) y respiratorio consumiendo casi inmediatamente el poco vitelo interno restante. En estas condiciones las PL utilizan el mucus que las recubre y que está enriquecido con microorganismos que se le adhieren y que conforman su epifauna. Estos se encuentran en altas concentraciones en el manto y la cabeza. Este mucus enriquecido es ingerido utilizando la probóscide que "barre" este mucus y lo lleva a la boca. Lo anterior apoya un estudio reciente que considera a las PL del CSD detritívoras (Vidal y Haimovici, 1998; Fernández-Álvarez *et al.*, 2018). Cuando la probóscide se separa

formando los tentáculos, se completa el desarrollo de todos los sistemas y el juvenil adquiere la capacidad de depredar activamente (Shea y Vecchione, 2010).

Los resultados del análisis de correspondencia canónica indican que las pocas paralarvas de tallas más grandes (>3.0 – 4.0 mm LM) se presentaron en el interior del GC en salinidades altas y con valores más altos de CI-a y VZ que los estimados en la zona sur, donde se registraron las PL más pequeñas (≤2.0 mm LM). Esto sugiere que la combinación de transporte pasivo, migración horizontal activa relacionadas con las corrientes y masas de agua y un mayor desarrollo morfológico de las PL, promueve su distribución hacia áreas dentro del golfo con mayor disponibilidad de alimento. Una distribución semejante se ha registrado para Todarodes pacificus frente a Japón (Bower et al., 1999) y concuerdan con lo propuesto hace 35 años por Erhardt et al. (1983) sobre la posibilidad de que el desove de Dosidicus gigas se realice principalmente fuera del GC y que los juveniles y adultos migren hacia el interior para alimentarse y crecer. La baja abundancia de PL grandes (>3.0 – 4.0 mm LM) de D. gigas y S. oualaniensis en las muestras podría relacionarse con el hecho de que al estar más desarrolladas, sus capacidades de natación son mayores y pueden llevar a cabo migración vertical, quedando fuera del alcance de las redes de muestreo aunque cabe resaltar, que la mayoría de PL del CSD (>190 PL/1000 m³) se encuentra por arriba de los 50 m en la columna de agua (Sánchez-Velasco et al., 2016; Ruvalcaba-Aroche et al., 2018).

En el presente estudio las mayores abundancias de PL del CSD se registraron en el GC y fueron significativamente más abundantes en arrastres superficiales para ambas costas (CO: 170 PL/1000 m³, GC: 390 PL/1000 m³), en comparación con los arrastres oblicuos. Esto coincide con lo reportado por Bower *et al.* (1999), Yamamoto *et al.* (2002) y Gilly *et al.* (2006) sobre la eficiencia de los arrastres superficiales como indicadores de la distribución de paralarvas. Cabe mencionar que la distribución de las PL colectadas con arrastres oblicuos apoyan la determinación de que la región sur de la CO y del GC, representa el área núcleo del desove del CSD en la zona noroeste de México. Contradictoriamente, también muestran evidencia de que unos cuantos desoves están muy lejos de la costa y más al norte del límite máximo establecido para el área núcleo tanto en este estudio como en otros anteriores (Okutani y McGowan, 1969; Camarillo-Coop, 1996; Ramos *et al.* 2017) frente a la CO.

Este hallazgo, apoya lo establecido por Zeidberg y Robison (2007) quienes demuestran que *Dosidicus gigas* ha extendido su distribución geográfica hacia el Pacífico noroeste coincidiendo con cambios en las condiciones oceanográficas ligadas al clima (calentamiento gradual del sistema).

Las tallas registradas de las PL del CSD oscilaron entre 0.8 - 3.5 mm LM, y son menores a las reportadas por Staaf *et al.* (2013) (0.7 – 15 mm LM). En el presente estudio, más del 64% de PL en la CO y más del 75% de PL en el GC tuvieron tallas ≤2.0 mm LM, que indican eventos de eclosión reciente. Esta abundancia está relacionada con el tipo de arrastre y la luz de malla de las redes utilizadas (505 µm). De Silva-Dávila (2013) reportó una mayor captura de PL usando una red neuston con luz de malla de 335 µm, que con redes cónicas superficiales y bongo con luz de malla de 505 µm, por lo que es necesario aún establecer un arte de colecta estándar que sea el mejor indicador de las áreas de desove.

Staaf *et al.* (2008) mencionan que las aguas superficiales donde se distribuyen las PL del CSD proveen un ambiente suficientemente bien oxigenado y con temperaturas cálidas que promueven un rápido desarrollo. Dada la amplitud de la región geográfica que las especies del complejo ocupan en el Pacifico Oriental Tropical, es de suponer que no existe una sola área de desove, sino que a lo largo del gradiente ambiental existen áreas que cumplen con las condiciones necesarias para el desove de los adultos, la eclosión y el desarrollo óptimo de las PL. Los resultados de este trabajo contribuyen a reconocer la importancia de las zonas de desoves en el sur de la CO y del GC.

En términos generales, la biología, distribución y estructura poblacional en los cefalópodos ha sido mejor entendida al considerar las corrientes y procesos oceanográficos que se relacionan con su dispersión y rápido crecimiento durante su corto ciclo de vida (Coelho, 1985). Los adultos de cada especie presentan un comportamiento diferente y migran activamente entre las áreas de eclosión, alimentación y desove, pero las paralarvas planctónicas son susceptibles a la hidrodinámica y dispersión pasiva debido al movimiento de las corrientes y masas de

51

agua en diferentes escalas de tiempo y espacio (Rocha *et al.*, 1999; Anderson y Rodhouse, 2001; Diekman *et al.*, 2002).

Relacionadas con el efecto de la variabilidad estacional presente en la región noroeste de México, las áreas de desove de los cefalópodos pueden modificarse espacial o temporalmente dependiendo de las diferencias en la distribución de las temperaturas óptimas de desarrollo, de las corrientes y procesos físicos de mesoescala como remolinos y frentes, así como de la distribución latitudinal de las masas de agua (De Silva-Dávila *et al.*, 2015; García-Guillén *et al.*, en prensa). El efecto de la variabilidad interanual, principalmente ocasionada por El Niño, también determina un cambio en la abundancia y distribución de las áreas de desove (Granados-Amores *et al.*, 2010).

Los resultados de este estudio muestran que en verano de 2014 el desove y eclosión del CSD, ocurrió en la costa sur occidental de la Península de Baja California, en el Golfo de Ulloa y frente a Bahía Magdalena, y en el Golfo de California, desde Isla del Carmen (26° N) hasta la zona frente a Mazatlán (22°N), en condiciones de temperatura y salinidad que favorecen el desarrollo de sus paralarvas.

CONCLUSIONES

- 1. El arrastre oblicuo fue un mejor indicador del desove para *Doryteuthis opalescens*, mientras que el arrastre superficial fue mejor indicador del desove del CSD para ambas regiones.
- La zona costera desde Ensenada hasta el Golfo de Ulloa es un hábitat de desove y eclosión para *D. opalescens* en correspondencia con la afinidad biogeográfica y el hábitat nerítico de la especie. A pesar de que se registraron 29.5°C en superficie en el Golfo de Ulloa, a >30m de profundidad existen temperaturas óptimas para el desove y la eclosión.
- 3. Las curvas de cocientes mostraron que el intervalo óptimo de temperatura del desove para el CSD frente a la Península de Baja California (28°C 30°C) es el más alto para las especies de la familia Ommastrephidae. Su área núcleo de desove y eclosión va desde el Golfo de Ulloa en la CO e Isla del Carmen en el GC (26° N) hasta la zona frente a Mazatlán (22° N) asociada con la masa de Agua Transicional en la CO y con la frontera entre las masas de agua del Agua Superficial Tropical y Agua del Golfo de California en el GC.
- 4. El ACC mostró una distribución diferencial de los grupos de talla. Las PL recién eclosionadas (≤2.0 mm LM) distribuidas en la región sur y las tallas mayores al interior del golfo, se correlacionaron con la temperatura y el volumen de zooplancton, respectivamente.
- El hábitat de eclosión para el CSD fue similar en ambas costas de la Península de Baja California.

LITERATURA CITADA

- Aceves-Medina, G., R. De Silva-Dávila., I. Cruz-Estudillo., R. Durazo y R. Avendaño-Ibarra. 2017. Influence of the oceanographic dynamic in size distribution of cephalopod paralarvae in the southern Mexican Pacific Ocean (rainy seasons 2007 and 2008). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45 (2): 356-369.
- Álvarez-Borrego, S. y J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and productivity of the Gulf of California, 555-567. En: Dauphiny, J.P. y B. Simoneit (Eds.) *The Gulf and peninsular province of the Californias.* American Association of Petroleum Geologists. Mem., 834 p.
- Anderson, C.I.H y P.G. Rodhouse. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. *Fish. Res.* 54:133-143.
- Arkhipkin A.I., P.G.K. Rodhouse., G.J. Pierce., W. Sauer., M. Sakai., L. Allcock., J. Arguelles., J.R. Bower., G. Castillo., L. Ceriola., Chih-Shin Chen., X. Chen., M. Diaz-Santana., N. Downey., A.F. González., J. Granados Amores., C.P. Green., A. Guerra., L.C. Hendrickson., C. Ibáñez., K. Ito., P. Jereb., Y. Kato., O.N. Katugin., M. Kawano., H. Kidokoro., V.V. Kulik., V.V. Laptikhovsky., M.R. Lipinski., B. Liu., L. Mariátegui., W. Marin., A. Medina., K. Miki., K. Miyahara., N. Moltschaniwskyj., H. Moustahfid., J. Nabhitabhata., N. Nanjo., C.M. Nigmatullin., T. Ohtani., G. Pecl., J.A.A. Perez., U. Piatkowski., P. Saikliang., C.A. Salinas-Zavala., M. Steer., Y. Tian., Y. Ueta., D. Vijai., T. Wakabayashi., T. Yamaguchi., C. Yamashiro., N. Yamashita y L.D. Zeidberg. 2015. World Squid Fisheries.*Rev. Fish. Sci. Aquac.* 23(2): 92-252.
- Arkhipkin, A.I., V.V. Laptikhosky y D.A.J. Middleton. 2000. Adaptations for cold water spawning in loliginid squid: *Loligo gahi* in Falkland water. *J. Molluscan. Stud.* 66:551-564.
- Avendaño-Ibarra, R., R. De Silva-Dávila y M.E. Hernández-Rivas. 2009b. Reproductive strategies of sea basses based on larval abundance in Magdalena Bay, Mexico, 1982-1986. N. Amer. J. Fish. Man. 29:205-215.
- Avendaño-Ibarra, R., R. De Silva-Dávila., F.E. Ordóñez-Guillén y G. Vázquez-López.
 2010. Composición estacional de larvas de peces frente a la costa occidental de Baja California Sur. Pp. 413-430. En: Gaxiola-Castro, G. y R. Durazo. (Eds.).

Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007. Diez Años de Investigaciones mexicanas de la Corriente de California. SEMARNAT-INE-CICESE-UABC. 501 p.

- Avendaño-Ibarra, R., R. De Silva-Dávila., G. Aceves-Medina., H. Urías-Leyva y G. Vázquez-López. 2009a. Distributional atlas of fish larvae of the southern region of the Gulf of California (Febrary-March 2005). *Oceánides.* Atlas CICIMAR No. 16. La Paz, B.C.S., México. I-X + 114 pp. ISBN: 978-607-414-033-0.
- Beers, J.R. 1976. Volumetric methods. Pp: 56-60. En: Steedman, H.F. (Ed.). Zooplankton Fixation and Preservation. Monographs on Oceanographic Methodology. No. 4. UNESCO Press, Paris. 84p.
- Bernal, G., P. Ripa y J.C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Golfo de California: Influencias del trópico y Pacífico norte. *Cienc. Mar.* 27(4): 595-617.
- Birk, M.A., C. Paight y B.A. Seibel. 2016. Observations of multiple pelagic egg masses from small-size jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California. *J. Nat Hist.* 51(43-44): 2569-2584. doi: 10.1080/00222933.2016.1209248.
- Blanchot, J. y M. Rodier. 1996. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: Results from flow cytometry. *Deep Sea Res. I*: Oceanographic Research Papers, 43 (6): 877-895.
- Bower, J.R. 1996. Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago. *Fish. Bull.* 94:398-411.
- Bower, J.R., P.S. Michael., R.E. Young., K.A. Bigelow., J. Hirota y P. Flament. 1999.
 Cephalopod paralarvae assemblages in Hawaiian Islands Waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 185: 203-212.
- Brinton, E., A. Fleminger y D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical plankton biotas of the Gulf of California. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* 27: 228-266.
- Camarillo-Coop, S. 2006. Variación espacio-temporal de paralarvas de calamares (Cephalopoda: Ommastrephidae) de importancia comercial en la costa occidental
de la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - Instituto Politécnico Nacional, México, 92p.

- Camarillo-Coop, S. y C. Salinas-Zavala. 2008. New distribution areas of *Dosidicus gigas* paralarvae and juveniles in the Gulf of California. 4th International Symposium on Pacific Squids. 28 November 2 December, Coquimbo, Chile.
- Camarillo-Coop, S., C. Salinas-Zavala., M. Manzano-Sarabia y E.A. Aragón-Noriega.
 2011. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 91: 807–814.
- Camarillo-Coop, S., C.A. Salinas-Zavala., B.E. Lavaniegos y U. Markaida. 2013. Food in early life stages of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc.* UK. 93 (7): 1903-1910.
- Castro, R., R. Durazo., A. Mascarenhas., C.A. Collins y A. Trasvina. 2006. Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Dep. Sea. Res.*, 1(53):188-200.
- Checkley, D., Jr. 2005. Introduction of the use of temperature-salinity plots for characterizing spawning habitat of small, pelagic fish. 3-4. En: van der Lingen, C.D.,
 L. Castro., L. Drapeau y D. Checkley, Jr. (Eds.). Report of a GLOBEC-SPACC workshop on characterizing the spawning habitats of small pelagic fish. GLOBEC Report 21: xii, 33 p.
- Coelho, M.L. 1985. Review of the influence of oceanographic factor son cephalopod distribution and life cycles. NAFO *Sci. Coun. Studies*. 9: 47-57.
- De Silva-Dávila, R. 2013. *Paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California, México*. Tesis de Doctorado. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa Sur. 370p.
- De Silva-Dávila, R., C. Franco-Gordo., F.G. Hochberg., E. Godínez-Domínguez., R. Avendaño-Ibarra., J. Gómez-Gutiérrez y C.J. Robinson. 2015. Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 520: 123-141.

- <u>Diekman</u>, R., U. Piatkowski y M. Scheider. 2002. Early life and juvenile cephalopods around seamounts of the subtropical eastern North Atlantic: Illustrations and a key for their identification. *Ber. Inst. Meereskd. Kiel.* 326:1-42.
- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *J. Geophys. Res. Oceans*. 120. Doi:10.1002/2014JC010405.
- Durazo, R. y T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Prog. Oceanogr.*, 54: 7-31.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jaquemin., F. García., G. González., J. López., M. Ortiz y A. Solís. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. En: Caddy, J.F. (Ed.), Advances in assessment of world cephalopods resources. FAO Fish. Tech. Pap. (231). 306-340.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jaquemin., G. González-Dávila., P.A. Ulloa-Ramírez., F. García-Badillo., J.G. Ortiz-Cobos y A. Solís-Nava. 1982. Descripción de la pesquería de calamar gigante *Dosidicus gigas* durante 1980 en el Golfo de California. Flota y poder de pesca. *Cienc. Pesq.* 3:41-60.
- Ehrhardt, N.M., Solís, N.A., P.S. Jaquemin., C.J. Ortiz., R.P. Ulloa., D.G. González y García, B.F. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Cienc. Pesq.* 5:63-76.
- Fernández-Álvarez, F.A., A. Machordom., R. García-Jiménez., C.A. Salinas-Zavala y R. Villanueva. 2018. Predatory flying squids are detritivores during their early planktonic life. *Sci. Rep.* 8: 3440. doi:10.1038/s41598-018-21501-y.
- Fields, W.G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction, and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. *Fish. Bull.* 131: 1-108.
- Fleminger, A. 1964. Distributional atlas of calanoid copepods in the California Current region, Part I. CalCOFI, Atlas. No 2. 313p.
- García-Guillén, R. M. 2016. Estructura de la comunidad de paralarvas de cefalópodos de la costa suroccidental de Baja California Sur y su relación con las variables ambientales. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas -Instituto Politécnico Nacional, México, 78p.

- García-Guillén, R.M., R. De Silva-Dávila y R. Avendaño-Ibarra. (En prensa). Seasonal changes in cephalopod paralarval communities in the southwest coast of Baja California Sur (Spring and Autumn 2003). *Cienc. Mar.* (X): XX-XX.
- Gilly, W.F., C.A. Elliger., C.A. Salinas., S. Camarillo-Coop., G. Bazzino y M. Beman.
 2006. Spawning by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the San Pedro Mártir basin,
 Gulf of California, México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313: 125-133.
- Goto, T. 2002. Paralarval distribution of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* during fall in the southern Sea of Japan and its implication for locating spawning grounds. *Bull. Mar. Sci.* 71(1): 299-312.
- Granados-Amores, J. 2008. *Calamares epiplanctónicos de la costa occidental de la Península de Baja California, México*. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. 129 p.
- Granados-Amores, J. 2013. Taxonomía de calamares de la familia Loliginidae en el Pacífico Mexicano. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste A.C., La Paz, Baja California Sur. 129p
- Granados-Amores, J., R. De Silva-Dávila., S. Camarillo-Coop., F.G. Hochberg., R. Durazo y R. Avendaño-Ibarra. 2010. Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar, 1996-1999. Pp. 453-467. En: Gaxiola-Castro, G. y R. Durazo. (Eds.). Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007. Diez Años de Investigaciones mexicanas de la Corriente de California. SEMARNAT-INE-CICESE-UABC. 501 p.
- Hayase, S. 1995. Distribution of spawning grounds of flying squid *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean. *JARQ*. 29: 65-72.
- Hidalgo-González, R.M. y S. Álvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWIFS. *Deep-Sea Res. Part II*. 51: 739–752.
- Hixon, R.F. 1983. Loligo opalescens, 95-114. En: P.R. Boyle (Ed.) Cephalopod Life Cycles. Species Accounts. Vol. 1. Academic Press, London. 475p.
- Jereb, P. y C.F.E. Roper. 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid

Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2. FAO. Rome. 605 p.

- Jereb, P., M. Vecchione y C.F.E. Roper. 2010. Family Loliginidae, 38-117. En: Jereb,
 P. y C.F.E. Roper (Eds.) *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Myosid and Oegopsid Squid.* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2 Roma. 605p, 10 colour plates.
- Koslow, J.A. y C. Allen. 2011. The influence of the ocean environment on the abundance of market squid, *Doryteuthis* (*Loligo*) *opalescens*, paralarvae in the southern California bight. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Inv. Rep.*, 52: 205-213.
- Kramer, D., M. Kalin., E. Stevens., J. Thrailkill y J. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Tech. Rep. NMFS circ.-370. U.S.A. 38p.
- Lara-Hernández, J.A. 2012. *Transporte larvario y conectividad potencial de corales pétreos en el Pacífico Mexicano: estudio mediante simulaciones numéricas*. Tesis de licenciatura. Campus Puerto Ángel. Universidad del Mar. 83 p.
- Lavín, M.F. y S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf California. *Nonlinear Proc. Geophysical Fluid Dyn* 173-204.
- Lavín, M.F., R. Castro., E. Beier., C. Cabrera., V.M. Godínez y A. Amador-Buenrostro. 2014. Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *J. Geophys. Res.*, 119:4278-4290.
- Liu, H., H.A. Nolla y L. Campbell. 1997. *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific Ocean. *Aquat. Microb. Ecol.*, 12 39-47.
- Lynn, R. y J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.*, 92(C12): 12947-12966.
- Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995 1997. *Fish. Res.* 54:63-82.
- McGowan, J.A. 1954. Observations on the sexual behavior and spawning of the squid, *Loligo opalescens,* at La Jolla, California. *Calif. Fish Game* 40: 47-54.
- McGowan, J.A. 1967. Distributional atlas of pelagic mollusks in the California Current region. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Inv.* Atlas, 6. 218p.

- Morales-Bojórquez, E., M.A. Cisneros-Mata., M. O. Nevárez-Martínez y A. Hernández-Herrera. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 54:83-94.
- Moser, H.G., E.H. Ahstrom., D. Kramer y E.G. Stevens. 1974. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *Cal. Coop. Fish. Inv. Rep.* 17:112-128.
- Nevárez-Martínez, M.O., A. Hernández-Herrera., E. Morales-Bojorquez., A. Balmori-Ramírez., M.A. Cisneros-Mata y R. Morales-Azpeitia. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, México. *Fish. Res.* 49:129-140.
- Nigmatullin, Ch.M., K.N. Nesis y A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.* 54: 9-19.
- Okutani, T. y J. McGowan. 1969. Systematics, distribution, and abundance of the epiplanktonic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954-March, 1957. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif.* 14: 1-90.
- Palomares-García, J.R., J. Gómez-Gutiérrez y C.J. Robinson. 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. J Plankton Res. 35 (5): 1009–1026.
- Parés-Sierra, A., M. López y E. Pavía. 1997. Oceanografía Física del Océano Pacífico Nororiental. Pp. 1-24. En: M.F. Lavín (Ed). Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía 3, Unión Geofísica Mexicana. 272 p.
- Pedrín-Avilés, S. y G. Padilla-Arredondo. 1999. Morfología y sedimentología de la plataforma continental del suroeste de la Península de Baja California, México. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 16 (2): 132-146.
- Perretti, C. T. y M. Sedarat. 2016. The influence of the El Niño Southern Oscillation on paralarval market squid (*Doryteuthis opalescens*). *Fish. Oceanogr.*, 25(5), 491-499.
- Piatkowski, U., W. Welsch y A. Röpke. 1993. Distribution patterns of the early life stages of pelagic cephalopods in three geographically different regions of the Arabian Sea. *Rec. Adv. Fish. Biol.* 417-431.
- Ramos, J.E., A. Ramos-Rodríguez., G, Bazzino Ferreri., J. A. Kurczyn., D. Rivas y C.A. Salinas-Zavala. 2017. Characterization of the northernmost spawning habitat of

Dosidicus gigas with implications for its northwards range extension. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 572: 179-192.

- Ramos-Castillejos, J.E., C.A. Salinas-Zavala., S. Camarillo-Coop y L.M. Enríquez-Paredes. 2010. Paralarvae of the jumbo squid, *Dosidicus gigas. Invertebr. Biol.* 129: 172-183.
- Rocha, F.J., A. Guerra., R. Prego y U. Piatkowski. 1999. Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician water (NW Spain). *J. Plankton Res.* 21(1): 21-33.
- Rodhouse, P.G. 2001. Managing and forecasting squid fisheries in variable environments. *Fish. Res.* 54: 3-8.
- Roper, C.F.E. y G.L. Voss. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of Cephalopod species. *Mem. Natl. Mus. Victoria*, 44:49-63.
- Roper, C.F.E., C. Nigmatullin y P. Jereb. 2010. Family Ommastrephidae. Pp. 269-347.
 En: Jereb, P. y C.F.E. Roper (Eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date*. Myopsid and Oegopsid Squid. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2. Rome. 605 p.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney y C.E. Nauen. 1984. FAO species catalogue. *Cephalopods of the World*. United Nations Development Program, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 125 (3): 1-277.
- Ruvalcaba-Aroche, E.D., L. Sánchez-Velasco., E. Beier., V.M. Godínez., E.D. Barton y M.R. Pacheco. 2018. Effects of mesoscale structures on the distribution of cephalopod paralarvae in the Gulf of California and adjacent Pacific. *Deep Sea Res. I.* 131: 62-74.
- Sánchez-Velasco, L., E.D. Ruvalcaba-Aroche., E. Beier., V.M. Godínez., E.D. Barton., N. Díaz-Viloria y M.R. Pacheco. 2016 Paralarvae of the complex *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern limit of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean (April 2012). *J. Geophys. Res. Oceans.* 121: 1998–2015.
- Shea, E.K. y M. Vecchione. 2010. Ontogenic changes in diel vertical migration patterns compared with known allometric changes in three mesopelagic squid species suggest and expanded definition of a paralarvae. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1436-1443.

- Shimura, T., J. Yamamoto., Y. Kamei y Y. Sakurai. 2005. Possible spawning by the japanese common squid, *Todarodes pacificus* at Yamato Rise, Sea of Japan. *Phuket mar. biol. Cent. Res. Bull.* 66: 267-273.
- Smith, P.E. y S.L. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospección de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO. Doc. Tec. Pesca 175p.
- Staaf, D.J., J.V. Redfern., W.F. Gilly., W. Watson y L.T. Ballance. 2013. Distribution of ommastrephid paralarvae in the Eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* 111: 78-89.
- Staaf, D.J., L.D. Zeidberg y W.F. Gilly. 2011. Effects of temperature on embryonic development of the Humboldt squid *Dosidicus gigas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 441: 165-175.
- Staaf, D.J., S. Camarillo-Coop., S.H.D. Haddock., A.C. Nyack., J. Payne., C.A. Salinas-Zavala., B.A. Seibel., L. Trueblood., C. Widmer y W.F. Gilly. 2008. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 88:759–770.
- Stukel, M.R. y M.R. Landry. 2010. Contribution of picophytoplankton to carbon export in the equatorial Pacific: A reassessment of food web flux inferences from inverse models. *Limnol. Oceanogr.* 55 (6): 2669-2685.
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper., K.M. Mangold., M.R. Clarke y S.V. Boletzky. 1992.
 "Larval" and juvenile cephalopods: A manual for their identification. *Smith. Contrib. Zool.* 513: 1-282.
- Torres-Orozco, E. 1993. *Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 80 p.
- Van Noord, J.E. y E. Dorval. 2017. Oceanographic influences on the distribution and relative abundance of market squid paralarvae (*Doryteuthis opalescens*) off the Southern and Central California Coast. *Mar. Ecol.* 38 (3). DOI: 10.1111/maec.12433.
- Vecchione, M. 1999. Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. *Fish. Bull.* 97: 1025-1030.
- Vidal, E.A.G. y M. Haimovici. 1998. Feeding and the possible role of the proboscis and mucus cover in the ingestion of microorganisms by rhynchoteuthion paralarvae (cephalopoda: ommastrephidae). *Bull. Mar. Sci.* 63(2): 305-316.

- Vidal, É.A.G., F.P. DiMarco., J.H. Wormuth y P.G. Lee. 2002. Influence of temperature and food availability on survival, growth and yolk utilization in hatchling squid. *Bull. Mar. Sci.* 71: 915–931.
- Villanueva, R. y M. Norman. 2008. Biology of the planktonic stages of benthic octopuses. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 46: 105-202.
- Vincent, W.F. 2009. Cyanobacteria. En: G.E. Likens (Ed.), Encyclopedia of Inland
 Waters. 226-232. Oxford: Academic Press. doi: http://dx.doi.org/10.1016/B978012370626-3.00127-7.
- Wyrtki, K. 1965. The thermal structure of the eastern Pacific Ocean. *Dcut. Hydrograph. Z., Ergänzungsheft,* A6. 84p.
- Yamamoto, J., S. Masuda., K. Miyashita., R. Uji y Y. Sakurai. 2002. Investigation on the early stages of the ommastrephid squid Todarodes *pacificus* near the Oki islands (Sea of Japan). *Bull. Mar. Sci.* 71(2): 987-992.
- Yatsu, A., R. Tafur y C. Maravi. 1999. Embryos and rhynchoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. *Fish. Sci.*, 65(6): 904-908.
- Young, R.E. y J. Hirtota. 1998. Review of the ecology of *Sthenoteuthis oualaniensis* near the Hawaiian Archipelago. Pp. 131-143. En: Okutani, T. (Ed.) Contributed papers to international symposium on large pelagic squids. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokio. 269 p.
- Zeidberg, L.D. y W.M. Hamner. 2002. Distribution of squid paralarvae, *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida), in the Southern California Bight in the three years following the 1997-1998 El Niño. *Mar. Biol.* 141: 111-112.
- Zeidberg, L.D. y B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104 (31): 12948-12950.
- Zeidberg, L.D., G. Isaac., C.L. Widmer., H. Neumeister y W.F. Gilly. 2011. Egg capsule hatch rate and incubation duration of the California market squid, *Doryteuthis* (*=Loligo*) *opalescens*: Insights from laboratory manipulations. *Mar. Ecol.* 32: 468– 479.

- Zeidberg, L.D., J.L. Butler., D. Ramon., A. Cossio., K.L. Stierhoff y A. Henry. 2012. Estimation of spawning habitats of market squid (*Doryteuthis opalescens*) from field surveys of egg off Central and Southern California. *Mar. Ecol.* 33: 326-336.
- Zeidberg, L.D., W. Hamner., K. Moorehead y E. Kristof. 2004. Egg masses of *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida) in Monterey Bay, California following the El Niño event of 1997–1998. *Bull. Mar. Sci.* 74: 129–141.

ANEXO I.



Anexo I - Figura 1. Estructura de tallas de paralarvas de ≤ 2.0 mm LM del Complejo SD (CSD) en arrastres oblicuos en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC).



Anexo I - Figura 2. Distribución y abundancia de paralarvas ≤2.0 mm LM del CSD en arrastres oblicuos en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) en relación con la temperatura superficial. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.



Anexo I - Figura 3. Distribución y abundancia de paralarvas ≤2.0 mm LM del CSD en arrastres oblicuos en la Costa Occidental (CO) y Golfo de California (GC) en relación con la salinidad. ASA: Agua Subártica, ATr: Agua Transicional, AST: Agua Superficial Tropical, ASSt: Agua Superficial Subtropical, AGC: Agua del Golfo de California. Toponimia del área de estudio. 1) Punta El Descanso, 2) Ensenada, 3) Punta Baja, 4) Punta Eugenia, 5) Punta Abreojos, 6) Golfo de Ulloa, 7) Bahía Magdalena, 8) Cabo San Lucas, 9) San José del Cabo, 10) Isla Cerralvo, 11) Bahía Agiabampo.