

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



EL PAPEL ECOLÓGICO DEL CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN LA RED TRÓFICA Y SU CONTRIBUCIÓN A LA RESILIENCIA DE LOS ECOSISTEMAS

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

PRESENTA

JAIME ACOSTA CETINA

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA 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 2019 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:

"EL PAPEL ECOLÓGICO DEL CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN LA RED TRÓFICA Y SU CONTRIBUCIÓN A LA RESILIENCIA DE LOS ECOSISTEMAS"

Presentada por el alumno:

ACOSTA
Apellido paterno

CETINA
materno

JAIME
nombre(s)

Con registro:

A	1	7	0	8	8	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA 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

Director(a) de Tesis

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. VÍCTOR MANUEL GÓMEZ MUÑOZ

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



**I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 21 del mes de Mayo del año 2019

El (la) que suscribe BM. JAIME ACOSTA CETINA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A170886 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EL PAPEL ECOLÓGICO DEL CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN LA RED TRÓFICA

Y SU CONTRIBUCIÓN A LA RESILIENCIA DE LOS ECOSISTEMAS"

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: jacostacetina2@gmail.com - francisco.arreguinsanchez@gmail.com

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

BM. JAIME ACOSTA CETINA

Nombre y firma del alumno

Dedicatoria

A mis padres: Blanca Rosa Cetina Canto y Jaime Acosta Martín.

Sin duda las personas que más han marcado mi vida y que sin ellos no hubiera podido llegar a este punto. El brindarme constantemente su apoyo, sus consejos, regaños, risas, sobre todo escucharme y nunca imponerme su voluntad; me permitieron desarrollar la fortaleza, la paciencia y la adaptabilidad para afrontar los múltiples retos que se me plantea cada día; y en especial, por darme la vida y todo su amor. Los quiero un chingo. :)

A mis hermanos: Efraím Andrés Acosta Cetina y Ángel Israel Mena Rodríguez.

Por ser mi primer compinche de travesuras, por esos momentos tan chidos y locos que nunca olvido jejeje, y por estar ahí siempre junto a mi cuando menos lo espere. Por ser tan noble y buena persona; y a pesar de las adversidades de la vida, has sabido afrontarlas y salir adelante. Me siento muy orgulloso de ti y no pude pedir mejor hermano que tu Andrés. Te quiero mucho hermano. :)

Ángel que puedo decir de ti que no conozcas, fuiste mi primer amigo en la escuela, muchas experiencias y demás jejejeje. Sin embargo, siempre supiste decirme cuando la estaba cagando y la neta de las cosas. Gracias bro por todo, te quiero un chingo cabrón. XD

A mi reina y mi princesa: A Flor Estela Díaz Arellano y Alessa Regina Díaz Salinas

Negrita tu eres uno de esos eventos inesperados que cambio mi vida; y digo esto, por que nunca pensé conocer alguien tan única como tú, que supiera volverme tan loco, pero a la vez tan feliz. Yo sé que siempre podre contar contigo y que nuestro hilo rojo jamas romperá. Te amo mi linda negrita.

Regi mi princesa, eres un milagro en mi vida; sobre todo cuando sales con tus bromas, tus ideas, tu cariño. No sé qué sería mi mundo sin ti. Te amo hija mía.

A todos aquellos que en un momento u otro han creído en mí.

“Una lección sin dolor no tiene sentido. Eso es porque no se puede ganar nada sin sacrificar algo a cambio. Sin embargo, una vez que hayas soportado y superado ese dolor, ganarás un corazón que es más fuerte que todo lo demás. Así es... un corazón de acero.” -Edward Elric-

Agradecimientos

A mi director de tesis el Dr. Francisco Arreguín Sánchez; en primera por aceptarme como su alumno en la maestría y no arrepentirse de ello; en segunda, por todo el tiempo, el apoyo y disposición en ayudarme cuando no veo mi esquina, y su gran paciencia cuando voy a molestarlo y le expongo mis dudas y una que otra tontería; y por último, por confiar en mí y tener siempre ese trato tan humano a mi persona. La verdad MUCHAS GRACIAS PACO por todo.

Al Dr. Manuel J. Zetina Rejón, por ser tan sincero y directo al asesorarme en este trabajo. Así como también, por todos los consejos y por las dudas resueltas durante el posgrado. MUCHAS GRACIAS MANUEL.

Al resto de mi comité de tesis por apoyarme al expresar sus dudas, observaciones y ayuda durante la elaboración de este trabajo: Pablo Del Monte Luna, Víctor Manuel Gómez Muñoz y Agustín Hernández Herrera.

A mis hermanos y hermanas de la Mansión Foster (Julio, Adán, Airam, Chuy, Rubén, Enriret). Por esos momentos de diversión, apoyo, consejos y experiencias a lo largo de este posgrado. Esa camaradería que muy pocos encuentran en un sitio lejos de su lugar de origen.

A CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al programa de Ayudantes de Investigador Nacional nivel SNI III por el apoyo otorgado.

A todos mis compañeros de la Maestría en Ciencias de Manejo en Recursos Acuáticos, generación 2017-2018. En especial, al Edgar, Jessi, Vanesa, Zenia, Isaivis, Diana, Miguel, José, y Huguito. Gracias por los momentos compartidos.

Índice

Dedicatoria	I
Agradecimientos	II
Índice de figuras	V
Índice de tablas	VII
Glosario	IX
Resumen	XII
Abstract	XIII
1. Introducción	1
2. Marco Teórico	3
2.1. Antecedentes	3
2.2. Justificación	5
2.3. Hipótesis	6
2.4. Objetivo General	7
2.5. Objetivos Particulares	7
3. Materiales y Métodos	8
3.1. Área de estudio	8
3.2. Base de datos	11
3.3. Metodología y Análisis de datos	12
3.3.1. OBJETIVO 1. Papel del calamar gigante	12
3.3.2. OBJETIVO 2. Resiliencia en los ecosistemas	16
3.3.3. OBJETIVO 3. Patrones de contribución de calamar gigante a la resiliencia del ecosistema	20
4. Resultados	21
4.1. Papel trófico del calamar gigante	21
4.1.1. ACP	21
4.1.2. Dinámica trófica entre los grupos funcionales	25
4.2. Simulaciones	29
4.3. Contribución del calamar gigante en la resiliencia de los ecosistemas	30
5. Discusión	33
5.1. Papel trófico del calamar gigante	33
5.1.1. Atributos del ecosistema	33
5.1.2. Dinamismo trófico de los ecosistemas	36
5.2. Simulaciones con variable ambiental forzante	38
5.3. Contribución del calamar gigante a la resiliencia en los ecosistemas	40

6. Conclusiones	44
7. Recomendaciones	45
Bibliografía	56
A. Anexos	57
A.1. Descripción del modelo Ecopath	57
A.2. Origen de los atributos de organización	61
A.3. Alto Golfo de California	64
A.4. Centro del Golfo de California	66
A.5. Sur del Golfo de California	68
A.6. Sur de la Península de Baja California	70
A.7. Bahía Sechura	72
A.8. Norte y centro de Perú	74
A.9. Centro de Chile	76
A.10. Simulaciones	78

Índice de figuras

1.	Zona de estudio del hemisferio norte en el Pacífico Oriental. Los recuadros azules representan los ecosistemas a estudiar: el Alto Golfo de California=AGC, el centro del Golfo de California=CGC, el sur del Golfo de California=SCG, el sur de la Península de Baja California=SPBC	10
2.	Zona de estudio del hemisferio sur en el Pacífico Oriental. Los recuadros azules representan los ecosistemas a estudiar: la Bahía Sechura=BS, el norte y centro de Perú=NCP, el centro de Chile=CC.	12
3.	Simulación del flujo entre la biomasa disponible (V_i) y no disponible ($B_i - V_i$) de un presa en Ecosim. a_i es la tasa de búsqueda del depredador por un presa i , v es el cambio de estado en la vulnerabilidad de una presa siendo vulnerable o no vulnerable según sea el caso (Walters <i>et al.</i> , 1997).	17
4.	Serie temporal (1900-2000) de temperatura superficial del mar que fungió como variable artificial (TEM1). Las demás series temporales son los diferentes grados de intensidad de TEM1. TEM2= forzante al 80 %, TEM3= forzante al 60 %, TEM4= forzante al 40 %, TEM5= forzante al 20 %.	19
5.	Balanceo de flujos de entrada (consumo) y salida (depredación, migración, exportaciones, respiración, flujo de detritus) de cada grupo funcional (GF).	59
6.	Gráfico de ACP del Alto Golfo de California, el círculo verde señala la ubicación del calamar gigante. El espacio entre el círculo pequeño y grande representa las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.	64
7.	Gráfico de ACP del centro del Golfo de California, el círculo verde señala la ubicación del calamar gigante, y el espacio entre el círculo pequeño y grande representa las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.	66
8.	Gráfico de ACP del sur del Golfo de California, el círculo verde señal la posición del calamar gigante, y el espacio entre el círculo pequeño y grande las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.	68
9.	Gráfico de ACP del sur de la Península de Baja California, el círculo señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa las variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.	70
10.	Gráfico de ACP de la Bahía de Sechura en Perú, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a la variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.	72
11.	Gráfico de ACP del norte y centro de Perú, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a la variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.	74
12.	Gráfico de ACP del centro de Chile, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a la variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.	76
13.	Simulaciones de biomasa del calamar gigante para los ecosistemas del hemisferio norte, con el forzante al 100 % (E1). AGC= Alto Golfo de California, CGC= el centro del Golfo de California, SGC= el sur del Golfo de California, SPBC= el sur de la Península de Baja California.	78

14. Simulaciones de biomasa del calamar gigante para los ecosistemas del hemisferio sur con el forzante al 100 %. BS= Bahía Sechura, NCP= norte y centro de Perú, CC= centro de Chile. 79

Índice de tablas

1.	Modelos de balance de masas (EcE) ya publicados empleados en el estudio.	13
2.	Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigenvec- tores para el Alto Golfo de California (AGC) y el centro de Chile (CC). Los atributos con los valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.	21
3.	Atributos con valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales con los cuales se asocia el calamar gigante en los siete ecosistemas. Los atributos en ne- gritas representan relación directa con el calamar gigante y los subrayados relación inversa.	22
4.	Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigen- vectores para el centro del Golfo de California (CGC) y el sur del Golfo de California (SGC). Los atributos con los valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.	23
5.	Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigenvec- tores para la Bahía de Sechura (BS), el norte y centro de Perú (NCP) y sur de la Península de Baja California (SPBC). Los atributos con los valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.	24
6.	Resultados de los índices cofenéticos de los dendrogramas realizados para los ecosistemas del Pacífico Oriental	25
7.	Grupos formados por el análisis de clusters con 80 % de similaridad pa- ra los ecosistemas del alto y centro del Golfo de California (AGC, CGC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas repre- sentan vinculación con alguno de los atributos funcionales de mayor peso identificados en los ACP.	26
8.	Grupos formados por el análisis de clusters con 80 % de similaridad para los ecosistemas del sur del Golfo de California (SGC) y el sur de la Peninsula de Baja Californnia (SPBC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas representan vicnuación con alguno de los atributos funcionales de mayor peso identificados en los ACP.	27
9.	Grupos formados por el análisis de clusters con 80 % de similaridad para los ecosistemas de la Bahía de Sechura (BS), el norte y centro de Perú (NCP) y el centro de Chile (CC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas representan vincualción con alguno de los atributos fun- cionales de mayor peso identificados en los ACP.	28
10.	Grupos funcionales con mayor variación en la desviación estándar (>0.1), que respondieron de manera directa e indirecta al modificar la biomasa del calamar gigante en los ecosistemas del alto, centro y sur del Golfo de Cali- fornia (AGC, CGC, SGC), sur de la Península de Baja California (SPBC), norte y centro de Perú (NCP) y centro de Chile (CC).	29
11.	Valores p y del coeficiente de correlación (ρ) de las prueba de correlación de spearman de los cinco escenarios (E) en cada ecosistema. Los valores en negritas son los escenarios que presentan un valor $p < 0.05$	31
12.	Datos de entrada requeridos para el Ecopath	57

13.	Especies que conforman los grupos funcionales del Ecosistema del Alto Golfo de California.	65
14.	Especies que conforman los grupos funcionales del centro del Golfo de California.	67
15.	Especies que conforman los grupos funcionales del sur del Golfo de California.	69
16.	Especies que conforman los grupos funcionales del sur de la Península de Baja California.	71
17.	Especies que conforman los grupos funcionales de la Bahía de Sechura. . .	73
18.	Especies que conforman los grupos funcionales del norte y centro de Perú. .	75
19.	Especies que conforman los grupos funcionales del centro de Chile.	77

Glosario

Anomalía de temperatura: Es el alejamiento de un valor de referencia o de la media a largo plazo. Una anomalía positiva indica que la temperatura observada era más caliente que el valor de referencia, mientras que una anomalía negativa indica que la temperatura fue más fría que el valor promedio.

AMO: Conocido como la oscilación multidecadal atlántica, es un fenómeno oceánico que aparece en el Atlántico Norte teniendo una cuasi-duración de 70 años. Durante este ciclo se presentan fases frías y cálidas, cada una, de 20 a 40 años aproximadamente y los cambios entre los valores son de alrededor de 1.8 °C. Tiende a presentarse en la mayor parte del océano, comprendiendo entre Groenlandia y el Ecuador, e incluso pudiendo afectar el Pacífico Norte. Debido a su alcance influye en la temperatura del aire y la precipitación de gran parte de Norteamérica y Europa; por lo cual se ha asociado con la frecuencia de sequías y de los huracanes más intensos ([Jiménez-Quiroz, 2018](#)).

Atributos de ecosistema: Índices que estima el modelo Ecopath, con los cuales se puede determinar el grado de organización, estructura y funcionalidad de un ecosistema.

Cóngridos: Familia de peces teleósteos del orden Anguilliformes, distribuidos por el océanos Atlántico, Índico, y Pacífico. Poseen cuerpo alargado anguiloforme y hocico chato, piel desnuda, sin escamas, línea lateral completa, con aletas pectorales. Se alimentan de pequeños peces y crustáceos mayormente en la noche.

Ecosistema: Es cualquier unidad que incluya a todos los organismos (*comunidad biótica*) de un área dada que interacciona con su ambiente físico, de manera que un flujo de energía conduce a estructuras bióticas definidas con claridad; y al mismo tiempo, un reciclaje de materiales entre los componentes vivos y sin vida ([Odum & Barret, 2006](#)).

Ecopath: Es un modelo que permite construir y representar la organización, la estructura y la funcionalidad de los ecosistemas empleando los flujos tróficos de las especies que lo conforman. Se encuentra plasmado en el software Ecopath with Ecosim (Versión 6.5).

Ecosim: Es una reexpresión de la formulación del Ecopath a un modelo dinámico, que permite generar simulaciones para estudiar los efectos de las variables a elegir en las poblaciones de los organismos del sistema. Se encuentra plasmado en el software Ecoath with Ecosim (Versión 6.5)

ENSO: Sus siglas significan El Niño-Oscilación del Sur, es un cambio en los patrones oceánico-atmosféricos en la parte central y oriental del Pacífico Tropical, durando de 3 a 7 años. Presenta dos etapas opuestas, la primera es una fase de calentamiento fuerte acompañado de lluvias intensas en el Pacífico Oriental, conocido como el Fenómeno de El Niño; y la segunda es una fase de enfriamiento extremo llamada La Niña. Esta oscilación de la temperatura climática se relaciona con el fenómeno de Oscilación del Sur, que provoca una elevación de la presión atmosférica en el Pacífico Oeste y una disminución en el este; que a su vez relaja los vientos alisios aumentando la temperatura oceánica en esta zona del Pacífico (El Niño) ([NOAA, 2018b](#)).

Estabilidad: Capacidad de los ecosistemas para permanecer sin cambios importantes en su estructura ante las perturbaciones ([Zetina-Rejón, 2004](#)).

Flujo: Es un vector de energía (en este caso biomasa) que describe una trayectoria y una magnitud para cada compartimiento dentro de la red trófica ([Martínez, 2016](#)).

Forrajeo: Son todas aquellas conductas asociadas tanto a la obtención como al consumo del alimento. Por ejemplo: buscar, manipular y digerir la comida.

Grupo funcional: Especie o grupo de especies que pueden presentar afinidades taxonómicas y/o hábitos alimenticios similares. Asimismo, pueden ser las especies de mayor importancia comercial para una pesquería o las más abundantes del medio ([Martínez, 2016](#)).

IPCC: Acrónimo en inglés "*Intergovernmental Panel on Climate Change*", conocido como El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Fue establecido en 1988, con la misión de proveer información científica, técnica y socioeconómica actual sobre el riesgo del cambio climático provocado por la actividad humana, sus posibles consecuencias, y así como también, opciones para adaptarse y mitigar efectos ([Gitay et al., 2002](#)).

Modelo: Es una formulación simple o compleja que simula un fenómeno o procesos del mundo real; y a través del cual, se pueden realizar predicciones de dicho evento para su comprensión. Pueden ser *informales*, expresándose en un lenguaje no formal ni preciso sino de forma simbólica, por ejemplo: verbal o gráfico. Asimismo, los que expresan un lenguaje específico y concreto (*formales*), son más precisos permitiendo aplicarlos y compararlos de forma exacta; como los modelos estadísticos o matemáticos ([Odum & Barret, 2006](#)).

Nivel trófico: Posición que ocupa un organismo en la trama trófica de acuerdo a sus hábitos alimenticios ([Martínez, 2016](#)).

Período cíclico: Es una tendencia en el tiempo que presenta de manera periódica, en la cual un estado que se mantiene durante cierta época regresa a una configuración precedente.

Perturbación: Una perturbación es un suceso discreto en el tiempo (puntual, no habitual) que altera la estructura de los ecosistemas, de las comunidades o de las poblaciones y cambia los recursos, la disponibilidad de hábitat aptos y/o el medio físico.

Resiliencia: Característica que posee el ecosistema para responder a las perturbaciones o disturbios, la cual depende de su capacidad de resistir o absorber los efectos del fenómeno para recuperar su estado inicial anterior al evento.

Respiración: Serie compleja de reacciones químicas en todos los organismos, donde se obtiene energía de los compuestos orgánicos que son ingeridos, para el mantenimiento de las actividades celulares, ya sea creación de tejido o generación de energía. Así mismo, son los flujos de un grupo que no son reutilizables por ningún otro grupo del sistema ([Zetina-Rejón, 2004](#)).

Rol ecológico: Hace referencia al papel o función que poseen los organismos en el ecosistema y su posición dentro de las variables ambientales. También se le puede conocer como nicho ecológico en la literatura.

Téutidos: Nombre técnico del orden Teuthida al cual pertenecen los moluscos cefalópodos comúnmente conocidos como calamares. Contiene dos subórdenes, Myopsina y Oegopsina. Son organismos marinos y carnívoros ([Boyle & Rodhouse, 2008](#)).

Resumen

El calamar gigante es una de las especies de gran importancia económica y ecológica en las regiones del Pacífico Oriental. En este sentido, se ha abierto el debate de que puede emplearse para entender y comprender los ambientes marinos. Por consiguiente, el objetivo de la investigación fue identificar su papel ecológico y su contribución en la resiliencia de los ecosistemas donde se distribuye. Se trabajó con modelos de balance de masas (Ecopath) de siete regiones en México, Perú y Chile. Para describir su rol trófico se emplearon dos técnicas multivariadas. Los análisis de componentes principales (ACP) determinaron con que atributos ecosistémicos se asocian las especies. Los análisis de clusters identificaron agrupaciones de especies con respecto a su similaridad. Posteriormente, se realizaron simulaciones (Ecosim) durante un periodo de 100 años, utilizando anomalías de temperatura, para forzar la biomasa del calamar gigante y estimar la resiliencia en cinco escenarios. Para determinar si los cambios anuales de biomasa y de resiliencia, presentaron una correlación significativa en alguno de los escenarios. Se indentificó que *D. gigas* es una especie que esta asociada a procesos de producción y consumo en todos los ecosistemas, y en el sur de la Península de Baja California, el centro del Golfo de California, y el norte y centro de Péru, la producción se relacionó con el atributo de orden. Así mismo, las especies se agruparon cuando se presentó el mismo tipo atributo, indicando funciones similares; y cuando se presentó más de un atributo, indicó relaciones tróficas entre los organismos. Con respecto a las simulaciones, varias especies presentaron fluctuaciones fuertes en sus biomazas al modificar las tasas de producción de *D. gigas*, por ejemplo: los cetáceos, tiburones y rayas, pinnípedos, otros cefalópodos, aves marinas, crustáceos, merluza, grandes y pequeños peces pelágicos. Por último, en los ecosistemas el centro y sur del Golfo de California, los cambios anuales de biomasa del calamar gigante si presentaron una correlación significativa en los cambios de resiliencia en alguno de los escenarios. En cambio, en los demas ecosistemas no se observó alguna correlación entre estas variables. A manera de conclusión, el calamar gigante es un organismo que influye como depredador y presa en todos los ecosistemas, y puede fungir como especie clave de ciertas regiones, debido a que su producción se relaciona con el orden del sistema. Del mismo modo, solo en los ecosistemas donde ejerce un fuerte consumo en sus presas, sus cambios de biomasa anual repercuten en el indicador de resiliencia.

Palabras clave: *Dosidicus gigas*, análisis de componentes principales, Ecopath, Ecosim, resiliencia.

Abstract

The giant squid is one of the species of great economic and ecological importance in the Eastern Pacific regions. In this sense, the debate has opened that can be used to understand and understand marine environments. Therefore, the objective of the research was to identify its ecological role and its contribution to the resilience of the ecosystems where it is distributed. We worked with mass balance models (Ecopath) of seven regions in Mexico, Peru and Chile. To describe its trophic role, two multivariate techniques were used. The principal components analysis (PCA) determined with what ecosystem attributes the species are associated. The cluster analyzes identified groupings of species with respect to their similarity. Subsequently, simulations (Ecosim) were conducted over a period of 100 years, using temperature anomalies, to force the giant squid biomass and estimate resilience in five scenarios. To determine if the annual changes of biomass and resilience, presented a significant correlation in any of the scenarios. It was identified that *D. gigas* is a species that is associated to processes of production and consumption in all ecosystems, but in the south of the Peninsula of Baja California, the center of the Gulf of California, and north and center of Peru, the production was related to the attribute of order. Likewise, the species were grouped when the same type attribute was presented, indicating similar functions; and when more than one attribute was presented, indicated trophic relationships between organisms. With respect to the simulations, several species showed strong fluctuations in their biomass by modifying the production rates of *D. gigas*, for example: cetaceans, sharks and rays, pinnipeds, other cephalopods, seabirds, crustaceans, hake, large and small pelagic fish. Finally, in the ecosystems from the central and south Gulf of California, the changes in the giant squid biomass and a significant correlation in the resilience changes in some of the scenarios. In contrast, in the other ecosystems there is no correlation between these variables. By way of conclusion, the giant squid is an organism that influences as predator and prey in all ecosystems, and can act as a key species of certain regions, because its production is related to the order of the system. In the same way, only in the ecosystems where it exerts a strong consumption of their prey, its changes of annual biomass have an impact on the resilience indicator.

Keywords: *Dosidicus gigas*, principal component analysis, Ecopath, Ecosim, resilience.

1. Introducción

El manejo y administración convencional de los recursos naturales, se sustenta en estudios que se basan en modelos que evalúan poblaciones con cierto valor económico o ecológico. Sin embargo, en diversos casos no se tiene la efectividad esperada, debido en gran parte a la influencia de los factores ambientales y de los cambios en los ecosistemas; los cuales, al no incorporarse en los análisis, provocan con ello incertidumbre y menor probabilidad de éxito hacia las medidas de manejo implementadas (Arreguín-Sánchez, 2014a). Ante tal panorama, ciertos autores (Jordán *et al.*, 2006) mencionan que emplear modelos de evaluación multiespecífica ayudan a comprender el comportamiento de las especies sujetas al aprovechamiento pesquero, al conocer el efecto de sus relaciones con las demás especies del medio y su entorno. Por consiguiente, reconsiderar un enfoque que aborde una evaluación más amplia, de carácter holístico (dinámica del ecosistema, poblaciones y medio ambiente) es pertinente para la gestión y administración de los recursos naturales vivos.

Una de las pesquerías que se ha convertido en una actividad pesquera significativa en varias regiones del Pacífico (Chile, México y Perú) es la del calamar gigante (*Dosidicus gigas*). En México, en el Golfo de California, esta actividad genera una importante derrama económica (Nevárez-Martínez *et al.*, 2008). En otro aspecto, se genera ciertas controversias científicas, debido a las amplias fluctuaciones en los volúmenes de biomasa de la especie que se presentan de manera impredecible, llegando en algunos años al cierre total de la pesquería debido a la virtual desaparición del organismo de la zona de pesca (Chong *et al.*, 2005); razón por la cual se le identifica como una pesca oscilante (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

Entre las posibles causas a los cambios de dichos volúmenes de captura ha sido atribuidos a cambios en la distribución y abundancia de sus presas (Ehrhardt *et al.*, 1986; Nevárez-Martínez *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos autores sugieren que la variabilidad que presentan las capturas es debida a la fuerte influencia interanual del evento ENSO en el sistema (Lavín *et al.*, 2003; Bazzino-Ferreri *et al.*, 2007; Herrera-Cervantes *et al.*, 2007; Lluch-Cota *et al.*, 2007). Por ejemplo, en 1992 se registraron altos volúmenes de captura en las costas de Chile y Perú, disminuyendo el stock hasta desaparecer en 1998; según Rocha & Vega (2003) los cambios ambientales del evento El Niño 1997-1998 son los responsables de dicho evento. Así mismo, bajo la influencia de este fenómeno, se ha visto que el rango de su distribución aumenta e invade con más frecuencia nuevos ecosistemas tanto en el norte como el sur del Pacífico de América (Field *et al.*, 2007, 2013; Zeidberg & Robison, 2007; Rodhouse, 2008). En relación a su efecto invasivo, ha sido un tema de debate en las evaluaciones pesqueras de la merluza en Chile (Arancibia & Neira, 2008; Holmes *et al.*,

2008).

Independientemente de la importancia socioeconómica del organismo, varios autores (Gilly *et al.*, 2006; Rosas-Luis *et al.*, 2008) han externado que *D. gigas* es una especie clave en la distribución de los flujos de energía en la columna de agua en los ecosistemas, debido a su capacidad de alimentarse de noche en aguas superficiales, hasta aguas profundas donde permanece en el día (Gilly *et al.*, 2006). Por lo cual, posee un amplio nicho trófico, alimentándose de una gran variedad de presas; y al contar con buenas herramientas de caza (tentáculos, brazos prensiles y un sistema sensorial eficiente), lo convierten en un depredador voraz (Yatsu *et al.*, 1999; Boyle & Rodhouse, 2005). De acuerdo a esto último, Rosas-Luis *et al.* (2008) mencionan que en el Golfo de California esta especie funge como un depredador que compite con otros depredadores tope, y como presa es un elemento determinante en el tamaño poblacional de mamíferos marinos, en especial los cachalotes. Entonces, su capacidad para influir en el sistema como depredador y presa está relacionado con sus características fisiológicas, pudiendo tolerar un amplio rango de factores ambientales (por ejemplo, temperatura y oxígeno); que a su vez facilita su distribución geográfica y batimétrica en el Pacífico Oriental (Zeidberg & Robison, 2007; Gilly *et al.*, 2013; Ruiz-Cooley *et al.*, 2013; Alegre *et al.*, 2014).

Las características anteriores, el rol que juega la especie en la red trófica y su respuesta a los cambios ambientales en su corto ciclo de vida, sugieren que el calamar gigante podría ser un organismo determinante para la resiliencia de los ecosistemas donde habita.

2. Marco Teórico

2.1. Antecedentes

El manejo con enfoque ecosistémico (MEE) busca mantener y restaurar la salud, la productividad, la resiliencia y la biodiversidad de los sistemas marinos y promover así una mejoría en la calidad de vida de las personas que dependen de ellos; definiendo los regímenes de manejo con base en la investigación científica enfocados en aspectos relevantes de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (PNUD, 2016).

La implementación del enfoque ecosistémico en el manejo de las pesquerías tiende actualmente a ser considerado como una herramienta que puede aclarar varias interrogantes en la gestión de los recursos acuáticos. Sin embargo, son pocas las aplicaciones prácticas que han sido llevadas a cabo con este enfoque, debido en parte, a la complejidad de las interacciones entre los elementos que conforman las redes tróficas (Carrillo *et al.*, 2009).

Entre las alternativas más utilizadas para cuantificar las interacciones tróficas en los sistemas explotados, podemos mencionar al modelo Ecopath con Ecosim (EcE). Ecopath asume balance de masas para la construcción de modelos tróficos en un área determinada (Bayle-Sempere *et al.*, 2013). Varios autores (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2007; Díaz-Uribe *et al.*, 2007; Medina *et al.*, 2007; Cruz-Escalona *et al.*, 2013; Martínez, 2016) han implementado este modelo identificando la estructura del ecosistema y la influencia de cada grupo funcional en los flujos trófico del mismo. Esto a su vez permite estudiar los atributos que se relacionan con los flujos energía dentro de una red trófica, la dirección y la magnitud del tránsito de la biomasa, y el impacto entre las especies ante una perturbación (Plagányi, 2007). Los modelos tróficos dan indicios de los cambios en el tiempo y espacio que puede presentar un ecosistema, mediante simulaciones para explorar impactos pasados y futuros que ejercen la pesca y los factores forzantes (Martínez, 2016).

Un estudio a mencionar bajo esta línea de investigación es el realizado por Tam-Málaga *et al.* (2009) con la merluza peruana (*Merluccius gayi peruanus*), donde se le aplicaron simulaciones a un modelo ecotrófico de la corriente peruana, en dos estadios de la merluza, para obtener criterios de evaluación con base a un enfoque ecosistémico. Se exploraron escenarios de recuperación de la especie y las causas de su declive. Los resultados sugirieron que la reducción poblacional de la merluza se atribuye más a factores biológicos (relaciones tróficas) y la presión de pesca, que a factores ambientales. Así mismo, cuando el stock de merluza se encuentra en bajos niveles poblacionales su resiliencia es limitada.

Arancibia & Neira (2008) llevaron a cabo una valoración del efecto de la depredación del calamar gigante sobre las poblaciones de la merluza chilena (*Merluccius gayi*) para determinar si la abundancia de la primera determinaba el volumen de las capturas de

la segunda, en dos diferentes períodos. En ambos períodos, el canibalismo en *M. gayi* y el esfuerzo pesquero fueron las principales causas de los bajos valores de abundancia. No obstante, cuando se simuló un incremento en la biomasa del calamar, así como del esfuerzo pesquero, los niveles de juveniles y adultos de merluza tuvieron a disminuir.

Sin duda, uno de los puntos del MEE es el análisis de los roles ecológicos de las especies en el ecosistema, debido a que los patrones de comportamiento, hábitos alimenticios y las relaciones intraespecíficas e interespecíficas conforman las rutas por donde fluye la energía en todo el sistema. La manera en la que se distribuyen los flujos de energía entre las especies determina la importancia de una población/especie cualquiera en el sistema. Por tanto, al identificar que especies son claves ya sea en el orden, la estructura o el funcionamiento del ecosistema, contribuye las bases para dirigir políticas de manejo pesquero desde la perspectiva del recurso objetivo y como este se vincula al resto del ecosistema (Martínez, 2016).

Ciertos autores (Ruzicka *et al.*, 2007; Riofrío-Lazo *et al.*, 2012) que emplearon este enfoque, pudieron discernir la relevancia del organismo en el ecosistema. Ruzicka *et al.* (2007), observaron que las medusas son depredadores dominantes del zooplancton en verano cuando las surgencias son fuertes en la región de Oregón. Debido a que compiten con los pelágicos menores, y desviando la producción de los niveles inferiores de la red a los superiores. Riofrío-Lazo *et al.* (2012) se percataron que la vaquita de mar, en conjunto con demás mamíferos marinos, aves marinas y peces de nivel trófico alto, contribuyen al mantenimiento del orden del ecosistema y al retirar alguno de estos grupos del sistema la organización del sistema se modifica.

En cambio, para especies que se encuentran en un aprovechamiento pesquero constante, Martínez (2016) identificó el papel del mero rojo (*Epinephelus morio*) en la plataforma continental de Yucatán. El cual, al estar asociado a los atributos de nivel trófico, consumo y orden del ecosistema, la especie contribuye de manera importante en mantener la estabilidad del ecosistema. Entonces, es un depredador tope, con hábitos generalistas regulando la abundancia de sus presas en el sistema.

Este tipo de herramientas de modelación puede ser empleado para obtener el certificado del Consejo de Administración Marina (CAM); el cual uno de los requerimientos es brindar conocimiento de la importancia ecológica de las especies que avalan su aprovechamiento pesquero. Con el fin de brindar las bases para dicha promoción en la pesquería del complejo sardina, Hernández-Padilla *et al.* (2017) utilizaron dos de las especies (*Opisthonema libertate* y *Centregraulis mysticetus*) que conforman esta pesquería para valorar el su rol ecológico. Los resultados arrojan un gran peso para el mantenimiento del orden en el ecosistema y por tanto influyen en la resiliencia de este.

Para la zona central del Golfo de California [Rosas-Luis *et al.* \(2008\)](#) realizaron una evaluación para determinar el papel del calamar gigante, ya que el organismo representa una de las mayores pesquerías en la zona. De 1980 al 2002, los autores observaron una reestructuración en los flujos tróficos. Donde *D. gigas* es un fuerte competidor en el medio pelágico, debido a los bajos volúmenes de tiburones, grandes peces pelágicos y mamíferos marinos. Por lo que, el calamar se posicionó como un depredador importante de la región, impactando las poblaciones de mictóficos y cangrejos rojos. Así mismo, es la principal fuente de consumo de tiburones y mamíferos marinos. Entonces, esta especie es de gran importancia al redireccionar los flujos de los niveles inferiores a los superiores en el ecosistema.

Una de las perspectivas que pueden ser abordadas bajo este enfoque, en caso de ocurrir algún disturbio, es tratar de conocer el grado de vulnerabilidad de un ecosistema. Esto último no ha sido abordado en algún estudio relacionado al calamar gigante; sin embargo, sería pertinente determinar que tanto contribuye esta especie a la resiliencia de los ecosistemas, o si la distribución *D. gigas* se ve influenciada por la vulnerabilidad relativa en los mismos.

Así mismo, es posible responder preguntas como ¿Qué tanta capacidad posee un ecosistema para contener el impacto de un evento sin cambiar los procesos de organización, estructura y función? Por ejemplo, [Arreguín-Sánchez \(2014b\)](#) responden esta pregunta contrastando matrices de consumo de cincuenta modelos tróficos de diferentes partes de mundo, para determinar el grado de resiliencia en los sistemas. Concluyeron, que la resiliencia se incrementa a mayores latitudes, pudiendo ser una causa la alta especiación en las dietas en las regiones tropicales, siendo un reflejo de una gran limitación de los flujos de energía. Así mismo, cuando el ecosistema se encuentra en estrés la resiliencia es menor, haciendo referencia al estrés por cambio climático.

2.2. Justificación

Las variaciones ambientales repercuten en gran medida a los organismos. Detectar el impacto de las variables ambientales en los organismos nos permiten comprender la variabilidad natural en el entorno ([Lluch-Cota *et al.*, 2006](#)). En este sentido, emplear especies clave en la red trófica podrían ayudar a conocer y comprender la variabilidad natural que se presenta en el sistema y los procesos asociados. Debido, a que se ha mencionado que un limitado número de organismos clave controla los procesos funcionales del ecosistema, al constituir nodos esenciales en la red trófica. Por consiguiente, se asume que sus interacciones contribuyen en gran medida a la resiliencia y a mantener el orden en el sistema ([Melián & Bascompte, 2002](#)).

En el caso del calamar gigante, se ha explorado poco la relevancia de su papel ecológico en los ecosistemas donde se distribuye. No obstante, se ha mencionado que las variables ambientales repercuten en los cambios de su abundancia, pero aún no se han propuesto mecanismos ecológicos que expliquen dicha variabilidad. Se desconoce, por ejemplo, si las variables ambientales motivan algún cambio en el rol ecológico del calamar gigante dentro de los ecosistemas; o bien, qué tanto influyen estos cambios de abundancia del organismo en la resiliencia de los ecosistemas. Bajo estas consideraciones, emergen preguntas científicas de gran interés, como las siguientes:

¿Qué papel juega el calamar gigante en la organización, función y estructura en el ecosistema?

¿Es determinante el calamar gigante en la resiliencia de los ecosistemas, así como en el control de flujos tróficos?; y si es así, ¿Cuáles son las repercusiones para el ecosistema en épocas contrastantes de alta y baja abundancia?; o,

Si las variables ambientales repercuten en la dinámica trófica del calamar gigante, ¿Cuáles son las implicaciones en la respuesta de la resiliencia del ecosistema, si el calamar contribuye significativamente en esta propiedad del sistema?

2.3. Hipótesis

El papel ecológico del calamar gigante influye grandemente en los flujos tróficos de los ecosistemas donde se distribuye; de tal manera, que los cambios en su abundancia por variabilidad ambiental modifican la capacidad de resiliencia en los ecosistemas.

2.4. Objetivo General

Describir el papel trófico del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en ecosistemas del Pacífico Oriental (México, Perú, y Chile) y su contribución a la resiliencia.

2.5. Objetivos Particulares

1) Describir el papel del calamar gigante en ecosistemas de diferentes regiones del Pacífico Oriental (ecosistemas marinos de México, Perú y Chile).

2) Estimar cambios en la resiliencia de los ecosistemas considerando los efectos del cambio climático sobre la abundancia del calamar gigante, en su historia reciente.

3) Explorar patrones de comportamiento de la relación calamar-resiliencia de los ecosistemas.

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

Para conseguir los objetivos planteados, el primer paso fue seleccionar las zonas de estudio por medio de una revisión exhaustiva en la literatura; zonas donde reportan la presencia de la especie o representa una pesquería en el Pacífico Oriental, con el fin de abarcar la mayor cobertura posible de la distribución de *D. gigas*.

A continuación, se describen las características físicas de los siete ecosistemas marinos distribuidos en México, Perú y Chile:

1) El Alto Golfo de California (AGC): es una región marina de unos 36,000 km². Es una zona encerrada al oeste por la península de California, al este por el continente americano y al sur por las islas de Ángel de la Guarda y Tiburón. En la porción más al norte se encuentra el delta y la boca del río Colorado. La profundidad tiende a variar latitudinalmente, en el norte es más somero de 2 a 30 m y en el sur es más profundo de 200 a 400 m. Uno de los aspectos que ha marcado a la región, es la retención río arriba y diversificación de la corriente del río Colorado; situación que ha privado al AGC de las descargas de agua dulce, provocando cambios en la salinidad y patrones de circulación. Sin embargo, el AGC es uno de las ecosistemas con una alta producción y biodiversidad debido a las surgencias estacionales y a la fuerte mezcla de mareas (Lercari & Arreguín-Sánchez, 2008) (Fig. 1).

2) El centro del Golfo de California (CGC): se encuentra en la plataforma continental del estado de Sonora entre los 29°30'N 112°30'O y los 25°30'N 109°O. Con una profundidad que va de los 5 a 65 m, cubriendo un área de 27,900 km² (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002). Es una región muy dinámica debido a las corrientes de marea, el esfuerzo del viento, las surgencias y un calentamiento elevado. Las surgencias ocurren frente a la costa oriental con vientos del noroeste de diciembre a mayo (invierno), y frente a la costa de Sonora con vientos del sureste de julio a octubre (verano); junio y noviembre son períodos de transición. La temperatura superficial varía marcadamente de invierno a verano, donde las temperaturas oscilan entre los 16°C y 31°C. Así mismo, es una zona donde se presentan grandes capturas de pelágicos menores, camarones y jaibas, peces demersales y calamar gigante (Velázquez-Abunader, 2011) (Fig. 1).

3) El sur del Golfo de California (SGC): se localiza sobre la plataforma del sur de Sinaloa, desde la del río San Lorenzo (107°27'O y 24°10'N) hasta la boca de Teacapán

(105°50'O y 22°22'N). Su profundidad abarca los 20 a 140 m, cubriendo una extensión aproximada de 6,250 km². En esta zona, el sustrato marino dominante es limo-arcilloso y arcilla limosa, distribuyéndose paralelamente a la costa. La temperatura del agua en la plataforma varía menos hacia el fondo, donde la concentración de oxígeno es mínima comparada con la parte somera e intermedia. En cuanto a la salinidad, fluctúa poco en el fondo, permitiendo la presencia de ictiofauna demersal. Así mismo, se encuentra sometido a la influencia de varios ríos y sistemas lagunares, donde el escurrimiento anual es de unos 4.5 km³. Debido a los vientos que soplan a finales de invierno y principios de primavera, y a los bancos rocosos frente a las costas de Sinaloa, se favorecen las surgencias que permiten el afloramiento a la superficie de agua subsuperficial rica en nutrientes, acelerando la producción de fitoplancton que a su vez fertilizan las aguas de la zona fótica, donde se desarrolla abundantemente la trama trófica (Salcido-Guevara, 2006) (Fig. 1).

4) El sur de la Península de Baja California (SPBC): la distribución de este ecosistema, es de unos 4,000 km². Incluyéndose una porción considerable dentro de la Zona Económica Exclusiva de México y la región de Los Cabos (Cabo San Lucas, San José del Cabo y Bellavista). Es una zona árida con una larga línea de costa. En promedio la temperatura es de unos 24°C, en enero la temperatura ronda los 16°C y en agosto los 29 °C. La corriente de California fluye a lo largo de la costa oeste, produciendo eventos de surgencias de agua fría y una zona de mezcla todo el año. En los límites de la costa este del Golfo de California, el agua de mar es más cálida con muchas rocas y arrecifes de coral. En esta zona se presentan surgencias causadas por los vientos estacionales y giros geostroféicos. Debido a lo anterior, ambas costas soportan todo el año pesquerías comerciales y recreacionales de las especies pelágicas. Siendo los recursos pesqueros más importantes los peces pelágicos menores (sardinias), los tiburones, el calamar gigante y el marlín; las capturas de las especies destinadas a la recreación se presentan por arriba de las 50 millas náuticas (MN) de la costa. La pesca deportiva genera una derrama de 1.2 mil millones de dólares al año, soportando unos 25 mil trabajos (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2012) (Fig. 1).

5) La Bahía de Sechura (BS): se localiza al norte de Perú (5.6°S, 80.9°W) en la provincia del mismo nombre. Delimitada al norte por Punta Gobernador y Punta Aguja al sur, tiene una extensión aproximada de 89 km de línea de costa y un área de 1,120 km². Su borde costero se caracteriza por la presencia de humedales conformados por varios esteros y manglares. Posee una profundidad que va de los 30 a los 80 m. Se le considera una zona de transición, entre el agua fría transportada desde el sur por la corriente de

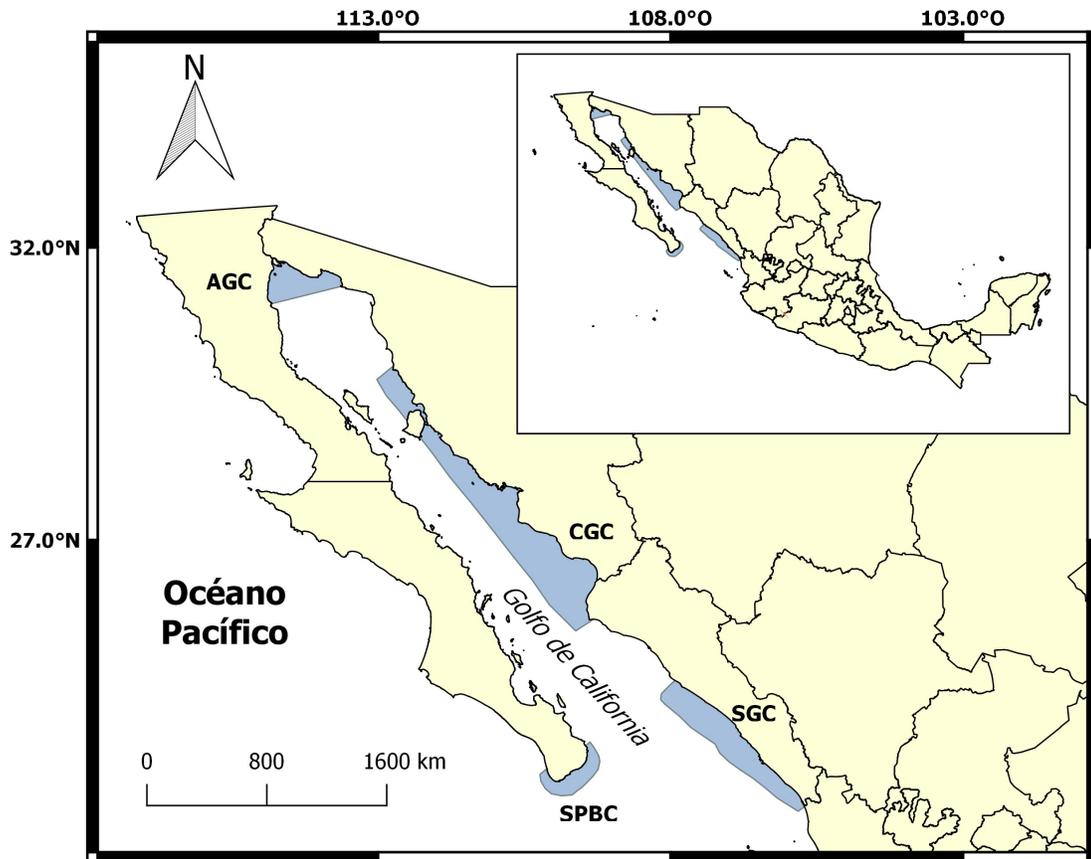


Figura 1. Zona de estudio del hemisferio norte en el Pacífico Oriental. Los recuadros azules representan los ecosistemas a estudiar: el Alto Golfo de California=AGC, el centro del Golfo de California=CGC, el sur del Golfo de California=SCG, el sur de la Península de Baja California=SPBC

Humboldt y el agua cálida que proviene de la región ecuatorial tropical (IMARPE, 2007). En condiciones normales de surgencias, esta zona de transición se aprecia al norte de la bahía, sin embargo esta se desplaza al sur debido al efecto de las olas Kelvin que arriban a la costa durante eventos ENSO. En relación a las surgencias, la bahía muestra una alta productividad primaria debido a la disponibilidad de nutrientes y condiciones relativas de agua cálida cuando se compara con altas latitudes (temperatura promedio de 20°C). Para este trabajo, la zona a trabajar dentro de la bahía comprende unos 400 km² (Taylor *et al.*, 2008b) (Fig. 2).

6) El norte y centro de Perú (NCP): esta región se extiende desde 4°S a 16°S y hasta las 60 MN de la costa, cubriendo un área de aproximada de 165,000 km². Se encuentra en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), donde se presenta

mayor producción de peces por unidad de área respecto a cualquier otra región oceánica del globo. La gran producción es resultado de la interacción de los vientos dominantes del Ecuador a lo largo de la costa y de giros ciclónicos, produciendo el transporte de Ekman. En consecuencia, facilitan surgencias que portan agua fría, rica en nutrientes y provocan una alta productividad en las costas peruanas. Los efectos de El Niño y de la variabilidad climática son más notables en esta región que en otra parte del Pacífico; estos fenómenos repercuten en una baja producción primaria y una pobre ventilación, donde las aguas superficiales oxigenadas se superponen a una zona mínima de oxígeno intensa y extremadamente somera. El SCH está conformado por cuatro masas de agua: el Agua Costera Fría, el Agua Superficial Subtropical, el Agua Superficial Ecuatoriana y el Agua Superficial Tropical. Esto a su vez, influye en la variación de salinidad que va de 34.00 a 35.10 ppm; con respecto a la temperatura, varía de 15° a 26°C durante el año (Espinoza, 2014) (Fig. 2).

7) El centro de Chile (CC): se extiende desde los 33°S a los 39°S, y desde la línea de costa hasta 30 MN hacia el oeste, cubriendo un área de 50,000 km² (Fig. 2). Se localiza en la porción sur del SCH, uno de los cuatro mayores ecosistemas de surgencias del límite oriental. Se reportan para la zona niveles de producción primaria de 20 g/C/m²/d, favorecidas por la presencia de surgencias estacionales (septiembre-marzo), lo cual permite el desarrollo de biomasa de recursos pesqueros que pueden alcanzar más de 4.5 millones de toneladas. Los vientos del oeste forman dos brazos que van de norte a sur; los brazos del norte conforman el flujo principal del SCH, el cual se dirige hacia el Ecuador a lo largo del margen de la cuenca uniéndose a la corriente Sur Ecuatorial en bajas latitudes, al norte de Perú y Ecuador. El flujo principal del SCH se localiza hacia el mar dentro de un sistema de flujos costeros más estrechos; sin embargo, cerca de la costa, en conjunción con vientos locales y las surgencias costeras, la corriente costera de Chile fluye hacia al Ecuador, siendo más intensa en verano. Con relación a la variabilidad ambiental, los efectos del fenómeno de El Niño y las oscilaciones interdecadales, repercuten grandemente en la temperatura superficial del mar. La temperatura y salinidad de la zona se ven influenciados por cuatro masas de aguas: el Agua Superficial Subtropical, el Agua Subantártica, el Agua Intermedia Artártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial (Gibson *et al.*, 2007; Neira & Arancibia, 2007).

3.2. Base de datos

La base de datos está conformada de siete modelos EcE publicados, uno por cada región (Tabla 1).

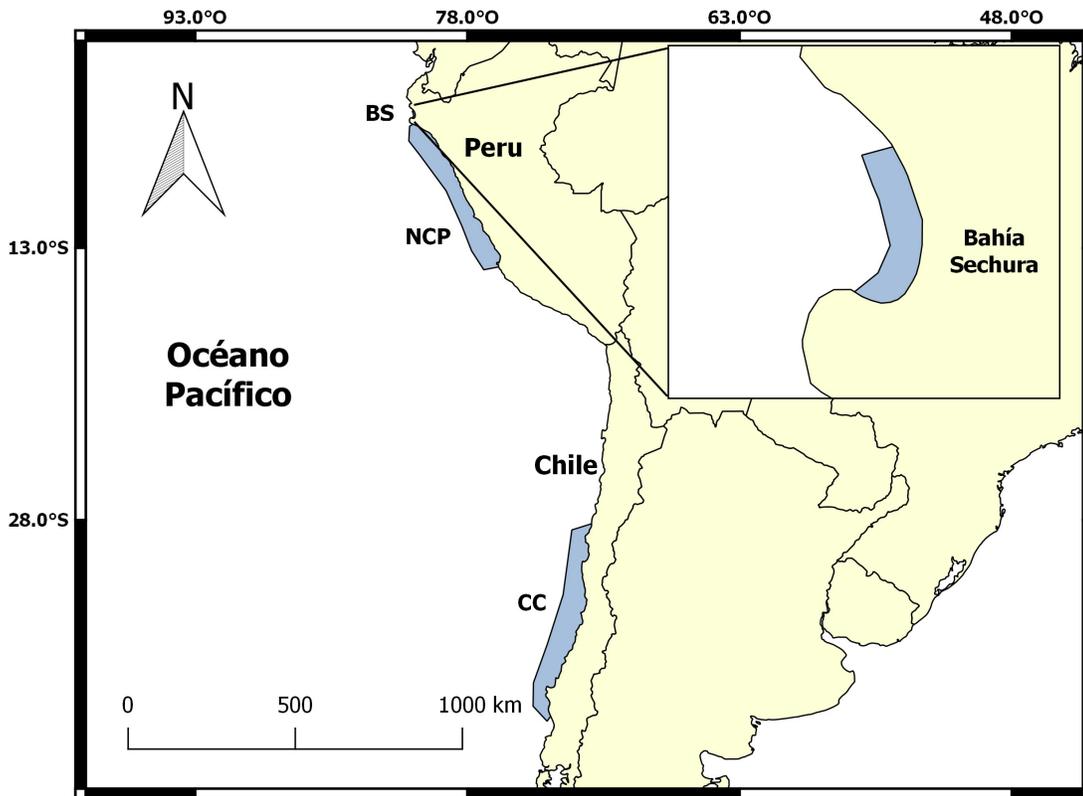


Figura 2. Zona de estudio del hemisferio sur en el Pacífico Oriental. Los recuadros azules representan los ecosistemas a estudiar: la Bahía Sechura=BS, el norte y centro de Perú=NCP, el centro de Chile=CC.

3.3. Metodología y Análisis de datos

3.3.1. OBJETIVO 1. Papel del calamar gigante

En primera instancia se ha de conocer el rol del calamar gigante en la red trófica para saber cómo se vincula con las demás especies del sistema. Para ello, se empleó el modelo Ecopath con Ecosim (EcE; versión 6.5). EcE representa una "foto-fija del ecosistema"; un modelo trófico que asume balance de masas y, en este sentido, ayuda a caracterizar la estructura, función y grado de organización en la red alimentaria (Polovina, 1984; Ulanowicz, 1986; Christensen & Pauly, 1992). Las principales características para elaborar un modelo trófico basado en Ecopath se muestran en el anexo A.1.

Atributos del ecosistema

Ecopath arroja varios indicadores que permiten al usuario emplearlos para valorar el estado del ecosistema. Con el fin de atributos entre diferentes ecosistemas, se emplearon

Tabla 1. Modelos de balance de masas (EcE) ya publicados empleados en el estudio.

País	Ecosistemas	Referencia	Año	No. Grupo
México	AGC	Lercari & Arreguín-Sánchez (2008)	1990 a 2000	34
	CGC	Arreguín-Sánchez <i>et al.</i> (2002)	1978 a 1979	27
	SGC	Salcido-Guevara (2006)	1994 a 1997	37
	SPBC	Cisneros-Montemayor <i>et al.</i> (2012)	1970 a 2010	18
Péru	BS	Taylor <i>et al.</i> (2008b)	1996	21
	NCP	Taylor <i>et al.</i> (2008a)	1997 a 1998	33
Chile	CC	Arancibia & Neira (2008)	2005	31

AGC= el Alto Golfo de California, CGC= el centro Golfo de California, SGC= el Sur del Golfo de California, SPBC= el Sur de la Península de Baja California, BS= la Bahía Sechura, NCP= el norte y centro de Perú, CC= el centro de Chile

proporciones de cambio entre algunas de las medidas de interés. Los atributos empleados son los siguientes (Christensen *et al.*, 2008):

1) Producción/biomasa (P/B). Es la producción por unidad de biomasa consumida. Esta relación es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total usada en estudios de dinámica de poblaciones en cuestiones pesqueras. Por lo cual, $Z = P/B$.

2) Consumo/biomasa (Q/B). Representa la tasa de consumo por unidad de biomasa, definida como la cantidad de alimento ingerido por un grupo expresado con respecto a su propia biomasa en un período considerado.

3) Respiración/biomasa (R/B). Hace referencia a la actividad metabólica del grupo representada como gasto energético por unidad de biomasa. Esta relación es afectada por la fracción del alimento no asimilado GS de manera indirecta. Por tanto, a valores grandes de R/B se tendrán magnitudes de GS menores, caracterizando a organismos más activos en el ambiente; mientras más actividad realice un animal, más energía debe gastarse para mantener esa actividad y más alta será su tasa metabólica. En cambio, cuando la proporción arroja valores bajos de R/B el GS tendera a aumentar, caracterizando a grupos con una actividad metabólica menor.

4) Respiración/asimilación (R/A). Esta proporción representa el gasto de energía por unidad de energía asimilada. Cuando los niveles están por encima de uno, indica que la respiración excede a la asimilación, lo cual no es biológicamente posible. Se observa que, para depredadores tope, la producción es relativamente baja y tendrá valores de R/A

cercanos a 1. Así mismo, en grupos donde el nivel trófico es bajo la producción tiende a ser mayor y valores cercanos al cero de R/A .

5) Producción/respiración (P/R). Se refiere a la cantidad de biomasa producida en proporción al gasto de energía. Al igual, que el atributo de R/A van de los valores de 0 a 1 y es uno de los índices empleados para el balanceo del modelo. Por tanto, cuando $P/R=1$ significa que lo que se produce es lo que se gasta, y en consecuencia es un estado estable, ni aumentan ni disminuye la biomasa. En cambio, si $P/R > 1$, significa que se acumula biomasa por que se asimila más de lo que se gasta; y si $P/R < 1$, la biomasa tenderá a disminuir porque se gasta más de lo que se asimila. Normalmente valores cercanos a 1 se asocia con organismos que invierten energía en producción, como los individuos de niveles tróficos bajos e intermedios; y valores cercanos a 0 se asocia con especies que producen comparativamente menos biomasa por unidad de tiempo, como las especies de los niveles tróficos superiores.

6) Producción/consumo (P/Q). Es equivalente a la eficiencia de conversión alimenticia, y se refiere a la producción en biomasa que un organismo obtiene por consumir una determinada cantidad de alimento. El consumo en los grupos es de 3 a 10 veces más alto que la producción. P/Q tiene valores bajos en depredadores tope y de vida larga, como los mamíferos marinos. En cambio, P/Q será mayor en organismos con niveles tróficos bajos y medios, que son de vida corta y con crecimiento rápido. Los valores de P/Q se encuentran normalmente entre 0.05 y 0.30 (Christensen *et al.*, 2008).

7) Ascendencia/capacidad de desarrollo (A/C). Representa una medida relativa del poder de organización del ecosistema $A/C = \alpha$, donde $0 < \alpha < 1$, siendo $1 - \alpha$ el grado de desorden o ganancia de entropía en el sistema. Valores cercanos 1 indican una mayor densidad en los flujos entre los grupos del sistema implicando una mayor capacidad de autorganización, la cual es una característica asociada a la madurez y desarrollo de un ecosistema Ulanowicz (1986, 2009). La descripción del origen de los conceptos de ascendencia y capacidad de desarrollo se muestran en el anexo A.2.

8) Producción primaria requerida para sostener el consumo ($PPRQ$) y la captura ($PPRC$). Estas proporciones indican cuánta producción primaria en el sistema es requerida para sostener las capturas y los consumos por cada grupo trófico en el ecosistema.

Análisis de datos

Al obtener los atributos del ecosistema estimados por Ecopath, se aplicaron técnicas multivariadas para evaluar la respuesta del calamar en los distintos ecosistemas, con respecto a los índices ecológicos. Dichos análisis fueron realizados en el programa estadístico R-project (R Core Team, 2018). Antes de llevar a cabo las pruebas, se omitieron de los análisis los grupos funcionales de nivel trófico bajo y con altos valores de ascendencia, debido a que ejercen gran influencia en la variación total con respecto a los demás grupos, enmascarando la relación entre depredadores y presas del calamar, así como la respuesta hacia los atributos considerados.

Antes de realizar el análisis de componentes principales (ACP), se determinó si las correlaciones de las variables son significativas para justificar el ACP. Esta comprobación se realizó con la prueba de Bartlett. La cual busca rechazar la hipótesis nula ($p < 0.05$) de que la matriz de correlación es igual a la matriz de identidad. Calcula un estadístico basado en el coeficiente de determinación de la matriz de correlación de spearman.

El ACP reduce la dimensión de los datos, al determinar un menor número de variables (componentes) no correlacionadas que resumen la máxima variabilidad acumulada de las originales. Permitiendo ordenar las observaciones (grupos funcionales) y las variables (atributos) sobre el sistema de coordenadas de los componentes, que poseen la máxima varianza explicada, con el fin de explorar relaciones entre ellas. Se consideraron solo los atributos que tuvieran valores iguales o mayores del 0.7 en las cargas factoriales, que son las correlaciones entre las variables originales y los componentes principales. Este análisis permitió identificar los atributos asociados al calamar gigante en el ecosistema (su respuesta), y los grupos funcionales que se vincularon a los mismos atributos, indicando un respuesta similar en el ecosistema.

Por último, se emplearon análisis de clústeres para identificar cuantas asociaciones de especies existen en el ecosistema, indicando que estos conjuntos presentaron una afinidad trófica fuerte; y al mismo tiempo, en que grupo se encuentra el calamar gigante. Esto a su vez, fue contrastado con los conjuntos de especies relacionados con los mismos atributos del calamar gigante de los ACP; y de esa manera comprender de mejor forma el dinamismo trófico de las interacciones de *D. gigas* en los sistemas. En estas pruebas se utilizó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, en conjunto con el vínculo de unión media no ponderada (promedio), donde el número de clústeres se fijó al 80 % de similaridad en grupos. Para determinar, que los dendrogramas reflejaron el mejor ajuste de distancias verdaderas entre los objetos que se clasificaron, se llevó a cabo una correlación cofenética.

3.3.2. OBJETIVO 2. Resiliencia en los ecosistemas

Descripción de Ecosim

La siguiente etapa de la investigación es estimar cambios en la resiliencia de cada ecosistema. Por lo cual, se utilizó el modelo Ecosim, el cual expresa la dinámica trófica del ecosistema a través de una serie de ecuaciones diferenciales acopladas derivadas de las ecuaciones lineales del Ecopath (Walters *et al.*, 1997; Christensen & Walters, 2004). La forma general de la ecuación de Ecosim para cada grupo es la siguiente:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - MO * B_i + F_i * B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad (1)$$

Donde dB_i/dt representa la tasa de cambio de biomasa, B_i del grupo i durante un cierto intervalo de tiempo. $f(B)$ es la tasa de producción, que es una función de B_i cuando la especie i es un productor primario; pero, si el grupo i es un consumidor $f(B) = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j)$, donde g_i es la eficiencia de crecimiento neta, j es el depredador, y $c_{ij}(B_i, B_j)$ es una función que permite predecir como los consumos podrían variar con cambios en la biomasa de B_i y B_j ; permitiendo considerar aspectos como la probabilidad de encuentro depredador-presa y la saciedad de los depredadores. MO es la mortalidad no debida a la depredación (otras mortalidades) y F_i es la tasa de mortalidad por pesca.

Por otro lado, Ecosim permite simular las tasas de consumo de un grupo ($Q_{ji} = c_{ji}(B_i, B_j)$) al modificar las propiedades de forrajeo en los organismos, con base a el supuesto de Lotka-Volterra; donde para cada grupo de presas con cierta biomasa B_i existe un componente disponible para un depredador con cierta biomasa B_j , V_i , en cierto tiempo. Así mismo, este componente puede volverse no disponible $B_i - V_i$ debido a que la presa puede moverse entre estos dos estados.

Del mismo modo, la tasa de consumo de un depredador determinado que se alimenta de una presa depende: de la tasa de búsqueda efectiva en las interacciones depredador-presa a_{ij} , la tasa de cambio en los estados de vulnerabilidad de la presa, y las abundancias de la presa y el depredador. Con esta base la vulnerabilidad v_{ij} tiende a ser el parámetro más importante para ajustar las predicciones de consumo del modelo en una serie de datos históricos. Tal parámetro se podría definir como la máxima tasa de mortalidad instantánea que un consumidor j puede ejercer en un grupo i , (Fig. 3). Se ha observado, que cuando los valores de v_{ij} son altos existe un control de flujos por parte del depredador o "top-down"; la estructura de los niveles tróficos depende directa o indirectamente de la mortalidad natural por parte de los depredadores tope. En cambio, valores bajos de vulnerabilidad hace referencia a un control por parte de la presa o "bottom-up", es decir, la estructura de

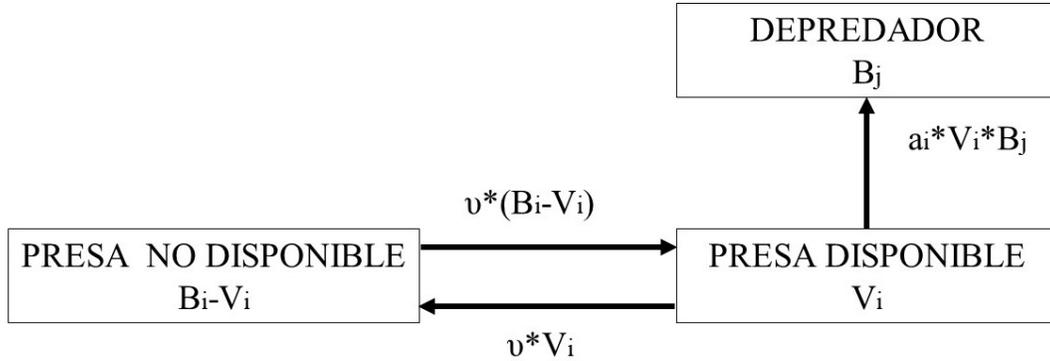


Figura 3. Simulación del flujo entre la biomasa disponible (V_i) y no disponible ($B_i - V_i$) de un presa en Ecosim. a_i es la tasa de búsqueda del depredador por un presa i , v es el cambio de estado en la vulnerabilidad de una presa siendo vulnerable o no vulnerable según sea el caso (Walters *et al.*, 1997).

la comunidad depende de los factores que varíen la producción de los niveles inferiores. Sin embargo, también existe un flujo mixto asociado a organismos de nivel trófico intermedio, el cual es recomendable cuando no se conoce el tipo de control en la comunidad.

Simulaciones

Se definió el escenario donde se llevarán a cabo los cambios en el ecosistema; estos cambios pueden ser a través de funciones mediadoras o forzantes. Las primeras modifican las vulnerabilidades de las presas sobre sus depredadores. Las segundas, emplean factores físicos o ambientales modificando la tasa de producción de los grupos ecológicos de interés particular. Estas pueden ser estacionales, anuales, interanuales o de más largo plazo. En este trabajo se consideró únicamente el efecto de variables ambientales incorporándolas al modelo como funciones forzantes que modifiquen las tasas de producción del calamar gigante, para estimar cambios en su biomasa. Se utilizó anomalías de temperatura superficial del mar en sentido inverso, con base en lo mencionado por ciertos autores (Field *et al.*, 2007; Velázquez-Abunader, 2011; Yamashiro-Guinoza *et al.*, 2016), una relación en términos de afectación de biomasa y de distribución en *D. gigas* cuando la temperatura se incrementa drásticamente, y un aumento en la biomasa cuando temperatura es muy fría en la zona.

Las series temporales de temperatura para las diferentes regiones fueron obtenidas de la página de la NOAA (2018a), considerando un periodo de 100 años, que va desde 1900 al 2000. Esto último se definió con base a las observaciones del IPCC, donde mencionan que en el siglo pasado se observó un aumento en la temperatura por el cambio climático global;

y reiteraron que en los próximos 100 años se presentarán cambios más marcados en los ecosistemas, debido a los efectos de esta tendencia en el clima mundial (Gitay *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2008). Se obtuvieron las anomalías estandarizadas, las cuales fueron suavizadas a promedios móviles de 4 años para reducir la variación de alta frecuencia. Este ajuste permitió una mejor representación de las tendencias a mediano y largo plazo.

Se llevaron a cabo simulaciones de cada región con su serie temporal de temperatura, para contrastar los datos de captura estimados con datos de captura real de las zonas (Arreguín-Sánchez & Arcos-Huitrón, 2007; IMARPE, 2018; SERNAPESCA, 2018). Se trabajó con la serie temporal que tuviera el mejor ajuste al aplicar la suma de cuadrados mínimos, la cual se utilizó como variable artificial (Fig. 4). Esto permitió realizar comparaciones entre zonas bajo el mismo efecto y explorar que especies se vieron más influenciadas por la variable forzante.

En otro aspecto, se ponderó en diferentes grados de intensidad la variable artificial, al disminuir los valores un 20 % con respecto al valor inicial de la serie, obteniendo cinco anomalías de temperatura (100 %, 80 %, 60 %, 40 %, 20 %) (Fig. 4). Generando cinco escenarios por ecosistema al correr Ecosim. Cada simulación representa un diferente grado de biomasa de calamar gigante forzada por la variable artificial.

Para la simulación, se asumió que la vulnerabilidad es afectada principalmente por la tasa de búsqueda efectiva, lo cual concuerda con el tipo de comportamiento que posee un depredador pelágico activo, quedando representada la dinámica del consumo ($c_{ij}(B_i, B_j)$) por la siguiente relación:

$$c_{ij}(B_i, B_j) = \text{flujo}(\text{biomasa}/\text{tiempo}) = a_{ij} * V_i * P_j \quad (2)$$

Donde la a_{ij} es la *tasa de búsqueda efectiva*, la cual es la tasa de mortalidad instantánea en una presa i causada por una unidad de depredador j . Que a su vez es proporcional, al área efectiva dentro en la zona de alimentación donde se ejerce forrajeo óptimo $a *_{ij}$, con respecto al área total donde un depredador ejerce forrajeo sobre una presa, A_{ij} ; es decir, $a *_{ij} / A_{ij} = a_{ij}$. V_i es la biomasa disponible de una presa; P_j es la abundancia efectiva del depredador.

Estimación de Resiliencia

Una vez realizado las simulaciones respectivas en cada sistema, se procedió a estimar la resiliencia. La resiliencia mide el grado de persistencia o integridad de un ecosistema bajo la influencia de un evento. Por tanto, es la capacidad que tiene el sistema para absorber o amortiguar el efecto de las perturbaciones, sin alterar significativamente sus características

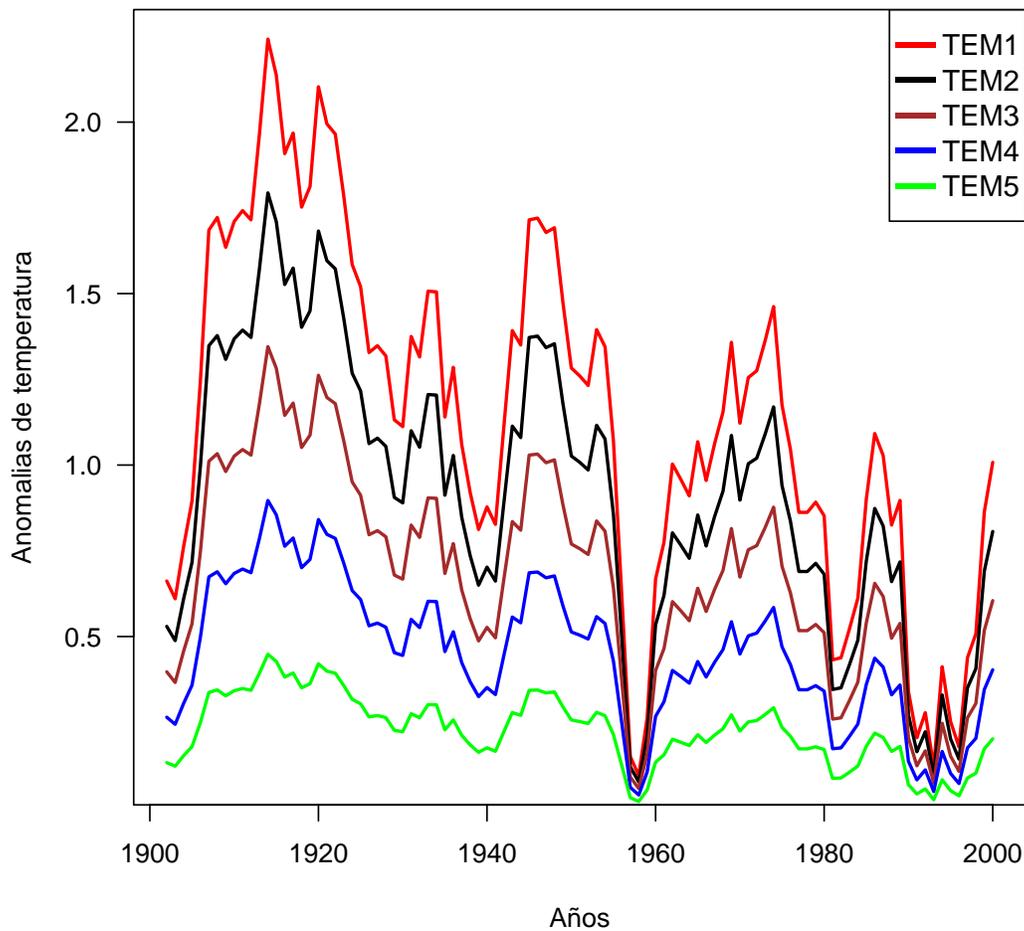


Figura 4. Serie temporal (1900-2000) de temperatura superficial del mar que fungió como variable artificial (TEM1). Las demás series temporales son los diferentes grados de intensidad de TEM1. TEM2= forzante al 80 %, TEM3= forzante al 60 %, TEM4= forzante al 40 %, TEM5= forzante al 20 %.

de estructura y funcionalidad, permitiendo un período de recuperación del estado original o de un nuevo estado de estabilidad una vez pasado el disturbio (Holling, 1973).

Se empleó el método de Arreguín-Sánchez (2014b) para estimar el índice de resiliencia, el cual utiliza los flujos de energía de las interacciones depredador-presa representados en la matriz de consumo generada por el Ecopath. Por otro lado, un aspecto considerado en este método, es la relación con el atributo de organización *overhead*; Ulanowicz (1986) sugiere que un ecosistema podrá contender con un disturbio si posee la suficiente redundancia en los flujos, los cuales representa vías alternativas de flujo de energía que facilitan su

disponibilidad para afrontar el cambio. Por lo tanto, se empleó la siguiente formula que es una reexpresión de la ecuación del overhead.

$$Res = -\log\left(\frac{T_{i,j}^2}{T_{i,o} * T_{o,j}}\right) \quad (3)$$

Donde la suma de todos los flujos a consumos de cada predador son las entradas o demanda de energía (columnas) $T_{i,j}/T_{i,o}$, y la suma de todos los flujos por depredación representan las salidas o la oferta de energía $-T_{i,j}/T_{o,j}$. La ecuación 3, es una representación de la redundancia de los flujos; la potencia al cuadrado da una idea de la diversidad (varianza) de los flujos, y el producto del denominador involucra todos los flujos de entradas y salidas. Entonces al ponderar las entradas y salidas, se obtiene una idea de la diversidad de los flujos; al estandarizar las magnitudes en cada grupo en sus procesos de consumo y depredación, y a su vez compara entre grupos de diferente nivel trófico. La pendiente resultante de la relación del consumo y depredación es el indicador de resiliencia. La resiliencia para cada año y para cada ecosistema, a lo largo de las simulaciones, se estimaron con la rutina diseñada y acoplada al modelo Ecosim.

3.3.3. OBJETIVO 3. Patrones de contribución de calamar gigante a la resiliencia del ecosistema

Las simulaciones de biomasa y resiliencia fueron estandarizadas, para contrastar los valores obtenidos entre escenarios de cada ecosistema. Se obtuvieron de las series estandarizadas las diferencias de biomasa y de resiliencia de un año a otro. Esto, con el fin de aplicar pruebas de correlación de spearman a los escenarios de cada ecosistema. Para determinar, en cual escenario los cambios anuales de biomasa del calamar gigante, presentarán una correlación significativa con los cambios anuales de resiliencia.

4. Resultados

4.1. Papel trófico del calamar gigante

4.1.1. ACP

La prueba de Bartlett arrojó que las correlaciones fueron significativas ($p < 0.05$) con todos los atributos seleccionados en los siete ecosistemas. Por tanto, el ACP puede reducir de manera efectiva la dimensionalidad de los datos en todos los ecosistemas.

Se observó que los atributos asociados al calamar gigante en los ACP, se encuentran implícitos en un solo patrón de comportamiento global con ciertas diferencias entre los ecosistemas (Tabla 3).

Este patrón se basó con relación a los atributos de mayor peso (Tablas 2, 4, 5), de acuerdo al sentido de los signos en los componentes principales. Para la primer componente principal, en todos los ecosistemas los atributos de producción (P/B, P/Q, P/R) se vincularon a este componente con signo positivo; mientras que los atributos de gasto energético y consumo (R/A, R/B, Q/B, PPP/Q) presentaron signo negativo. A excepción del CGC. Del mismo modo, para el segundo componente los ecosistemas de CC, CGC, SGC, BS y NCP los atributos de gasto y consumo (Q/B, R/B) presentaron signo positivo; mientras que el AGC y SPBC presentaron signo negativo. En el caso del atributo de orden (A/C), se asocio con producción a excepción del ecosistema de BS.

Tabla 2. Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigenvectores para el Alto Golfo de California (AGC) y el centro de Chile (CC). Los atributos con los valores mayores (> 0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.

Atributos	AGC		CC	
	Cargas Factoriales		Cargas Factoriales	
	CP1	CP2	CP1	CP2
P/B	0.861	-0.397	0.771	0.692
Q/B	0.153	-0.963	-0.195	0.956
P/Q	0.923	0.347	0.986	0.047
R/A	-0.925	-0.332	-0.977	-0.084
P/R	0.924	0.324	0.969	0.105
R/B	-0.039	-0.982	-0.424	0.872
A/C	0.626	-0.287	0.330	-0.527
PPRQ	-0.830	0.115	-0.439	-0.124
PPRC	-0.479	0.420	-0.268	0.147

Para los ecosistemas del Alto Golfo de California y el centro de Chile *D. gigas* se asoció directamente con los atributos P/Q y P/R en sentido positivo, sugiriendo una

Tabla 3. Atributos con valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales con los cuales se asocia el calamar gigante en los siete ecosistemas. Los atributos en negritas representan relación directa con el calamar gigante y los subrayados relación inversa.

Ecosistemas	Componente principal	Atributos				Patrón global
Alto Golfo de California	C 1 +	P/B	P/Q	P/R	P	
	-	R/A	<u>PPRQ</u>		Q/G	
	C 2 +					
	-	Q/B	R/B		Q/G	
Centro de Chile	C 1 +	P/B	P/Q	P/R	P	
	-	R/A			Q/G	
	C 2 +	<u>Q/B</u>	R/B		Q/G	
	-					
Centro del Golfo de California	C 1 +	R/A	PPRQ		Q/G	
	-	P/B	P/Q	P/R A/C	P, O	
	C 2 +	Q/B	R/B		Q/G	
	-					
Sur del Golfo de California	C 1 +	P/Q	P/R		P	
	-	R/A			Q/G	
	C 2 +	Q/B	R/B	P/B	Q/G, P	
	-					
Sur de la Península de B.C.	C 1 +	P/B	P/Q	P/R A/C	P, O	
	-	R/A	<u>PPRQ</u>		Q/G	
	C 2 +					
	-	Q/B	R/B		Q/G	
Bahía Sechura	C 1 +	P/B	P/Q	P/R	P	
	-	Q/B	<u>R/A</u>	R/B	Q/G	
	C 2 +	PPRQ			Q/G	
	-			A/C	O	
Norte y centro de Perú	C 1 +	P/B	P/Q	P/R A/C	P, O	
	-	R/A			Q/G	
	C 2 +	<u>Q/B</u>	R/B		Q/G	
	-					

P= producción, Q/G= consumo y gasto energético, O= orden

relación directa con atributos de producción en ambos ecosistemas. Estos resultados con los valores relativamente altos para P/Q (0.295 en AGC y de 0.35 en CC) estimados por Ecopath, y con proporción media a alta para P/R (0.585 en AGC y 0.775 en CC), indican que poco más de la mitad de lo asimilado por consumo del calamar es dirigido a la producción (P/R), presentando una relativamente alta eficiencia en la conversión del alimento utilizable (P/Q), propio de estrategias r.

Tabla 4. Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigenvectores para el centro del Golfo de California (CGC) y el sur del Golfo de California (SGC). Los atributos con los valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.

Atributos	CGC		SGC	
	CP1	CP2	CP1	CP2
P/B	-0.794	0.566	0.483	0.817
Q/B	-0.316	0.938	-0.192	0.895
P/Q	-0.935	-0.280	0.983	0.103
R/A	0.943	0.253	-0.983	-0.090
P/R	-0.947	-0.236	0.979	0.082
R/B	-0.124	0.984	-0.437	0.804
PPRQ	0.840	0.131	-0.130	0.622
PPRC	0.640	-0.358	-0.477	0.482
A/C	-0.768	-0.366	0.643	0.244

Con respecto a los valores de los atributos que mostraron relación inversa con respecto al calamar en los ejes de coordenadas del ACP; PPRQ es relacionado en sentido negativo en el AGC y del mismo modo la proporción de R/A se relacionó en el CC. Ambos atributos presentaron valores altos en la matriz de datos, indicando alto requerimiento energético. Pero al tener signo negativo, sugiere para R/A un gasto de energía menor para asimilar lo consumido. En el caso del PPRQ, implica que este organismo requiere poca producción primaria para mantener sus consumos, pudiendo deberse a su amplio espectro trófico de presas, el cual se alimenta diferentes profundidades en la columna de agua en el día, y a diferente distancia de la costa a lo largo del año. Entonces, estos atributos juntos con los de producción, representan procesos que se complementan.

Para los ecosistemas del CGC y SGC las cargas factoriales (Tabla 4) del segundo componente son similares en cuanto a que destacan atributos de consumo y gasto de energía (R/B y Q/B) con el calamar gigante. En cambio, los atributos que coinciden (P/Q, R/A y P/R) en las cargas de la primer componente entre ambos sistemas, presentan signos opuestos. Entonces el balance de los atributos es coherente en ambos sistemas, de acuerdo al sentido de los signos, y coincide con lo observado en las cargas factoriales de los sistemas

Tabla 5. Valores obtenidos de la correlación entre los datos originales y los eigenvectores para la Bahía de Sechura (BS), el norte y centro de Perú (NCP) y sur de la Península de Baja California (SPBC). Los atributos con los valores mayores (>0.7) en las cargas factoriales están resaltados en negro.

Atributos	BS		NCP		SPBC	
	Cargas Factoriales		Cargas Factoriales		Cargas Factoriales	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
P/B	0.767	0.557	0.830	0.357	0.863	-0.227
Q/B	-0.749	0.601	-0.026	0.928	0.196	-0.949
P/Q	0.978	0.153	0.953	-0.221	0.920	0.347
R/A	-0.957	-0.221	-0.972	0.160	-0.928	-0.338
P/R	0.941	0.264	0.971	-0.130	0.918	0.356
R/B	-0.798	0.460	-0.197	0.903	-0.080	-0.980
A/C	0.097	-0.737	0.710	0.462	0.930	-0.148
PPRQ	-0.257	0.779	-0.323	-0.385	-0.895	0.284
PPRC	0.129	0.518	0.063	-0.479	-0.612	0.398

de AGC y CC. La diferencia aquí es que en el CGC el calamar gigante si influye en el orden (A/C) del ecosistema, a diferencia del SGC; aun cuando R/B y Q/B se asocien al atributo P/B en el análisis. La relación entre el A/C y los atributos de consumo es opuesta, esto podría sugerir que la alta abundancia del calamar ejerce un consumo fuerte hacia sus presas en el sistema reduciendo el orden. Pero cuando los consumos repercuten en el orden, se asocia a un tipo de control top-down en los ecosistemas, siendo los depredadores tope los que mas repercuten o mantienen el orden.

Los otros ecosistemas donde aparece el atributo de orden fueron BS, NCP, SPBC. En BS se presentó en la componente dos sin estar vinculado a ningún atributo; en cambio en SPBC y NCP, se vinculó a atributos de producción en la primer componente. Por lo cual, los atributos de producción y orden (P/B y A/C) parecen estar asociados al calamar gigante, entonces esto sugiere que a través de su alta producción dentro de estos sistemas contribuye al mantenimiento del orden, lo cual podría vincularse a un tipo de control top-down. Sin embargo, en BS esto no se presentó probablemente al ser un sistema costero principalmente usado como zona crianza. Con respecto, a los ecosistemas AGC, CC, SGC donde no se presentó el atributo de orden, esto pueda deberse que al ser zonas de surgencias donde el tipo de control probablemente sea establecido por la producción en niveles tróficos bajos (tipo bottom-up), en el cual el calamar gigante no ejerce control.

4.1.2. Dinámica trófica entre los grupos funcionales

En la tabla 6 se aprecian los valores de los índices cofenéticos realizados para cada dendrograma. Estas medidas fueron mayores a 0.80, indicando que los conjuntos obtenidos no se ven afectados por el procedimiento. Sugiriendo en consecuencia, que la estructura del dendrograma es reflejo de los datos originales y en este caso particular, que los ecosistemas pueden ser comparados a partir de los agrupamientos obtenidos.

Tabla 6. Resultados de los índices cofenéticos de los dendrogramas realizados para los ecosistemas del Pacífico Oriental

Ecosistemas	AGC	CGC	SGC	SPBC	BS	NCP	CC
I. cofenético	0.8	0.85	0.85	0.9	0.83	0.88	0.84

AGC= el Alto Golfo de California, CGC= el centro del Golfo de California, SGC= el sur del Golfo de California, SPBC= el sur de la Península de Baja California, BS= la Bahía Sechura, NCP= el norte y centro de Perú, CC= el centro de Chile

En las tablas 7, 8, 9 se observaron que los clústeres y los ACP concordaron hasta cierto punto al asociar las mismas especies en conjuntos. Por ejemplo, hay ciertos conjuntos formados por los clústeres que agrupa a organismos del mismo tipo de atributo; otros grupos están formados por especies donde se presentaron tanto producción como consumo y gasto energético; otros donde agrupo a las especies de producción y orden; así como también, consumo y gasto energético con orden.

Con respecto a los atributos de producción, consumo y gasto, todos los ecosistemas a excepción de BS, el análisis de clusters asoció tanto a las especies de producción como de consumo y gasto energético en un grupos aparte. Los atributos de estos grupos, presentaron el mismo signo (+ o -) en los componentes principales de los ACP (Ver anexos del A3 al A9). Sugiriendo que estas especies se relacionan al estar asociados a funciones similares, que influyen en el mismo sentido en los ecosistemas. En otro aspecto, el calamar gigante se vinculo solo con especies de consumo y gasto energético en CGC (grupo A), y en NCP con especies de producción (grupo D).

Asimismo, se presentaron conjuntos de especies con los dos tipos de atributos (P/B, P/Q, P/R, Q/B, R/B, R/A, PPRQ) que se relacionaron: para el AGC fue el grupo G (donde se ubicó al calamar gigante), en CGC fue el grupo B, en SGC fue el grupo B (calamar gigante) y E, en BS fue el grupo D (calamar gigante), en NCP en el grupo F, y en CC fueron los grupos D (calamar gigante), E y F. Este caso, los grupos formados presentaron signos iguales o diferentes entre atributos diferentes y del mismo tipo. Pudiendo sugerir que las especies con funciones diferentes en el sistema, se asociaron debido a que existe una interacción entre esos dos procesos al influir en el mismo o diferente sentido.

Para los sistemas donde se presentó el atributo de orden (CGC, SPBC, BS y NCP) se observó que en CGC, SPBC y BS este atributo se relacionó con especies de producción. Para el CGC el grupo D y en SPBC el grupo B y D, poseen especies de los dos tipos de atributos con la misma influencia en el medio (signo + en el ACP). En cambio en BS, se formaron grupos con especies de orden (B y C), y grupos con organismos de producción y orden (F); este último presentaron una influencia opuesta por tener signos diferentes.

Tabla 7. Grupos formados por el análisis de clusters con 80 % de similaridad para los ecosistemas del alto y centro del Golfo de California (AGC, CGC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas representan vinculación con alguno de los atributos funcionales de mayor peso identificados en los ACP.

Grupos	AGC	CGC
A	Misticetos	Tiburones y Rayas, Lutjanidos, Calamar gigante, Escómbridos, Hemúlidos , Carángidos, O. peces, Lenguados, Esciénidos, Serránidos, Escorpeniformes
B	Camarón café (J)* y azul (J)*	Mamíferos Marinos , Cangrejos rojos *
C	Lobos marinos, Odontocetos	O. moluscos*, Estomatópodos*, Macrocrustáceos*
D	Merluza del Pacífico, Rinóbatidos, Serránidos	Mictófidos , Clupeidos*, Camarones*, Cangrejos*
E	Tiburones, Totoaba (A y J), Vaquita marina	
F	<i>Sicyona penicillata</i> *, Jaiba verde*	
G	Peces planos, Hemúlidos , Peq. pelágicos*, O. peces*, Esciénidos*, Estomatópodos*, Camarón azul (A)* y café (A)*, Rayas, Mojarras*, Mictófidos*, Calamar gigante*	

*= atributos de producción P/B, P/Q, P/R

negritas= atributos de consumo y gasto energético Q/B, R/B, R/A, PPRQ

| |= atributo de orden A/C

En el caso de NCP, el grupo E se conformó por especies de orden y de consumo y gasto energético. Concordando con lo obtenido por el ACP en este sistema, que el atributo de

orden esta más relacionado a especies de consumo y gasto energético que a especies con atributos de producción; los cuales ejercen una influencia en el mismo sentido en todos los grupos a excepción del grupo C.

Tabla 8. Grupos formados por el análisis de clusters con 80 % de similitud para los ecosistemas del sur del Golfo de California (SGC) y el sur de la Península de Baja California (SPBC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas representan vinculación con alguno de los atributos funcionales de mayor peso identificados en los ACP.

Grupos	SGC	SPBC
A	Quelónidos	Delfines
B	Celenterados*, Tetraodóntidos*, Chiles*, O. peces*, Palinuros , Lisas , Bivalvos , Serránidos , <u>Calamar gigante</u> , Barbudos y múlidos , Escorpeniformes , Carángidos , Rajiformes , Clupeidos , Portunoideos	Pez volador , Peces mesopelágicos*
C	Lutjanidos	Grandes y pequeños tiburones , Barrilete , Atún aleta amarilla , Marlín , Dorado , Pez vela , Otros marlines
D	Róbalos, Equinodermos, Aríidos*, Peces planos*, Poríferos*	<u>Calamar gigante</u> , Pequeños peces pelágicos*, Pequeños escómbridos*, Carángidos*
E	Mojarras, Hemúlidos*, Dorados , Esciénidos , Escómbridos ,	

*= atributos de producción P/B, P/Q, P/R

negritas= atributos de consumo y gasto energético Q/B, R/B, R/A, PPRQ

| |= atributo de orden A/C

Para todos los sistemas, las especies vinculadas a *D. gigas* en el mismo grupo en el análisis de clusters, concordaron con las mismas asociaciones de especies relacionadas a los atributos en los ACP. El calamar gigante se relaciona con especies de producción que influyen en AGC, CC y BS en el mismo sentido, y con especies de consumo y gasto energético existe una relación en sentido inverso. Al contrastar lo anterior con CGC y el SGC, la vinculación del calamar gigante con las especies asociadas a estos dos tipos de atributos es opuesta. Por último, al verse relacionado con eventos de producción en los sistemas de CGC, SPBC, NCP, el calamar se vincula con las especies de orden en esos

Tabla 9. Grupos formados por el análisis de clusters con 80% de similaridad para los ecosistemas de la Bahía de Sechura (BS), el norte y centro de Perú (NCP) y el centro de Chile (CC). El calamar gigante se encuentra subrayado. Las especies resaltadas representan vincualción con alguno de los atributos funcionales de mayor peso identificados en los ACP.

Grupos	BS	NCP	CC
A	Mamíferos marinos	Zooplanctón*, Pámpano japonés*	Leones Marinos
B	Gastrópodos herv. , Erizos de mar	Congrio	Cetáceos, Pez espada
C	Estrellas de mar , Cangrejos predadores	Pinnípedos, Cetáceos	Rayas, Peces planos, Cóngridos, Macrúridos, Apogónidos, Perca de arena
D	Octopus*, <u>Calamar gigante*</u> , Peces del litoral, P. pelágicos pequeños y predadores	<u>Calamar gigante*</u> , Merluza pequeña*, mediana y grande, Condrictios, Berdel, P. planos, Esciénidos medianos, Otros pelágicos grandes, Elasmobranchios bentónicos	<u>Calamar gigante*</u> , Merluza (J)*, Caballa, Merluza (A), Merluza azul
E	Detritívoros bénticos , Filtradores	Rubios , Macrobentos, Mesopelágicos	Camarón rosado*, Sardina (A y J), Anchovetas (A y J)
F	Gastrópodos depr.*, Pequeños carnívoros	Otros cefalópodos*, Bagres, Anchoveta, Sardina, Pequeños demersales, Otros peq. pelágicos, Pez demersal mediano	P. mesopelágicos, Otros Calamares*, Langosta roja (A y J)*, Langosta amarilla*

*= atributos de producción P/B, P/Q, P/R

negritas= atributos de consumo y gasto energético Q/B, R/B, R/A, PPRQ

| |= atributo de orden A/C

sistemas.

4.2. Simulaciones

Al llevar acabo las simulaciones varios grupos se vieron afectados cuando se modificaron las tasas de producción del calamar gigante. Se presentaron relaciones directas, cuando, al haber aumentos o disminuciones en la biomasa del calamar gigante, los grupos siguieron esa tendencia. Del mismo modo, las relaciones indirectas se dieron cuando los grupos respondieron de manera inversa a las variaciones del calamar en el sistema.

Tabla 10. Grupos funcionales con mayor variación en la desviación estándar (>0.1), que respondieron de manera directa e indirecta al modificar la biomasa del calamar gigante en los ecosistemas del alto, centro y sur del Golfo de California (AGC, CGC, SGC), sur de la Península de Baja California (SPBC), norte y centro de Perú (NCP) y centro de Chile (CC).

AGC	CGC	SGC
Tiburones +	Mamíferos marinos*	Dorados +
Lobos marinos +	Aves marinas*	
Totoaba (A) +	Esciénidos*	
Odontocetos +	Escómbridos*	
Merluza del Pacífico*	Tiburones y Rayas*	
	Carángidos*	
	Clupeidos*	
SPBC	NCP	CC
Átun aleta amarilla*	Otros cefalópodos*	Cetáceos +
Dorado*		Leones Marinos +
Barrilete*		Aves marinas +
Pez vela*		Pez cardenal +
Carángidos*		Langosta roja (J) +
Pequeños pelágicos*		Caballa *
Peces mesopelágicos*		Merluza azul *
		Pez espada*
		Cóngridos*
		Pez plano *
		Peces cola de rata *
		Rayas *

+ = Relación directa con los cambios de biomasa del calamar gigante

* = Relación indirecta con los cambios de biomasa del calamar gigante

En la tabla 10 se puede observar los grupos que presentaron la mayor variación de biomasa, debido al efecto de la variable forzante. Estos grupos presentaron valores >0.1

en la desviación estándar (DS) de su serie temporal de biomasa.

Solo el ecosistema de BS no se incluyó en la tabla 10, debido a que ningún grupo presentó valores >0.1 en la desviación estándar, a excepción del calamar gigante ($DS > 0.1 = 0.541$). Para el caso del CC, el calamar gigante no presentó una variación fuerte en la desviación estándar ($DS < 0.1 = 0.071$), aun así, los demás grupos mencionados en la tabla 10 presentaron una variación alta ($DS > 0.1$) cuando se modificó las tasas de producción de este cefalópodo.

Esto a su vez permitió conocer que grupos funcionales responden a la variabilidad en la abundancia del calamar gigante en los ecosistemas, ya sea forma directa o indirecta. Para el AGC y CGC se indentificó que las especies con mayor cambio fueron relacionadas a los atributos de consumo y gasto energético, a excepción de merluza del Pacífico en AGC y los clupeidos en CGC, ambos asociados a producción.

Para el SGC y SPBC, se observó organismos asociados a consumo y gasto energético, respondiendo en sentido inverso y directo a las fluctuaciones de biomasa del calamar gigante. Así mismo, para el SPBC, solo los pequeños pelágicos y mesopelágicos se vieron relacionados a los atributos de producción, los cuales formaron conjuntos con el calamar gigante en los ACP y los clusters.

En el NCP, solo el grupo de otros cefalópodos, presentó una fuerte variación ($DS > 0.1 = 0.129$) en sentido inverso a los cambios del calamar gigante. En cambio el CC, presentó grupos asociados tanto a los atributos de producción como de consumo y gasto energético, ya sea en sentido directo o inverso. Los grupos de pez cardenal, cóngridos, pez plano, peces cola de rata y rayas, son especies relacionadas al atributo de A/C, el cual no fue relevante al presentar valores bajos en las cargas factoriales del ACP. Aun así, presentaron una alta variación cuando se corrieron las simulaciones.

4.3. Contribución del calamar gigante en la resiliencia de los ecosistemas

Se observó que los valores del índice de resiliencia entre escenarios en cada ecosistema se modificaron. Los sistemas del CGC, SGC, y SPBC presentaron los mayores cambios en los valores del índice. En cambio, los demás ecosistemas (AGC, CC, BS y NCP) presentaron una menor modificación en los valores de resiliencia entre escenarios. Por tanto, en la tabla 11 se muestra cuales escenarios presentaron una correlación significativa entre los cambios anuales de biomasa del calamar gigante y los cambios de resiliencia.

Para los ecosistemas del AGC, CC, NCP y SPBC, el análisis no arrojó ninguna correlación significativa entre las variables. Esto tiene cierta congruencia con la respuesta cíclica

que se observó en la resiliencia del AGC y del CC, la cual fuera debido por las fluctuaciones de la variable artificial, que por los cambios en la biomasa del calamar gigante.

Tabla 11. Valores p y del coeficiente de correlación (*rho*) de las prueba de correlación de spearman de los cinco escenarios (E) en cada ecosistema. Los valores en negritas son los escenarios que presentan un valor $p < 0.05$.

Ecosistemas		E1	E2	E3	E4	E5
AGC	rho	-0.09	-0.07	-0.07	-0.10	-0.18
	valor p	0.35	0.52	0.47	0.317	0.077
CGC	rho	0.22	0.23	0.18	0.02	-0.18
	valor p	0.03	0.03	0.08	0.86	0.08
SGC	rho	-0.25	-0.26	-0.19	-0.13	-0.07
	valor p	0.01	0.01	0.06	0.20	0.52
SPBC	rho	0.10	0.14	0.15	-0.15	-0.096
	valor p	0.31	0.17	0.13	0.14	0.40
BS	rho	0.12	0.04	-0.08	0.08	-0.25
	valor p	0.24	0.67	0.46	0.42	0.01
NCP	rho	0.18	0.16	0.14	0.09	0.04
	valor p	0.08	0.11	0.16	0.10	0.71
CC	rho	-0.13	-0.11	-0.05	-0.07	0.10
	valor p	0.38	0.44	0.74	0.61	0.48

AGC= Alto Golfo de California, CGC= centro del Golfo de California, SGC= sur del Golfo de California, SPBC= sur de la Península de Baja California, BS= Bahía Sechura, NCP= norte y centro de Perú
CC= centro de Chile

En cambio para lo ecosistemas del CGC, SGC y BS, si se observó una correlación significativa en alguno de sus escenarios. En BS, el escenario 5 se observó una correlación negativa. Así mismo, en este escenario la biomasa del calamar gigante fue mínima a lo largo de la simulación, en cambio los valores de resiliencia fueron constantes durante los 100 años. Esto pueda estar relacionado a que al ser un organismo del medio pelágico, no influye en zonas cercanas a la costa. Como se observó en las simulaciones, donde sus cambios de biomasa no provocaron grandes fluctuaciones en las biomasa de las demás especies del sistema (Tabla 10).

En cambio en el CGC y en el SGC, los escenarios 1 y 2 presentaron una correlación significativa, solo que en CGC fue positiva y SGC fue negativa la correlación (Tabla 11).

Esto coincide con los ACP, que en ambos sistemas el calamar gigante se relacionó directamente con atributos de consumo y gasto energético. Esto puede sugerir, que su rol como depredador en estos sistemas repercute en la resiliencia de los mismos.

5. Discusión

5.1. Papel trófico del calamar gigante

El objetivo de los análisis de las redes tróficas es comprender la estructura de un ecosistema, con base en las interacciones entre los propios organismos y la influencia del ambiente en estas conexiones (Carrillo *et al.*, 2009). Por ello, los modelos tróficos de balance de masas que se basan en el análisis de estas interacciones, que integran cantidad de datos ecológicos, aportan información potencialmente aplicable en la conservación y manejo de recursos acuáticos (Endrédi *et al.*, 2018).

Se sabe que puede existir un limitado número de especies controlando los procesos funcionales del ecosistema (Melián & Bascompte, 2002). Estos organismos, comúnmente se les denomina "*especies clave*", y según Power *et al.* (1996) son aquellas especies que generan efectos desproporcionados en el sistema con respecto a su biomasa y su eliminación o declive trae consecuencias perjudiciales al sistema. Esta definición excluye a las especies que son muy abundantes; no obstante, algunos autores (Kotliar, 2008; Delibes-Mateos & Gálvez-Bravo, 2009) mencionaron que existen organismos que realizan papeles o procesos no desarrollados por otras especies, que repercuten en la organización y en la diversidad, pudiendo ser considerados como especie clave. Entonces, al considerar esto, *D. gigas* podría fungir como una especie clave aun cuando sus características poblacionales (biomasa alta) discrepan de un organismo que se encuentra en esta categoría.

5.1.1. Atributos del ecosistema

Los ACP mostraron que el calamar gigante esta relacionado a los procesos de producción, consumo y gasto energético. Concordando con algunos autores (Coll *et al.*, 2013; de la Chesnais *et al.*, 2019), que los calamares enlazan diferentes niveles tróficos, al interactuar con una gran diversidad de organismos, debido a sus altas tasas de consumo y de producción. Entonces, el sentido de los signos entre estos tipos de atributos con los que se relacionó, estuvieron balanceados entre si en los ACP, sugiriendo cierta similaridad con las características biológicas y ecológicas de la especie en estas regiones.

Con respecto a la asociación, de *D. gigas* al consumo y gasto energético, Ruiz-Castro (2002) mencionó que su crecimiento acelerado requiere un aporte energético constante (de 1 a 2 horas o de 4 a 8 horas dependiendo de la región, según Bazanov (1986)) permitiendo generar tejido somático o reproductor rápido debido su corto ciclo de vida; y al mismo tiempo, reponer el desgaste energético por su alta actividad al estar realizando constantemente movimientos verticales y horizontales sobre el medio marino para buscar alimento.

No obstante, otros autores han mencionado que su forrajeo es a lo largo del día y de la noche en diferentes profundidades, para reducir los encuentros con sus depredadores potenciales (Gilly *et al.*, 2006; Rosas-Luis, 2007; Bazzino-Ferreri, 2009; Hernández-Araujo, 2016). Todos estos rasgos permiten al *D. gigas* tener una productividad potencialmente alta, conduciendo a fuertes picos de biomasa (Neira & Arancibia, 2013). Por lo tanto, no es sorpresa que los ACP relacionen a *D. gigas* con atributos de producción.

Los valores altos de P/B, P/Q y P/R del calamar gigante, indican niveles de biomasa altos, permitiendo capturas constantes del organismo en las zonas estudiadas. Según Guevara-Carrasco *et al.* (2018) para el periodo 2007-2016 los países con mayor extracción al año de *D. gigas* son en orden de importancia los siguientes: Perú, Chile, China y México. Estos niveles de biomasa grandes, se debe a que los ecosistemas se encuentran dentro de dos sistemas de surgencias del límite oriental de los océanos Pacífico y Atlántico, los cuales reciben afloramientos constantes a lo largo del año permitiendo una biota abundante y las capturas más grande en el mundo (Bakun & Weeks, 2008; Fréon *et al.*, 2009). Estos sistemas son los de la corriente de California (AGC, CGC, SGC, SCPN) y el de la corriente de Humboldt (BS, NCP, CC). De entre los siete sistemas, CGC, NCP y CC son los ecosistemas que presentan las mayores capturas del cefalópodo (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006; Velázquez-Abunader, 2011; IMARPE, 2018; SERNAPESCA, 2018).

Su efecto como depredador se podría asociar a consumo y gasto energético en los sistemas, el cual varía según con la edad. Según Taylor *et al.* (2008b) los individuos jóvenes tienden a invertir mayor energía en producción de tejido, permitiendo un desarrollo lo más rápido posible para alcanzar la etapa reproductora, mientras que los organismos viejos gastan más energía para asimilar el alimento. En este mismo sentido, los individuos que entran al Golfo de California realizan varios movimientos migratorios a lo largo del año, ya que el grupo al estar formado por varios individuos de varias tallas no tienen los mismos requerimientos nutricionales.

En otro aspecto, Ehrhardt *et al.* (1986) reportó que el CGC es una zona de alimentación importante para el cefalópodo, ya que durante los meses de mayo a agosto permanecen en esta región individuos de varias tallas (de 50-70 cm de LDM cerca de la costa y de 20 a 40 cm LDM en zonas profundas). Para luego dirigirse a la costa de Sonora en julio, y de agosto a septiembre los individuos pequeños salen del Golfo, mientras los grandes se quedan en Guaymas y para invierno los individuos mas viejos se mueven a la parte norte del Golfo. Entonces, el grupo de calamares que sale de la boca del Golfo está conformado por individuos jóvenes que se divide en dos grupos adentrándose en aguas más profundas: uno de ellos sigue en paralelo a las costas de Sinaloa (SGC), Nayarit y Colima; mientras que el otro rodea la Península de Baja California (SPBC). Por lo tanto, el calamar gigante

se relacionó directamente a consumo y gasto energético en el CGC y SGC en los ACP, debido a que son zonas donde los calamares pueden alimentarse y desarrollarse de una manera más eficiente. Lo cual, trae consigo una producción de biomasa alta, que soporta capturas constantes; en especial para el CGC, donde se registran las mayores abundancias.

No obstante, hay que considerar que este cefalópodo es un depredador oportunista, que puede variar sus preferencias en función de las presas disponibles en el ambiente (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2003) y de su edad (Alegre *et al.*, 2014). En este aspecto, tienden a aumentar en importancia cuando los volúmenes de biomasa de esta especie aumentan. Por ejemplo, según Arancibia & Neira (2008) los altos niveles del *D.gigas* a partir del 2005 en la CC pueden provocar a largo plazo un fuerte efecto depredatorio sobre los juveniles de la merluza chilena y otras de especies de pelágicos. En cambio, Rosas-Luis *et al.* (2008) mencionaron que cuando la abundancia del organismo aumenta compite con los tiburones y mamíferos marinos por los recursos. Debido en gran parte a la disminución de los depredadores tope en la región CGC durante el período de 1980 a 2012. Este mismo efecto, podría estar presentándose en la SPBC, ya que los grandes pelágicos de la zona (como tiburones, pez vela, atún, marlín), han disminuido sus volúmenes en las últimas décadas por la actividad pesquera. Así mismo, especies como el barrilete, dorado y *D. gigas*, han aumentado su presencia en las capturas. (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2012).

La relación del A/C con atributos de producción se observó en los sistemas de CGC, SPBC y NCP. Esta relación de producción-orden puede ser un indicio que en estos ecosistemas el calamar gigante ejerce un control top-down en los flujos tróficos, como lo mencionaron de la Chesnais *et al.* (2019) para varias especies de calamares. Por lo que el calamar gigante, en conjunto con otros depredadores tope (como tiburones, marlines, grandes pelágicos, pinnípedos y mamíferos marinos), mantienen la organización de los flujos en varios niveles de la red trófica. Concordando con trabajos anteriores (Gilly *et al.*, 2006; Rosas-Luis *et al.*, 2008; de la Chesnais *et al.*, 2019) sobre la importancia de esta especie. En el caso del sistema BS, aunque el calamar se relacionó con producción, no se vinculó con el orden del sistema. Esto pueda deberse al ser un ambiente más costero con características de crianza, donde el calamar gigante ejerce un menor efecto en el control de los flujos, debido a que solo se presenta por períodos cortos en dicha zona, como lo mencionó Argüelles *et al.* (2008).

En cambio, los sistemas del AGC, CC y SGC, donde no se presentó el A/C, ni se vinculó con producción; pueda ser un indicio que el control en los flujos se vea controlado por los niveles tróficos bajos siendo un tipo de control bottom-up, en el cual el calamar gigante al poseer un nivel trófico mayor no ejerce un efecto en estos sistemas. Este tipo de control es característico de zonas surgencias las cuales se presentan en estas regiones

en determinadas épocas del año, por lo tanto la producción primaria es alta con respecto a la respiración en estos sistemas (Salcido-Guevara, 2006; Arancibia & Neira, 2008; Lercari & Arreguín-Sánchez, 2008). Con respecto a esto último, Lercari & Arreguín-Sánchez (2008) manifestó para AGC que gran parte de la producción primaria no es consumida en el sistema, y por consiguiente los flujos terminan en el detritus permitiendo una mayor acumulación de biomasa. En el caso del SGC, Salcido-Guevara (2006) mencionó que gran parte de los organismos que constituyen en este sistema son individuos con nivel trófico bajo, de pequeño tamaño, con ciclos de vida corto y crecimiento acelerado, donde su tasa de producción es alta con respecto a su biomasa. En cambio, la región de CC aun cuando la producción primaria es grande, posee una baja eficiencia ecotrófica, cadenas alimenticias cortas y un ciclo de materia bajo, propios de un sistema en desarrollo o inmaduros (Neira & Arancibia, 2007).

De cierto modo, se pudo asentir lo dicho por otros autores (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2003; Rosas-Luis, 2007; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Alegre *et al.*, 2014) que *D. gigas* puede fungir como una especie clave, debido a su influencia en la organización de los flujos tróficos en ciertas zonas del Pacífico Oriental. En ese sentido, se asocia con dos de los primeros cinco tipos de especie clave que Mills *et al.* (1993) clasificó en su trabajo, los cuales son: 1) depredadores, 2) presas, 3) modificadores del hábitat, 4) hospedadores y 5) mutualistas. Entonces funge como un depredador tope como el caso del mero rojo (Martínez, 2016) y la vaquita marina (Riofrío-Lazo *et al.*, 2012); o como una presa abundante como los pelágicos menores (Hernández-Padilla *et al.*, 2017).

5.1.2. Dinamismo trófico de los ecosistemas

Es bien sabido que *D. gigas* presenta varias conexiones con varios organismos del medio marino, debido en parte a sus constantes migraciones verticales y horizontales, que efectúan a lo largo de su historia de vida enlazando redes alimentarias de diferentes hábitats (Gilly *et al.*, 2006; de la Chesnais *et al.*, 2019). Según el sistema donde se presente, puede ser un elemento significativo influyendo en los flujos tróficos. En este mismo sentido, los trabajos basados en revisión de contenidos estomacales y el empleo de análisis de isotopos estables, han permitido identificar con que organismos, el calamar gigante, tiene mayor interacción trófica, información que es empleada para la construcción de modelos de balance de biomasa.

En el presente estudio, la aplicación de técnicas multivariadas muestra un panorama que bien puede coincidir con las relaciones tróficas o bien, proporcionan asociaciones entre los grupos funcionales que permiten interpretarlas en un contexto de comunidad o a nivel ecosistema. Por ejemplo, Riofrío-Lazo *et al.* (2012) encontraron que la vaquita marina

se asocia con los atributos de nivel trófico, ascendencia y orden, indicando que al ser organismos de nivel trófico alto, influyen grandemente en la organización y desarrollo del sistema. En este mismo aspecto, los tiburones, aves marinas, totoaba adultos, leones marinos, ballenas odontocetas; se relacionaron con los mismos atributos. Otro grupo de interés, que hicieron hincapié los autores fueron los cefalópodos (*D.gigas*), el cual se asoció con atributos de producción y gasto energético; concordando con los atributos reportados para este cefalópodo en este trabajo. Así del mismo modo, los clusters agruparon al calamar gigante con otros cefalópodos, pequeños pelágicos, camarones, mictófidios y otros peces, en alguno de los ecosistemas al relacionarse con el mismo tipo de atributo, ejercen el mismo proceso en el sistema.

El emplear tanto, las técnicas de ordenación (ACP) como de clasificación (Clúster) permitió conocer, que las especies formaron grupos en los clusters, al estar relacionados con cierto tipo atributo (producción, orden, consumo y gasto energético). Bajo el contexto anterior, las especies relacionadas al calamar gigante en un mismo grupo en los clústeres, presentaron el mismo o diferente tipo atributo que el cefalópodo. Cuando se dio el mismo tipo de atributo, puede sugerir que estas especies ejercen el mismo proceso pero en diferentes proporciones. Por lo cual, si el calamar baja sus niveles de abundancia otra especie que ejerce la misma influencia en el ambiente puede suplir sus funciones hasta cierto punto, como lo reporto [Hernández-Padilla et al. \(2017\)](#). Sin embaro, estos autores mencionaron que cuando se retiró a los pelágicos menores del medio, los organismos con un rol similar no reemplazaron en el mismo sentido la capacidad de forrajeo de las sardinas, incrementando la entropía del sistema.

En cambio, los grupos formados en los dendrogramas que presentaron atributos diferentes, puede deberse a relaciones tróficas entre las especies. En el caso del calamar gigante se observaron interacciones depredador-presa. Por ejemplo, en varios sistemas el grupo de los mamíferos marinos se posicionó en atributos de consumo y gasto, y el calamar se asoció a producción; en este aspecto [Ruiz-Castro \(2002\)](#) reportó para el Golfo de California que tanto las hembras como los machos inmaduros de cachalote (*Physeter macrocephalus*) consumen grandes cantidades de calamar gigante; en especial individuos de 40 a 80 cm de LM.

Por otra parte, [Díaz-Gamboa \(2009\)](#) concluyó que tanto el calamar gigante como los cetáceos presentaron posiciones tróficas similares. Concordando el efecto que se observó en CGC, donde el calamar gigante y los cetáceos, presentaron atributos de consumo y gasto energético. Además, estos autores mencionaron que estos grupos se alimentaron en la misma cadena trófica oceánica; presentando relaciones depredador-presa entre las especies de cetáceos y calamar gigante de diferentes tallas. Ellos reportaron cuatro patrones entre la

biomasa del calamar gigante y la biomasa de los diferentes cetáceos de la zona de estudio: 1) el cachalote (*P. macrocephalus*) estuvo asociado a zonas con mayor biomasa de *D. gigas* y menor concentración de clorofila a. 2) el delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) estuvo asociado a hábitats con mayor biomasa de *D. gigas* y de zooplancton, en zonas con altas temperaturas superficiales. 3) Se asoció con los delfines comunes (*Delphinus sp.*) en hábitats con mayor concentración de clorofila a y bajos valores de biomasa de zooplancton, en aguas superficiales. 4) Con el calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) se encontró asociada en zonas de elevada biomasa de *D. gigas* y alta concentración de clorofila a.

Con respecto a los grandes pelágicos (tiburones, atunes, dorados, marlines, pez vela, entre otros) que estuvieron asociados a consumo y gasto, Cisneros-Montemayor *et al.* (2012) mencionaron que este grupo son potenciales depredadores del calamar. Pero para la región del CGC, el calamar gigante presentó una asociación directa con Q/B y R/B, concordando con Rosas-Luis *et al.* (2008) que los consumos de esta especie son grandes en la región, compitiendo con demas depredadores.

En el caso del grupo de mictófidos, otros cefalópodos, camarones, cangrejos rojos, estuvieron asociados a producción en los ecosistemas, siendo reportados comúnmente como presas del calamar gigante. Ruiz-Castro (2002) reportó gran preferencia del cefalópodo por el mictófico *Benthosema panamense* y por eufáusidos. Asimismo, Alegre *et al.* (2014) mencionaron que *D. gigas* se alimenta principalmente otros cefalópodos, *V. lucetia*, *D. gigas* (canibalismo), Euphasiidae, *Pleurocondes monodon*, *Lampanyctus sp.*, *Myctophum spp.*, otros mictófidos, Engraulidae, y Teleostei. En cambio, para la costa oeste de la Península de Baja California, Rosas-Luis (2007) mencionó una alimentación basada principalmente en la langostilla *Pleurocondes planipes*, seguido por el pez mesopelágico micronectónico *Vinciguerrria lucetia* y los mictófidos *Triphoturus mexicanus*, *Myctophum nitidulum*.

5.2. Simulaciones con variable ambiental forzante

Entre las especies que se vieron afectadas por el forzamiento ambiental se encuentran los tiburones, cetáceos, leones marinos, grandes y pequeños peces pelágicos, aves marinas, otros cefalópodos, merluza, y peces planos (tabla 9). En el caso de los grandes depredadores, se observó una fuerte variación en sus biomásas. Esto concuerda, con algunos autores (Coll *et al.*, 2013; Logan *et al.*, 2013; Rosas-Luis, 2013), que el calamar gigante representa una fuente de alimento abundante e importante para las poblaciones de los depredadores tope.

Con base en estas respuestas, observamos la influencia de *D. gigas* en los ecosistemas. Según Coll *et al.* (2013) los calamares son especies importantes que ayudan a entender

el dinamismo trófico en los sistemas marinos que ejercen los depredadores tope. Debido a que calamares ejercen un control top-down sobre sus presas, y pueden actuar de como depredadores tope (Neira & Arancibia, 2013). Como en el caso del CGC, en el cual, *D. gigas* se posicionó como un depredador tope (Rosas-Luis *et al.*, 2008).

Actualmente, en varias regiones del mundo, la disminución de los grandes depredadores del medio marino, han permitido que varias especies de calamares (entre ellas *D. gigas*) incrementen sus biomazas (Sibert *et al.*, 2006). Del mismo modo, sus rangos de expansión geográfica ha aumentando, coincidiendo con aumentos de temperatura del océano (Zeidberg & Robison, 2007; Rosas-Luis, 2013). Esto último se pudo observar en las costas del CC, cuando el calamar gigante aumento sus volúmenes a partir del 2000 y se instaló en nuevas zonas al norte y al sur de Chile (Arancibia & Neira, 2008; Field *et al.*, 2007). Estos dos aspectos, han provocado que gran parte de los flujos tróficos se vean regulados por los calamares (Rosas-Luis, 2013). En especial, por las especies de la familia Ommastrephidae, a la cual pertenece *D. gigas* (Boyle & Rodhouse, 2005). Las especies de esta familia, tienden a realizar migraciones estacionales entre aguas pelágicas y neríticas enlazando ambas cadenas alimenticias, al consumir presas tanto en la costa como en el mar abierto (Ibáñez *et al.*, 2015).

En relación con las simulaciones de biomasa del calamar gigante, las mayores fluctuaciones, son reflejo de los períodos donde se presentaron los mayores cambios de temperatura en la variable artificial. Cada 10 o 20 años aproximadamente, se presentó un descenso fuerte en la biomasa al incrementarse la temperatura seguido de un incremento en biomasa al disminuir la temperatura (Figuras 13 y 14). Todos los ecosistemas mostraron esta particularidad en diferente intensidad; incluso la región de Chile para los primeros 50 años, aunque en menor grado. De hecho, hay cierta concordancia entre los cambios de biomasa tan abruptos con los períodos de intensidad fuerte a intenso del evento El Niño (Changnon, 2000; Null, 2018), los cuales se presentaron en un intervalo aproximado de 12 a 23 años.

Otros autores han mencionado que cuando se presentaron eventos El Niño débiles y moderados (1992-1993, 2002, 2009-2010) no hubo cambios significativos en los índices de abundancia de este cefalópodo (Velázquez-Abunader, 2011; Yamashiro-Guinoza *et al.*, 2016). Pero cuando se manifestaron los eventos de El Niño (1997-1998) en el océano, el impacto fue fuerte; afectando los primeros estadíos de vida en la especie (disminuyeron las tallas (Keyl *et al.*, 2008)) y la disponibilidad de alimento (Waluda & Rodhouse, 2006). Ciertos autores mencionaron, que después de El Niño (1997-1998) en NCP, la biomasa de *D. gigas* se incremento. Entonces, esta especie como muchos calamares, al tener un corto ciclo de vida (1 o 2 años), la variabilidad inter e intra-anual del ambiente se ve reflejado

con mayor intensidad en sus biomásas, a diferencia de otros organismos del medio (Coll *et al.*, 2013; Ibáñez *et al.*, 2015).

Con respecto a las dos fases en las simulaciones. La primera abarca los primeros 50 a 55 años, donde la biomasa del calamar se mantuvo constante con baja variabilidad. La segunda fase, a partir de los 50 años siguientes, donde se presentaron variaciones más intensas debido al aumento en la temperatura provocando que la biomasa del calamar baje, a excepción del CC. Esto sugiere una posible tendencia si el calentamiento de las aguas afectara a largo plazo, particularmente sobre su capacidad efectiva de búsqueda. Ciertos autores (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006) han mencionado, que las presas del calamar gigante, pueden disminuir o moverse a zonas donde el estrés fisiológico provocado por los cambios de temperatura sean menores, provocando que los encuentros depredador-presa no sean frecuentes (Christensen & Walters, 2004). En este mismo sentido, Ibáñez & Keyl (2010) han sugerido que el canibalismo en la especie tiende a aumentar cuando se presenta una escasez de alimento. Ya que es una estrategia de almacenaje de energía de la población, para reaccionar de mejor forma a las adversidades ambientales incrementando o reduciendo sus números.

En relación con el CC, el año base de este modelo es 2005, en el cual se reportó una invasión fuerte de este cefalopodo (Arancibia & Neira, 2008). Si se toma en consideración lo que la simulación nos proyecta, en los próximos 50 años, podría observarse un aumento en la biomasa. Con respecto a ello, Cosgrove (2005) mencionó que los aumentos de biomasa de esta especie en latitudes mayores, son debidos a la intrusión de aguas más cálidas, lo cual ampliaría la distribución del calamar gigante en estas regiones.

5.3. Contribución del calamar gigante a la resiliencia en los ecosistemas

Actualmente los cambios en muchos ecosistemas se deben principalmente, debido a la actividad humana y al cambio climático. En particular esta última, ha propiciado que varias instituciones obtengan por nuevas metodologías que midan de una mejor manera el grado de vulnerabilidad y de amortiguamientos de los ecosistemas a estos cambios ambientales; como lo remarcan ciertos autores (Ulanowicz *et al.*, 2009; Arreguín-Sánchez, 2014b; Arreguín-Sánchez & Ruiz-Barreiro, 2014). En este trabajo, se observa que organismos de niveles tróficos intermedios, con grandes volúmenes en el ecosistema, y un gran número de interacciones entre especies, como lo es *D. gigas*; pueden ser empleados para determinar y comprender el comportamiento de la resiliencia en los sistemas al influir en la dinámica trófica (Rosas-Luis, 2012). Por consiguiente, este tipo de metodologías nos ofrecen pau-

tas para anticiparnos a lo que podemos esperar si las condiciones ambientales se siguen modificando por el calentamiento global.

Tanto el AGC como el CC, el calamar gigante no influyó en la respuesta de resiliencia. Además los ACP no asociaron a *D. gigas* al atributo de orden en estos ecosistemas, y al contar con valores altos de producción primaria con respecto a su respiración total (PP/R=6.6 para AGC, PP/R=4.4 para CC) (Arancibia & Neira, 2008; Lercari & Arreguín-Sánchez, 2008) la eficiencia de transferencia de energía es menor. Odum (1969) mencionó que cuando esto se presenta, los consumos no son similares a la producción, y las pérdidas de energía vía respiración son menores; entonces, la producción primaria es tan grande que gran parte no será consumida en el sistema. Por lo tanto, los organismos de nivel trófico bajo pueden influir más en el control de los flujos que organismos como el calamar gigante.

Del mismo modo, para los ecosistemas de BS y NPC, los cambios de biomasa y de resiliencia no se correlacionaron, aun cuando estos sistemas presentaron menores valores de PP/R (NPC=1.14, BS=2.97). Presentando una mayor eficiencia de transferencia de energía debido a que son sistemas con un estado de desarrollo mayor que AGC y CC, sobretodo el NCP. Si bien, *D. gigas* se relacionó con el A/C en el NCP, puede que otras especies con las que formó asociaciones en los clusters, puedan ejercer un mayor control en los flujos y en la resiliencia que este cefalópodo. Por ejemplo, algunos autores (Tam *et al.*, 2008; Taylor *et al.*, 2008a) mencionaron que cuando varias especies disminuyeron sus biomásas durante El Niño 97-98, provocaron un cambio en el orden del sistema. Entre estas especies figuran: anchovetas, merluza, caballa, peces demersales, pinnípedos, aves marinas, calamar gigante y grades depredadores pelágicos.

Ahora para BS, el cual es un ambiente más costero, especies como erizos y estrellas de mar, gastrópodos herbívoros, cangrejos pequeños, detritívoros béntonicos, filtradores, los pequeños peces carnívoros, fueron asociados al atributo de orden directamente. Ante esto Taylor *et al.* (2008b) reportó que aunque este sistema presenta capturas grandes, se basa en organismos del nivel trófico bajo, peces pelágicos pequeños mayormente. Por lo que la producción primaria requerida para sostener capturas es bajo (6.6 %), si lo comparamos con otros sistemas de surgencias (25.1 %) (Pauly & Christensen, 1995). Por lo que, organismos del medio bentónico, al poseer una relativa poca alteración por el efecto pesquero (un 7 %) (Taylor *et al.*, 2008b), pueden fungir como los principales soportes del mantenimiento del orden como se observó en los ACP y posiblemente en provocar un cambio mayor en los valores de resiliencia que el calamar gigante. Lo anterior, podría coincidir con la correlación negativa del ultimo escenario, ya que la resiliencia se mantuvo constante aun cuando la biomasa del cefalopodo fue minima en la simulación, por que no influye en los flujos tróficos

grandemente.

En otro aspecto, se observó que los sistemas de CGC, SGC, SPBC poseen valores de overhead altos (CGC= 77%, SGC=77%, SPBC= 60%), propio de sistemas inmaduros y en desarrollo, sugiriendo una enorme capacidad de afrontar las perturbaciones, como las extracciones de la actividad pesquera que se presentan en estas regiones (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002; Salcido-Guevara, 2006; Cisneros-Montemayor *et al.*, 2012). Aún así, solo el CGC y el SGC, presentaron correlación significativa en los primeros escenarios sugiriendo que solo eventos fuertes de temperatura, por arriba del 80%, la biomasa del calamar provoca un cambio en resiliencia. En CGC, los cambios fueron en el mismo sentido, debido a que *D. gigas* repercute en mayor grado en los flujos tróficos como un depredador tope.

En cambio, en el SGC, todos los escenarios presentaron una correlación significativa. Esto sugiere que los cambios de biomasa del calamar gigante, si influyen en ecosistemas que poseen gran variedad y abundancia de organismos de nivel trófico bajo (Salcido-Guevara, 2006). Aun cuando no es una especie que repercute en A/C en este sistema. Asimismo, su relación fue inversa con la resiliencia, posiblemente debido a que su efecto top-down en los flujos es mayor, con respecto a las demás especies en el SGC.

En caso del SPBC, hay que considerar en esta región, la influencia de surgencias, vientos y giros geostróficos, por lo que el calamar gigante estaría sometido a una zona de mezcla y agua fría, (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2012) con abundante alimento todo el año. Entonces compite con otras especies que presentan un mayor nivel trófico y posiblemente son depredadores de *D. gigas*. Por tanto, sus consumos no influyen tanto en el sistema como CGC y SGC.

En otro aspecto, algunos autores han mencionado que esta especie es sensible a los efectos bottom-up (Tam *et al.*, 2008; Taylor *et al.*, 2008b). Waluda & Rodhouse (2006) mencionaron que las abundancias de esta especie se ven favorecidas cuando las surgencias son intermedias; y sus bajas abundancias son debido a surgencias bajas e intermedias. Según Anderson & Rodhouse (2001) en afloramientos fuertes se presenta un mayor transporte de los organismos que figuran como presas del calamar gigante, hacia zonas mar adentro exponiéndolos a estos cefalópodos a sus depredadores más fácilmente. Al considerar esto, los sistemas AGC, SPBC, BS, NCP y CC, presentan una producción primaria muy alta, consecuencia de las surgencias constantes, donde los efectos bottom-up son más intensos y otras especies ejercen un mayor control en los flujos. A diferencia de los sistemas CGC, SGC, donde la producción primaria no está tan grande como en los anteriores, y en los cuales *D. gigas* se posiciona como un depredador con altos consumos.

En términos generales, los resultados obtenidos parecen concordar con Rosas-Luis

(2013) en el sentido de que los calamares pueden ser empleados para la valoración de ecosistemas en función de perturbaciones ambientales y físicas. Esto debido a que por su corto ciclo de vida, se puede seguir el cambio poblacional de una mejor manera para que otras especies que poseen ciclos de vida largo. Entonces el calamar gigante se relaciona con procesos de producción y consumo en todos los sistemas, y puede fungir como especie clave en ciertas regiones del Pacífico Oriental, cuando su producción se relaciona con el orden del sistema. No obstante, solo en ecosistemas donde ejerce consumos altos, sus cambios de biomasa repercuten en los cambios de resiliencia.

6. Conclusiones

Después de considerar las posibles causas de todo del comportamiento y respuesta de calamar ante los tratamientos realizados se concluye lo siguiente:

- El calamar gigante ejerce un papel como depredador y presa, al asociarse con procesos de producción y consumo en los siete ecosistemas. No obstante, en el CGC, SPBC y NCP, fungió como especie clave, debido a que su producción se asocio con el orden del sistema.
- En los siete ecosistemas, las especies se agruparon en conjuntos cuando se presentó el mismo tipo atributo, indicando funciones similares en el sistema.
- Cuando se presentó más de un tipo de atributo en los grupos formados, indicó relaciones tróficas entre los organismos. En el caso del calamar gigante, se observaron interacciones depredador-presa con varias especies.
- Al realizar las simulaciones varias especies presentaron fuertes fluctuaciones en sus biomاسas al modificar las tasas de producción del calamar gigante. Por ejemplo: los cetáceos, tiburones, pequeños peces pelágicos, pinnípedos, otros cefalópodos, merluza, escómbridos, crustáceos, rayas, peces vela, carángidos y aves marinas.
- En los ecosistemas del CGC, SGC, donde el calamar gigante ejerce altos consumos en varias organismos y ejerce un mayor control top-down. Sus cambios de biomasa se correlacionaron significativamente con los cambios anuales de resiliencia, cuando se presentaron efectos de temperatura fuertes en estos ambientes.
- Asimismo, el AGC, SPBC, CC, BS, NCP, no presentaron alguna correlación significativa entre la biomasa de *D. gigas* y la resiliencia. Debido a que el calamar no ejerce un control top-down tan fuerte en los flujos tróficos.

7. Recomendaciones

- Aunque se determinó que el calamar gigante se asocia con atributos de consumo, producción y orden en los sistemas, no se pudo corroborar hasta qué punto esto influye en la estructura de la red trófica del sistema, sería pertinente explorar con técnicas de análisis de redes para determinar como el calamar influye en la topología trófica.
- Aunque la temperatura arrojó información pertinente de la relación de los cambios de biomasa del calamar gigante y los cambios de resiliencia anual. Los valores que arrojaron el ρ en las correlaciones fueron muy bajos. Por tanto, explorar con otras variables y con otro tipo de análisis sería pertinente, para determinar cual variable ambiental o datos de captura influyen más en esta especie.

Bibliografía

- Alegre, A., F. Menard, R. Tafur, P. Espinoza, J. Argüelles, V. Maehara, O. Flores, M. Simier & A. Bertrand. 2014. Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt Current system. *PLoS One*, 9(1):e85919.
- Anderson, C. I. & P. G. Rodhouse. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. *Fisheries research*, 54(1):133–143.
- Arancibia, H. & S. Neira. 2008. Overview of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) stock, a biomass forecast, and the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predator-prey relationship off central Chile (33°S–39°S). *Californica Cooperativa Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49:104–115.
- Argüelles, J., R. Tafur, A. Taipe, P. Villegas, F. Keyl, N. Dominguez & M. Salazar. 2008. Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters, 1989–2004. *Progress in Oceanography*, 79(2-4):308–312.
- Arreguín-Sánchez, F. 2014a. Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas acuáticos explotados. *Ciencia Pesquera*, 22(1):89–101.
- Arreguín-Sánchez, F. 2014b. Measuring resilience in aquatic trophic networks from supply–demand-of-energy relationships. *Ecological Modelling*, 272:271–276.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos & E. A. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 156(2-3):167–183.
- Arreguín-Sánchez, F. & E. Arcos-Huitrón. 2007. Fisheries catch statistics for Mexico. *Reconstruction of marine fisheries catches for key countries and regions (1950-2005)*. Fisheries Centre, University of British Columbia. *Fisheries Centre Research Reports*, 15(2):81–103.
- Arreguín-Sánchez, F., P. del Monte-Luna, J. G. Díaz-Uribe, M. Gorostieta, E. A. Chávez & R. Ronzón-Rodríguez. 2007. Trophic model for the ecosystem of La Paz Bay, Southern Baja California Peninsula, Mexico. *Fisheries Centre Research Reports*, 15(6):134–160.
- Arreguín-Sánchez, F. & T. M. Ruiz-Barreiro. 2014. Approaching a functional measure of vulnerability in marine ecosystems. *Ecological Indicators*, 45:130–138.

- Bakun, A. & S. J. Weeks. 2008. The marine ecosystem off Peru: what are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography*, 79(2-4):290–299.
- Bayle-Sempere, J. T., F. Arreguín Sánchez, P. Sánchez-Jerez, D. Fernández-Jover, P. Arechavala-López & D. Izquierdo-Gomez. 2013. Análisis y evaluación ecosistémicos de la piscicultura marina con Ecopath with Ecosim (EwE). En: Blanco, J. A. (ed.). Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. Omnia Publisher SL. 215 pp.
- Bazanov, S. 1986. Feeding behaviour of *Dosidicus gigas* and some quantitative aspects of its feeding. *Resources and fishery perspectives of squid of the world ocean (ed. BG Ivanov)*, p. 124–131.
- Bazzino-Ferreri, G., C. Salinas-Zavala & U. Markaida. 2007. Variability in the population structure of jumbo squid *Dosidicus gigas* in Santa Rosalía, central Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33(2):173–186.
- Bazzino-Ferreri, G. A. 2009. Calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y cambio climático: adaptaciones y vulnerabilidad. 473-482. En: E. Rivera-Arriaga, I. Azuz-Adeath, L. Alpuche Gual y G.J. Villalobos-Zapata (eds.). Cambio Climático en México un Enfoque Costero-Marino. Universidad Autónoma de Campeche CETYS Universidad, Gobierno del Estado de Campeche. 944 pp.
- Boyle, P. & P. Rodhouse. 2005. Cephalopods: Ecology and Fisheries. Blackwell Publishing. Oxford. 452 pp.
- Boyle, P. & P. Rodhouse. 2008. Cephalopods: Ecology and Fisheries. John Wiley & Sons. New York. 464 pp.
- Carrillo, P., M. Villar-Argaiz, J. M. MedinaSánchez, J. A. Delgado-Molina, F. J. Bullejos, S. Rosillo, C. Durán, N. Korbee & F. Felix. 2009. Especies claves en el funcionamiento de las redes tróficas pelágicas de ecosistemas de alta montaña: estrategias adaptativas. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. URL https://www.miteco.gob.es/es/parques-nacionales-oapn/publicaciones/oapn_inv_art_0509_tcm30-65684.pdf
- Changnon, S. A. 2000. El Niño 1997-1998: the climate event of the century. Oxford University Press. New York. 215 pp.

- Chong, J., C. Oyarzún, R. Galleguillos, E. Tarifeño, R. Sepúlveda & C. Ibáñez. 2005. Parámetros biológicos-pesqueros de la jibia, *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835)(Cephalopoda: Ommastrephidae), frente a la costa central del Chile (29°S-40°S) durante 1993-1994. *Gayana (Concepción)*, 69(2):319–328.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*, 61(3-4):169–185.
- Christensen, V. & C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling*, 172(2-4):109–139.
- Christensen, V., C. J. Walters, D. Pauly & R. Forrest. 2008. Ecopath with Ecosim version 6. User Guide. Lenfest Ocean Futures Project 2008. 235 pp.
- Cisneros-Montemayor, A. M., V. Christensen, F. Arreguín-Sánchez & U. R. Sumaila. 2012. Ecosystem models for management advice: An analysis of recreational and commercial fisheries policies in Baja California Sur, Mexico. *Ecological modelling*, 228:8–16.
- Coll, M., J. Navarro, R. J. Olson & V. Christensen. 2013. Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of food-web models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95:21–36.
- Cosgrove, J. A. 2005. The first specimens of Humboldt squid in British Columbia. *PICES Press*, 13(2):30–31.
- Cruz-Escalona, V. H., M. V. Morales-Zárata, A. F. Navia, J. M. Rguez-Baron & P. del Monte-Luna. 2013. Análisis funcional de la red trófica de bahía magdalena Baja California Sur, México. *Latin american journal of aquatic research*, 41(3):519–544.
- de la Chesnais, T., E. A. Fulton, S. R. Tracey & G. T. Pecl. 2019. The ecological role of cephalopods and their representation in ecosystem models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. doi:10.1007/s11160-019-09554-2.
- Delibes-Mateos, M. & L. Gálvez-Bravo. 2009. El papel del conejo como especie clave multifuncional en el ecosistema mediterráneo de la Península Ibérica. *Revista Ecosistemas*, 18(3):14–25.
- Díaz-Gamboa, R. E. 2009. Relaciones tróficas de los cetáceos teutófagos con el calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 109 pp.

- Díaz-Uribe, J. G., F. Arreguín-Sánchez & M. A. Cisneros-Mata. 2007. Multispecies perspective for small-scale fisheries management: A trophic analysis of La Paz Bay in the Gulf of California, Mexico. *Ecological modelling*, 201(2):205–222.
- Ehrhardt, N., N. Solís, P. S. Jacquemin, C. Ortiz, R. Ulloa, D. González & B. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencia Pesquera*, 5:63–76.
- Endrédi, A., V. Senánszky, S. Libralato & F. Jordán. 2018. Food web dynamics in trophic hierarchies. *Ecological Modelling*, 368:94–103.
- Espinoza, P. 2014. Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach content analyses. Tesis de Doctorado, Université de Bretagne Occidentale. 159 pp.
- Field, J. C., K. Baltz, A. J. Phillips & W. A. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 48:131.
- Field, J. C., C. Elliger, K. Baltz, G. E. Gillespie, W. F. Gilly, R. Ruiz-Cooley, D. Pearse, J. S. Stewart, W. Matsubu & W. A. Walker. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95:37–51.
- Fréon, P., M. Barange & J. Aristegui. 2009. Eastern boundary upwelling ecosystems: integrative and comparative approaches. Preface. *Progress in Oceanography*, 83(1-4):1–14.
- Gibson, R., R. Atkinson & J. Gordon. 2007. The Humboldt Current System of Northern and Central Chile. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 45:195–344.
- Gilly, W., U. Markaida, C. Baxter, B. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robison, G. Bazzino & C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Marine Ecology Progress Series*, 324:1–17.
- Gilly, W. F., J. M. Beman, S. Y. Litvin & B. H. Robison. 2013. Oceanographic and biological effects of shoaling of the oxygen minimum zone. *Annual review of marine science*, 5:393–420.

- Gitay, H., A. Suárez, R. Watson & T. Dokken. 2002. Cambio Climático y biodiversidad. Documento técnico V del IPCC. Grupo Intergubernamental de Expertos en el Cambio Climático. 93 pp.
- Guevara-Carrasco, R., L. Mariátegui Rosales & C. Yamashiro Guinoza. 2018. Aspectos de la ordenación pesquera del calamar gigante o pota (*Dosidicus gigas*) y la variabilidad climática en el Perú. *Boletín Instituto Nacional de Perú*, 33(2):285–301.
- Hernández-Araujo, A. A. 2016. Segregación vertical del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*) en la región Central del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 55 pp.
- Hernández-Padilla, J. C., T. M. Ruíz-Barreiro, S. Salcedo-Bojórquez, M. J. Espinosa-Romero, M. J. Zetina-Rejón & F. Arreguín-Sánchez. 2017. The Ecological Role of *Opisthonema libertate* and *Cetengraulis mysticetus* on Ecosystem Order in The Southeastern Gulf of California, Mexico. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 17(4):713–724.
- Herrera-Cervantes, H., D. B. Lluch-Cota, S. E. Lluch-Cota, S. Gutiérrez-de Velasco *et al.* 2007. The ENSO signature in sea-surface temperature in the Gulf of California. *Journal of Marine Research*, 65(5):589–605.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1):1–23.
- Holmes, J., K. Cooke & G. Cronkite. 2008. Interactions between jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and Pacific hake (*Merluccius productus*) in the northern California Current in 2007. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49:129–141.
- Ibáñez, C. M. & F. Keyl. 2010. Cannibalism in cephalopods. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(1):123–136.
- Ibáñez, C. M., R. D. Sepúlveda, P. Ulloa, F. Keyl & M. C. Pardo Gandarillas. 2015. The biology and ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean waters: a review. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(3):402–414. doi: 10.3856/vol43-issue3-fulltext-2.
- IMARPE. 2007. Estudio de línea base del ámbito marino de la Bahía Sechura. Inf. téc., Instituto del Mar de Perú. 116 pp.

- IMARPE. 2018. Anuarios Científicos Tecnológicos. Repositorio Digital IMARPE. Instituto Nacional de Perú.
URL <http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe/handle/123456789/6>
- Jiménez-Quiroz, M. d. C. 2018. Indicadores Climáticos. Una manera para identificar la variabilidad climática a escala global.
URL <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/BOLETINES/hidroclimatico/INDICES-CLIMATICOS.pdf>
- Jordán, F., L. Wei-Chung & A. J. Davis. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3):535–546.
- Keyl, F., J. Argüelles, L. Mariátegui, R. Tafur, M. Wolff & C. Yamashiro. 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49:119–128.
- Kotliar, N. B. 2008. Application of the New Keystone-Species Concept to Prairie Dogs: How Well Does It Work? *Conservation biology*, 14(6):1715–1721.
- Lavín, M., E. P. Hernández & C. Cabrera. 2003. Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofísica Internacional*, 42(3):363–375.
- Lercari, D. & F. Arreguín-Sánchez. 2008. An ecosystem modelling approach to deriving viable harvest strategies for multispecies management of the Northern Gulf of California. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 19(4):384–397.
- Lluch-Cota, S. E., E. A. Aragon-Noriega, F. Arreguín-Sánchez, D. Aurióles-Gamboa, J. J. Bautista-Romero, R. C. Brusca, R. Cervantes-Duarte, R. Cortés-Altamirano, P. Del-Monte-Luna, A. Esquivel-Herrera, G. Fernández, M. E. Hendrixkx, S. Hernández-Vázquez, H. Herrera-Cervantes, M. Kahru, , M. Lavín, D. Lulch-Belda, D. B. Lluch-Cota, J. Lopez-MArtínez, S. G. Marinone, M. O. Nevárez-Mratínez, S. Ortega-García, E. Palacios-Castro, A. Parés-Sierra, G. Ponce-Díaz, M. Ramírez-Rodríguez, C. A. Salinas-Zavala, R. A. Schwartzlose & A. P. Sierra-Beltrán. 2007. The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in oceanography*, 73(1):1–26.
- Lluch-Cota, S. E., A. Pares-Sierra, V. O. Magaña-Rueda & F. Arreguín-Sánchez. 2006. Modeling climate change in the Gulf of California. *GLOBEC International Newsletter*, 12(2):70–71.

- Logan, J. M., R. Toppin, S. Smith, B. Galuardi, J. Porter & M. Lutcavage. 2013. Contribution of cephalopod prey to the diet of large pelagic fish predators in the central North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95:74–82.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(3):507–522.
- Martínez, A. Y. C. 2016. El papel del mero rojo (*Epinephelus morio*, VALENCIENNES, 1828) en el ecosistema de Plataforma Continental de Yucatán, México. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro interdisciplinario de Ciencias Marinas. 104 pp.
- Medina, M., H. Arancibia & S. Neira. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18° 20' S–24° 00' S). *Investigaciones marinas*, 35(1):25–38.
- Melián, C. J. & J. Bascompte. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters*, 5(6):705–708.
- Mills, L. S., M. E. Soulé & D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4):219–224.
- Neira, S. & H. Arancibia. 2007. Modelling the food web in the upwelling ecosystem off central Chile (33°S–39°S) in the year 2000. *Fisheries Centre Research Reports*, 15(6):71–86.
- Neira, S. & H. Arancibia. 2013. Food web and fish stock changes in central Chile: comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predation, the environment, and fisheries. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95:103–112.
- Nevárez-Martínez, M. O., F. J. Méndez-Tenorio, C. Cervantes-Valle, J. López-Martínez & M. L. Anguiano-Carrasco. 2006. Growth, mortality, recruitment, and yield of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Guaymas, Mexico. *Fisheries Research*, 79(1-2):38–47.
- Nevárez-Martínez, M. O., E. Morales-Bojórquez & I. Rivera-Parra. 2008. La pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) del Golfo de California y su relación con la variabilidad ambiental. p. 124-135. En: Lopez-Martines, J. (ed.). Variabilidad ambiental y pesquerías en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. 200 pp.
- NOAA. 2018a. Climate at a Glance, Global Time Series. National Centers for Environmental Information. National Oceanic and Atmospheric Administration.
URL <https://www.ncdc.noaa.gov/cag/global/time-series>

- NOAA. 2018b. El Niño y la Niña (El Niño-Southern Oscillation). NOAA. Climate.gov. Science and information for climate-smart nation.
URL <https://www.climate.gov/enso>
- Null, J. 2018. El Niño and La Niña Years and Intensities Based on Oceanic Niño Index (ONI).
URL <https://www.ggweather.com/enso/oni.htm>
- Odum, E. P. 1969. Strategy of ecosystem development. *Science*, 164(3877):262–270.
- Odum, E. P. & G. W. Barret. 2006. Fundamentos de ecología. 5a ed. International Thomson Editores, S. A. de C. V. 585 pp.
- Pauly, D. & V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374(6519):255–257.
- Plagányi, É. E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. FAO Fisheries Technical Paper. No. 477. Rome, FAO. 108 pp.
- PNUD. 2016. Hacia un manejo ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt.
URL <http://virtual.esup.edu.pe/handle/ESUP/117>
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. *Coral reefs*, 3(1):1–11.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco & R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, 46(8):609–620.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Enviromental for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Australia.
URL <https://www.R-project.org>
- Riofrío-Lazo, M., F. Arreguín-Sánchez, M. Zetina-Rejón & F. Escobar-Toledo. 2012. The ecological role of the Vaquita, *Phocoena sinus*, in the ecosystem of the Northern Gulf of California. *Ecosystems*, 16(3):416–433.
- Rocha, F. & M. A. Vega. 2003. Overview of cephalopod fisheries in Chilean waters. *Fisheries Research*, 60(1):151–159.
- Rodhouse, P. G. 2008. Large-scale range expansion and variability in ommastrephid squid populations: a review of environmental links. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49:83–89.

- Rosas-Luis, R. 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 en la costa occidental de la península de Baja California. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 100 pp.
- Rosas-Luis, R. 2012. Calamares dominan el océano y los mares mexicanos. *Biodiversitas*, (100):11–16.
- Rosas-Luis, R. 2013. La modificación del sistema marino reflejada en las poblaciones de las especies de calamares *Dosidicus gigas*, *Illex cointeei*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* y *Onykia ingens*. Dinámica y función de los calamares en los ecosistemas. Tesis de Doctorado, Facultad de Geología. 205 pp.
- Rosas-Luis, R., C. Salinas-Zavala, V. Koch, P. D. M. Luna & M. Morales-Zárte. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *ecological modelling*, 218(1-2):149–161.
- Ruiz-Castro, R. I. 2002. Relación trófica entre el cachalote (*Physeter Macrocephalus*) y el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el golfo de California mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 67 pp.
- Ruiz-Cooley, R. I., L. T. Ballance & M. D. McCarthy. 2013. Range expansion of the jumbo squid in the NE Pacific: $\delta^{15}\text{N}$ decrypts multiple origins, migration and habitat use. *PLoS One*, 8(3):e59651.
- Ruzicka, J. J., R. D. Brodeur & T. C. Wainwright. 2007. Seasonal food web models for the Oregon inner-shelf ecosystem: investigating the role of large jellyfish. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 48:106–128.
- Salcido-Guevara, L. A. 2006. Estructura y flujos de biomasa en un ecosistema bentónico explotado en el sur de Sinaloa, México. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 96 pp.
- SERNAPESCA. 2018. Estadísticas pesqueras. Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura. URL <http://www.sernapesca.cl/informes/estadisticas>
- Sibert, J., J. Hampton, P. Kleiber & M. Maunder. 2006. Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *science*, 314(5806):1773–1776.
- Tam, J., M. H. Taylor, V. Blaskovic, P. Espinoza, R. M. Ballón, E. Díaz, C. Wosnitzamendo, J. Argüelles, S. Purca, P. Ayón *et al.* 2008. Trophic modeling of the Northern

- Humboldt Current Ecosystem, part I: comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 79(2-4):352–365.
- Tam-Málaga, J., A. Jarre, M. Taylor, C. Wosnitza-Mendo, V. Blaskovic'Huayta, S. Purca Cuicapusa, N. Vargas López, E. Díaz Acuña & J. Argüelles Torres. 2009. Modelado de la merluza en su ecosistema con interacciones tróficas y forzantes ambientales. *Boletín Instituto del Mar de Perú*, 24(1-2):27–33.
- Taylor, M. H., J. Tam, V. Blaskovic, P. Espinoza, R. M. Ballón, C. Wostinaza-Mendo, J. Argüelles, E. Díaz, S. Purca, N. Ochoa, P. Ayón, E. Goya, D. Gutiérrez, L. Quipuzoa & M. Wolff. 2008a. Trophic modelling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part II: elucidating ecosystem dynamics from 1995 to 2004 with a focus on the impact of ENSO. *Progress in Oceanography*, 79(2008):366–378.
- Taylor, M. H., M. Wolff, F. Vadas & C. Yamashiro. 2008b. Trophic and environmental drivers of the Sechura Bay Ecosystem (Peru) over an ENSO cycle. *Helgoland Marine Research*, 62(1):15.
- Ulanowicz, R. E. 1986. Growth and Development - Ecosystems Phenomenology. Springer-Verlag, New York. 204 pp.
- Ulanowicz, R. E. 2009. A third window: Natural life beyond Newton and Darwin. Templeton Foundation Press. 224 pp.
- Ulanowicz, R. E., S. J. Goerner, B. Lietaer & R. Gomez. 2009. Quantifying sustainability: resilience, efficiency and the return of information theory. *Ecological complexity*, 6(1):27–36.
- Velázquez-Abunader, J. I. 2011. Variación de la distribución y biomasa del calamar gigante *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) en la región central del golfo de California. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 106 pp.
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(2):139–172.
- Waluda, C. M. & P. G. Rodhouse. 2006. Remotely sensed mesoscale oceanography of the Central Eastern Pacific and recruitment variability in *Dosidicus gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, 310:25–32.

- Wu, S., B. Bates, Z. W. Kundzewicz & J. Palutikof. 2008. El Cambio Climático y el Agua. Documento técnico VI del IPCC. Grupo Intergubernamental de Expertos del Cambio Climático. 224 pp.
- Yamashiro-Guinoza, C., W. Marín Soto & J. Argüelles Torres. 2016. El recurso calamar gigante en la costa peruana y El Niño. *Boletín Trimestral Oceanográfico. Instituto del Mar de Perú*, 2(1):17–20.
- Yatsu, A., K.-i. Yamanaka & C. Yamashiro. 1999. Tracking experiments of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. *Bulletin National Research Institute Far Seas Fisheries*, 36:55–60.
- Zeidberg, L. D. & B. H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(31):12948–12950.
- Zetina-Rejón, M. J. 2004. Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 111 pp.

A. Anexos

A.1. Descripción del modelo Ecopath

Para la construcción de un modelo trófico, primero se requiere seleccionar grupos que representen cada uno de los eslabones en la red trófica, que va desde la base de la cadena trófica (productores primarios y detritus) hasta llegar al nivel máximo en la red (los depredadores tope). Cada uno de los elementos seleccionados, puede ser un grupo funcional formado por varias especies con relación biológica-ecológica, una especie particular, y un grupo de edad o de talla de cierta especie. Así mismo, cada grupo que conforma la red posee información de entrada (Tabla 12) necesaria para realizar los modelos de balance de masas. Estos datos provienen de múltiples fuentes de información sobre los hábitos alimenticios, capturas y descartes, edad y crecimiento de los grupos funcionales para cada una de las zonas que constituyen los ecosistemas. En caso fortuito de no contar con la información en la zona del organismo, son empleados valores de estas o similares especies en ecosistemas parecidos.

Tabla 12. Datos de entrada requeridos para el Ecopath

B_i	Biomasa
P/B_i	Producción/Biomasa
Q/B_i	Consumo/Biomasa
Y_i	Capturas pesqueras y descartes
EE_i	Eficiencia ecotrófica
DC_{ji}	Matriz depredador/presa

Ecopath se basa en un conjunto de ecuaciones lineales (Ecuación 4), una por cada grupo funcional, representando las interacciones entre los grupos funcionales seleccionados para el ecosistema; donde el resultado debe ser igual a cero para obtener el modelo balanceado.

$$B_i * \left(\frac{P}{B}\right)_i * EE_i - \sum_{j=1}^n B_j * \left(\frac{Q}{B}\right)_j * DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (4)$$

Hay que tener en cuenta, que Ecopath se basa en la combinación de dos ecuaciones principales. La *primera ecuación* hace alusión a la producción de cada grupo en términos de biomasa. Con respecto al término de producción, el cual se refiere a la elaboración de tejido somático o gonadal (ya sea si sobrevive o no) por un grupo durante un tiempo considerado. Sin embargo, Ecopath lo cuantifica estimando las salidas a partir de los componentes de la mortalidad total; ya que la biomasa ganada a través de la producción de cada grupo funcional debe ser igual a las pérdidas por depredación, pesca y otras exportaciones. Se

representa de la siguiente manera (Ecuación 5):

$$P_i = Y_i + B_i * M2_i + E_i + BA_i + P_i(1 - EE_i) \quad (5)$$

Donde P_i es la producción de cada grupo i , Y_i es la captura total por grupo i , B_i es la biomasa de cada grupo i , $M2_i$ es la mortalidad total por depredación de cada grupo i , E_i es la tasa de migración (emigración-inmigración), BA_i es la biomasa acumulada de cada grupo. Mientras $M0_i = P_i(1 - EE_i)$ representa otras mortalidades no causadas por depredación. Así mismo, EE_i es la eficiencia ecotrófica de cada grupo, que es la proporción de la producción utilizada en el sistema. Por tanto, P_i es calculada como un producto de B_i , definiéndose como la tasa de producción/biomasa $(\frac{P}{B})_i$. No se considera el producto gonadal en la ecuación, sin embargo, al final tiende a ser consumido por algún grupo y se puede asociar en mortalidad por depredación o en otras mortalidades.

En relación al término de depredación $M2_i$, el cual permite enlazar depredadores con presas (Ecuación 6).

$$M2_i = \sum_{j=1}^n \frac{Q_j * DC_{ji}}{B_i} \quad (6)$$

Donde la suma de todos n los grupos de depredadores j que se alimenta de un grupo i , Q_j es el consumo total del depredador i , y DC_{ji} es la fracción en la dieta del depredador que es aportada por la presa i . Así mismo, Q_j se calcula como producto de la biomasa del depredador B_j , expresándose como la tasa de consumo/biomasa $(\frac{Q}{B})_j$ del grupo j . Esto último implica que al tener información de las tasas de consumo de los depredadores y las dietas relativas a una presa determinada, se puede estimar la mortalidad por depredación para el grupo; o alternativamente, en caso de conocer la mortalidad por depredación emplear la ecuación para conseguir las tasas de consumo. De igual manera, el consumo total de un grupo (i) por un depredador j en un tiempo, se puede obtener como $Q_{ij} = B_j * (Q/B)_j * DC_{ji}$.

Por consiguiente, la ecuación 5 puede ser reexpresada en la ecuación 7, al incluir las tasas de consumo y dietas de los grupos; y de esta manera, la producción de cada grupo equivale a su consumo más sus capturas:

$$B_i * (\frac{P}{B})_i * EE_i = Y_i + \sum_{j=1}^n B_j * (\frac{Q}{B})_j * DC_{ji} \quad (7)$$

En otro aspecto, la *segunda ecuación* maestra del Ecopath se encarga de balancear las energías de cada grupo (Ecuación 8), una vez que el modelo ha sido alimentado con los datos de entrada de la Ecuación 5.

$$\text{Consumo } (Q_i) = \text{Producción } (P_i) + \text{Respiración } (R_i) + \text{Alimento No Asimilado } (U_i) \quad (8)$$

Un aspecto importante de la ecuación 8 es conocer cuánto de lo que es consumido es utilizado por el grupo, lo cual es conocido como asimilación (Ecuación 9).

$$As_i = B_{i*} * \frac{Q}{B_i} * (1 - GS_i) \quad (9)$$

Donde GS_i es la fracción del consumo de un grupo que no es asimilada. Por lo que, el alimento que es asimilado en el consumo termina ya sea en producción o en respiración (costo metabólico) y lo no asimilado termina en los detritos.

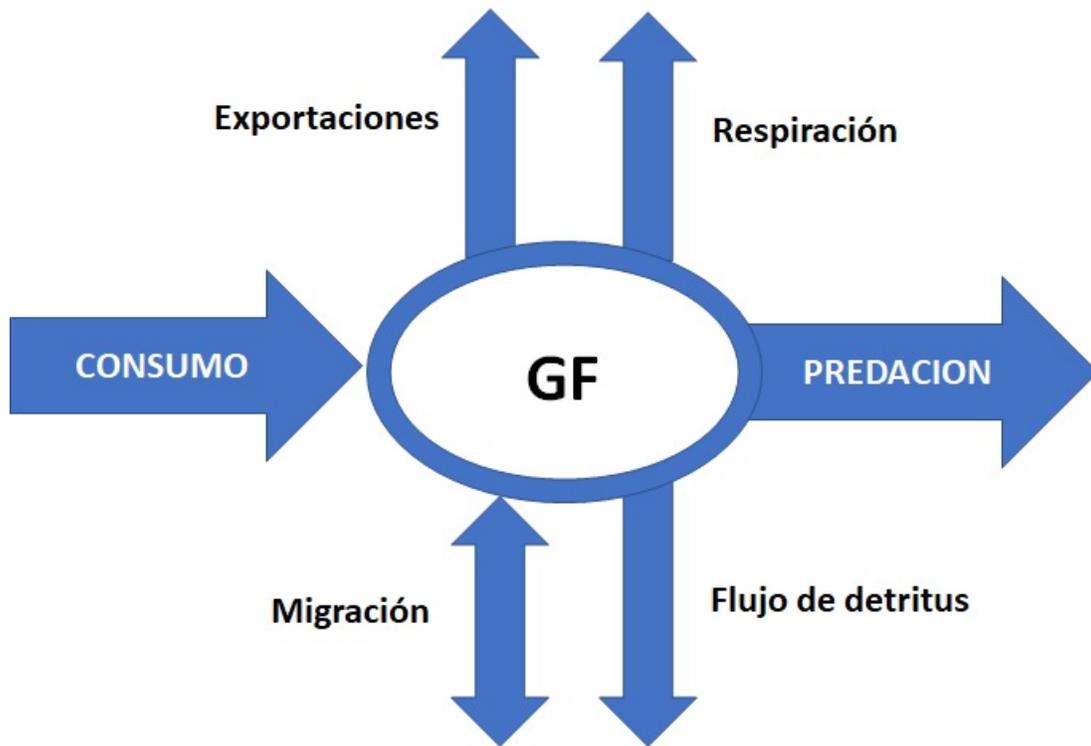


Figura 5. Balanceo de flujos de entrada (consumo) y salida (depredación, migración, exportaciones, respiración, flujo de detritus) de cada grupo funcional (GF).

Con base en lo anterior mencionando, para balancear los flujos de entrada y salida entre los grupos (Figura 5), se tiene como finalidad la estimación de la respiración a partir de la diferencia de la parte asimilada del consumo y la parte de producción que no es atribuible a productores primarios (Ecuación 10).

$$R_i = (1 - GS_i) * Q_i - (1 - TM_i) * P_i \quad (10)$$

Donde TM_i es la proporción de la producción que no es atribuible a la producción primaria, que puede ser conocido como el "*modo trófico del grupo*" y es igual 1 si es autótrofo o es igual 0 si es heterótrofo.

No obstante, el criterio principal para corroborar que el modelo trófico esta balanceado, es revisar los valores de salida que arroja el Ecopath de EE_i ; debido a que generalmente son estimados por el modelo, y sus valores van de 0 a 1. Cuando los valores exceden este rango, indica que el consumo total de un grupo excede la producción total y el mantenimiento del grupo. Por lo cual, la consistencia del modelo se comprueba mediante el parámetro EE_i ; y en conjunto con las relaciones de respiración/asimilación, producción/respiración y respiración/biomasa, que deben ser todos menores a uno (Bayle-Sempere *et al.*, 2013).

A.2. Origen de los atributos de organización

En primera instancia, el flujo de energía T que proviene del sol es fijada por los productores primarios para producir materia orgánica en la base de red y transmitirse a los niveles superiores a través de las interacciones tróficas entre los grupos hasta el tope de la red. Por consiguiente, los flujos de energía (biomasa) se trasladan por el consumo de una presa i por un predador j , donde existe la probabilidad de que ocurra dicho evento por el encuentro de los organismos $T_{i,j}$ o que no ocurra $1 - T_{i,j}$. El producto de estas dos probabilidades se le conoce como *indeterminancia*, que mide la incertidumbre de un evento; en este caso, el no conocer la ubicación y velocidad de un flujo de energía de un punto a otro.

Con base a lo anterior, consideremos en una red trófica las siguientes probabilidades al emplear la teoría de información de la siguiente manera: La probabilidad de no ocurrencia de un evento se expresa como $s_i = -k \log(T_i)$ y la indeterminancia de dicho evento sería $h_i = -k T_i \log(T_i)$. En el caso de dos eventos que ocurren (i y j) simultáneamente, la de no ocurrencia se presenta como $s_{i,j} = -k \log(T_{i,j}) = 1 - T_{i,j}$, donde los dos eventos pueden ser independientes o limitarse uno al otro; y son independientes totalmente la indeterminancia es máxima $s_{i,j}^{max}$. De modo que, la diferencia entre la indeterminancia máxima y la no ocurrencia de dos eventos $x_{i,j} = s_{i,j}^{max} - s_{i,j}$ nos proporciona la limitación de un elemento sobre otro, la cual es simétrica. Esto último se le conoce como *limitación mutua promedio* que mide la dependencia de un componente sobre otro. Ahora en un ecosistema, la limitación en flujos se debe cuando un organismo tiende a especializarse a cierta presa que es su sustento; por lo que, si esa proporción de flujo (presa) se interrumpe la persistencia de esa especie no es posible modificando la topología de los flujos; un ejemplo, muy característico de esto son todas las especies que se encuentran en un arrecife de coral, donde la distribución y proporción de los flujos se encuentra en tal grado de orden que puede sustentar a varios organismos que se alimentan de presas y en períodos de alimentación diferentes.

Entonces, la limitación mutua promedio de todo el conjunto de eventos es la suma de las diferencias de las limitaciones mutuas (Ecuación 11); o información mutua promedio *AMI* en el modelo Ecopath.

$$X = \sum_{i,j} T_{i,j} * x_{i,j} \quad (11)$$

De manera que el producto *AMI* y *TST* (flujos totales del sistema) nos proporciona el atributo de *Ascendencia* ($A = X$) que cuantifica la actividad y el grado de organización en el sistema, ya que representa la magnitud de energía que fluye dentro del ecosistema

hacia fines particulares (organismos). Se puede expresar de la siguiente manera en una red trófica, al emplear la matriz de consumo y transformar los consumos en flujos obtenemos una matriz de flujos, resultado de aplicar la rutina de descomposición de nivel trófico en Ecopath:

$$A = X = -k \sum_{i,j} \frac{T_{i,j}}{T_{o,o}} \text{LOG} \left(\frac{T_{i,j} * T_{o,o}}{T_{i,o} * T_{o,j}} \right) \quad (12)$$

Donde $T_{i,j}$ es el flujo del consumo de una presa por un depredador, $T_{o,o}$ es el flujo total del consumo del sistema; por tanto, $\sum_{i,j} T_{i,j}/T_{o,o}$ es la suma de las proporciones de cada flujo de consumo presa-predador con respecto al flujo total del sistema. Del mismo modo, $T_{i,o}$ es la suma de todos los depredadores que consumen una presa (filas), $T_{o,j}$ es la suma de todas las presas consumidas por un depredador (columnas). Para el caso de k la cual es una constante es equiparable al valor de $T_{o,o}$.

Entonces, para un conjunto de eventos, la indeterminancia total H representa, la *capacidad de desarrollo* del sistema; es decir, cuanta es la proporción del flujo total que podría acceder cada grupo funcional del ecosistema. Igualmente, hace referencia a la máxima ascendencia que puede llegar a presentarte en un ecosistema, representado toda la información e indica la complejidad de las actividades funcionales y estructurales.

$$H = \sum_i h_i = -k \sum_i T_i \text{LOG}(T_i) \quad (13)$$

donde la Ecuación 13, puede reformularse de la siguiente manera para introducir los flujos por consumo depredador-presa, de la siguiente manera.

$$C = H = -k \sum_{i,j} \frac{T_{i,j}}{T_{o,o}} \text{LOG} \left(\frac{T_{i,j}}{T_{o,o}} \right) \quad (14)$$

Donde $T_{i,j}/T_{o,o}$ representa la ocurrencia de un evento, en este caso, el flujo de energía en una presa pase a cualquier predador del sistema; por tanto, $\text{LOG}(T_{i,j}/T_{o,o})$ es la no ocurrencia del evento.

Por consiguiente, la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia nos provee de la *energía en reserva del ecosistema* u "overhead", $\phi = C - A$. Esta propiedad, nos indica que la multiplicidad de vías de información puede estar estrechamente relacionadas a la capacidad de amortiguamiento frente a perturbaciones, relacionándose con la resiliencia del ecosistema. Esto último, hace referencia a la redundancia en los flujos. Por ejemplo, supongamos que un organismo puede alimentarse de varias presas y a su vez esas presas consumen varios grupos. Sin embargo, la proporción de flujo será mayor hacia ciertas presas específicas, y en caso, de algún suceso que merme este flujo a las presas principales,

el consumo se dirigirá hacia las demás presas, para la persistencia del depredado en el ambiente. Entonces, la redundancia está relacionada por el número efectivo de conexiones por nodo.

A.3. Alto Golfo de California

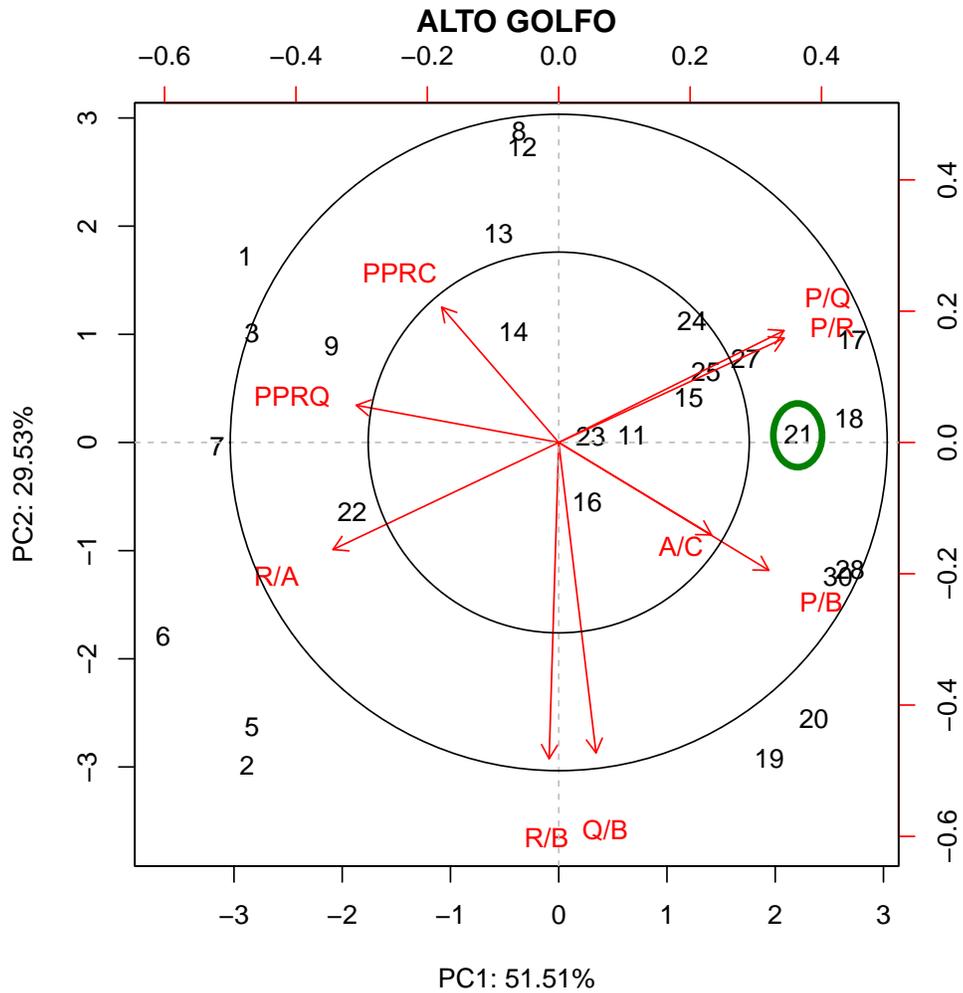


Figura 6. Gráfico de ACP del Alto Golfo de California, el círculo verde señala la ubicación del calamar gigante. El espacio entre el círculo pequeño y grande representa las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 13. Especies que conforman los grupos funcionales del Ecosistema del Alto Golfo de California.

ALTO GOLFO DE CALIFORNIA	
Grupos funcionales	Especies
1. Elasmobranquios (T)	<i>Mustelus lunulatus; Rhizoprionodon longurio</i>
2. Lobos marinos	<i>Zapholus californianus</i>
3. Totoaba (A)	<i>Totoaba macdonaldi</i>
4. Aves marinas	<i>Sula leucogaster; Pelecanus occidentalis</i>
5. Odontocetos	<i>Tursiops truncatus; Delphinus delphis</i>
6. Vaquita marina	<i>Phocoena sinus</i>
7. Totoaba (J)	<i>Totoaba macdonaldi</i>
8. Merluza del Pacífico	<i>Merluccius productus</i>
9. Mistictetos	<i>Balaenoptera physalus; B. edeni</i>
10. Aves costeras	<i>Limosa fedoa; Calidris mauri</i>
11. Esciéndidos	<i>Cysnoscion othonopterus; Micropogonia megalops; Menticirrhus nasus</i>
12. Rinóbatidos	<i>Rhinobatos productus</i>
13. Serránidos	<i>Paralabrax auroguttatus; Epinephelus acantistus</i>
14. Elasmobraquios (R)	<i>Dasyatis brevis; Gymnura marmorata; Squatina californica</i>
15. Otros peces	<i>Prinotus spp; Sphoeroides annulatus; Scomberomorus sierra</i>
16. Hemúlidos	<i>Orthopristis reddingi</i>
17. Camarón de roca	<i>Sicyona penicillata</i>
18. Pequeños pelágicos	<i>Cetengraulis mysticetus; Ophistonema libertate; Anchoa helleri</i>
19. Camarón café (J)	<i>Farfantepaenus californiensis</i>
20. Camarón azul (J)	<i>Litopenaeus stylirostris</i>
21. Cefalópodos	<i>Optopus spp; Dosidicus gigas</i>
22. Peces planos	<i>Paralichthys aestuarius; Etropus spp</i>
23. Mictófidos	<i>Triphoturus mexicanus</i>
24. Mojarras	<i>Calamus brachysomus; Eucinostomus dowi</i>
25. Jaiba verde	<i>Callinectes bellicosus</i>
26. Poliuetos	<i>Aricidea; Spionidae</i>
27. Estomatópodos	<i>Squilla bigellowi</i>
28. Camarón azul (A)	<i>Litopenaeus stylirostris</i>
29. Inv. Benticos	Varias especies
30. Camarón café (A)	<i>Farfantepaenus californiensis</i>
31. Zooplancton	<i>Copepoda; Calanoidea</i>
32. Fitoplancton	<i>Thalassiosira; Gymnodinium</i>
33. Macrófitas	Varias especies
34. Detritus	

T=Tiburones, R=Rayas, A=Adultos, J=Juveniles

A.4. Centro del Golfo de California

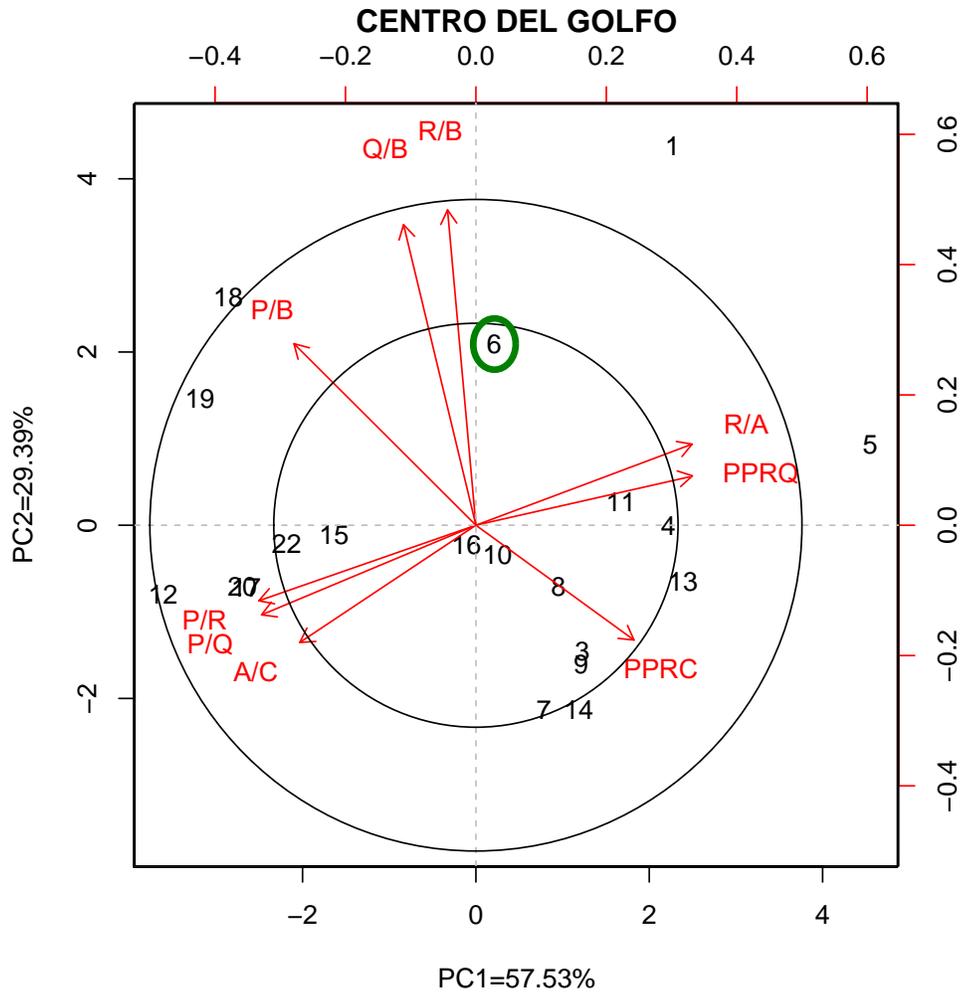


Figura 7. Gráfico de ACP del centro del Golfo de California, el círculo verde señala la ubicación del calamar gigante, y el espacio entre el círculo pequeño y grande representa las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 14. Especies que conforman los grupos funcionales del centro del Golfo de California.

CENTRO DEL GOLFO DE CALIFORNIA	
Grupos funcionales	Especies
1. Mamíferos marinos	1 spp.
2. Aves marinas	1 spp.
3. Esciénidos	<i>Micropogonias spp; Cynoscion xanthulus; Umbrina spp;</i> <i>Menticirrhus spp.</i>
4. Escómbridos	<i>Scober japonicus; Scomberomus concolor; S. Sierra</i>
5. Tiburones y Rayas	2 spp.
6. Calamar	<i>Dosidicus gigas</i>
7. Carángidos	<i>Oligoplites saurus; Caranx vinctus; Selene brevoortii; C. caninus;</i> <i>Tachinotus spp.; Vomer declivifrons; Carangoides otrynter</i>
8. Serránidos	<i>Diplectrum pacificum; Paralabrax maculatofasciatus; D. sciuris;</i> <i>P. auroguttatus; Epinephelus acanthistius; Serranus psittacinus;</i> <i>Rypticus bicolor</i>
9. Escorpeniformes	<i>Scorpoaena sonora; S. mystes; Prionotus stephanophrys;</i> <i>Bellator spp.; P. ruscarius; Prionotus spp.</i>
10. Otros peces	<i>Mullidae; Rhinobatidae; Ophidiidae; Engraulidae; Urophidae;</i> <i>Polynemidae; Pleuronectidae; Ophichthidae; Triakidae</i>
11. Hemúlidos	<i>Orthopristis reddingi; Haemulopsis spp.; Pomadasys paamensis;</i> <i>H. leuciscus; Xenistitius californiensis; O. chalceus</i>
12. Clupeidos	<i>Ophistonema libertate; Harengula thrissina; Sardinops sagax caerulea</i>
13. Lutjanidos	<i>Lutjanus peru; Hoplopagrus gungtheri</i>
14. Lengüado arenosos	<i>Chitharichthys spp.; Syacium ovale; Paralichthys aestuarius;</i> <i>Hippoglossina tetraphthalma; Xystreureys liolepis; P. woolmani</i>
15. Otros moluscos	<i>Chione kelletti; Solenosteira gatesi</i>
16. Mictófidos	<i>Triphoturus mexicanus</i>
17. Otros macrocrustáceos	<i>Sicyonia penicilata; Solenocera mutator; Portunus xantusii;</i> <i>Squilla bigelowi; Paguridae; Dioginidae</i>
18. Cangrejos rojos	<i>Pleurocondes planites</i>
19. Camarones	<i>Farfantepaenus californiensis</i>
20. Cangrejos	2 especies
21. Poliquetos	<i>Spionidae</i>
22. Estomatópodos	2 spp.
23. Zooplancton	<i>Copepoda</i>
24. Meibentos	2 spp.
25. Fitoplanctón	1 spp.
26. peces de pesca incidental	varias especies
27. Detritus	

A.5. Sur del Golfo de California

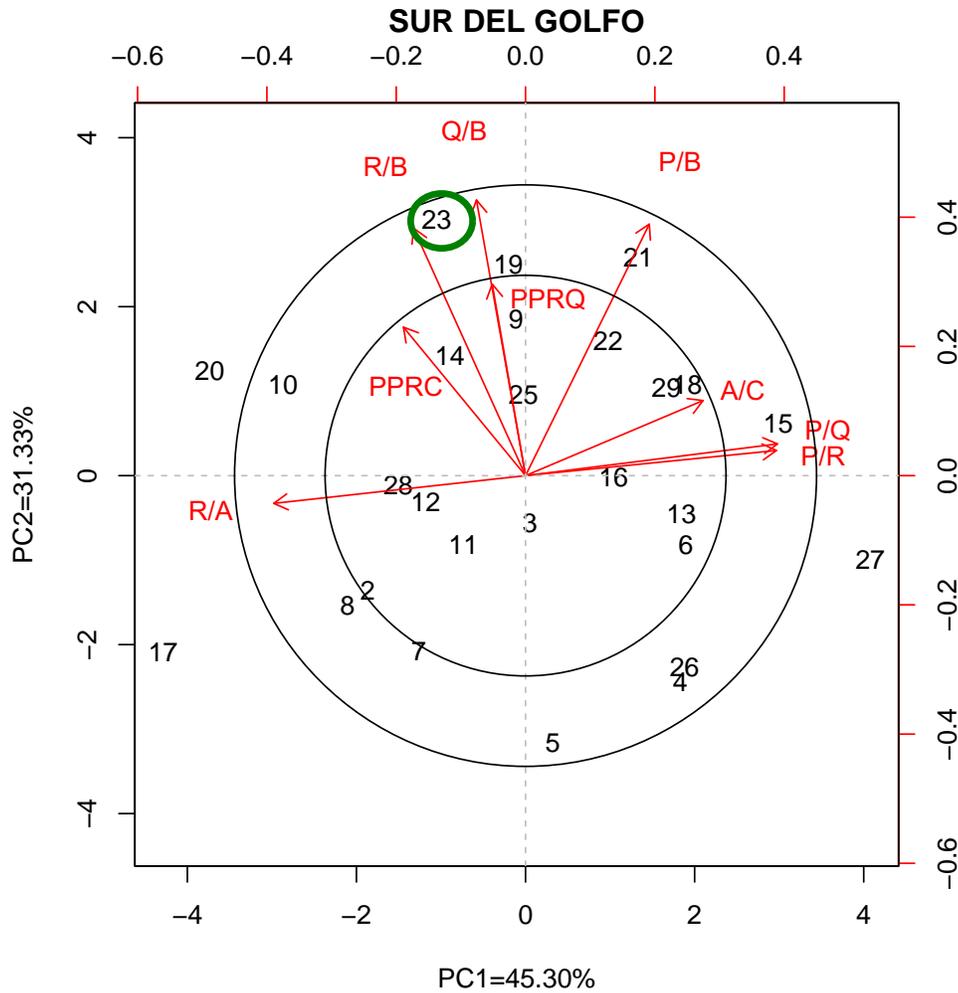


Figura 8. Gráfico de ACP del sur del Golfo de California, el círculo verde señal la posición del calamar gigante, y el espacio entre el círculo pequeño y grande las variables con valores por arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 15. Especies que conforman los grupos funcionales del sur del Golfo de California.

SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA	
Grupos funcionales	Especies
1. Aves	1 spp.
2. Esciénidos	<i>Cynoscion reticulatus</i> ; <i>C. xanthulus</i> ; <i>Larimus acclivis</i>
3. Hemúlidos	<i>Pomadasys panamensis</i> ; <i>P. macracanthus</i> ; <i>Anisotremus interruptus</i>
4. Róbalos	<i>Centropomus robalito</i> ; <i>C. nigrescens</i>
5. Lutjanidos	<i>Lutjanus argentiventris</i> ; <i>L. colorado</i> ; <i>L. guttatus</i>
6. Peces planos	<i>Cyclopsetta quema</i> ; <i>C. panamensis</i>
7. Escómbridos	<i>Scomberomorus sierra</i>
8. Dorados	<i>Coryphaena hippurus</i>
9. Carángidos	<i>Caranx hippos</i>
10. Escorpeniformes	<i>Scorpaena russula</i> ; <i>Prionotus stephanophrys</i>
11. Serránidos	<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>
12. Rajiformes	<i>Rhinobatos productus</i> ; <i>Urobatis halleri</i> ; <i>U. maculatus</i>
13. Ariídos	<i>Arius seemanni</i> ; <i>A. guatemalensis</i>
14. Barbudos/múlidos	<i>Polydactylus opercularis</i> ; <i>Pseudupeneus grandisquamis</i>
15. Tetraodóntidos	<i>Sphoeroides annulatus</i> ; <i>S. lobatus</i>
16. Chiles	<i>Synodus sechurae</i>
17. Quelónidos	<i>Lepidochelys olivacea</i> ; <i>Careta careta</i>
18. Mojarras	<i>Diapterus peruvianus</i> ; <i>Gerres cinereus</i> ; <i>Eucinostomus entomelas</i> ; <i>Eugerres axillaris</i>
19. Clupeidos	<i>Ophistonema libertate</i>
20. Lisas	<i>Mugil cephalus</i>
21. Otros peces	<i>Sphyraena ensis</i> ; <i>Chaetodipterus zonatus</i> ; <i>Trichiurus nitens</i> ; <i>Balistes polylepis</i> ; <i>Ophichthus zophochir</i> ; <i>Zalieutes elater</i> ; <i>Lophiodes caularis</i> ; <i>Antennarius avalonis</i> ; <i>Apogon retrosella</i> ; <i>Pristigynys serrula</i> ; <i>Nematistius pectoralis</i> ; <i>Muraena lentiginosa</i>
22. Celenterados	<i>Aurelia aurita</i> ; <i>Stomolophus meleagris</i>
23. Cefalópodos	<i>Dosidicus gigas</i>
24. Gastrópodos	<i>Solenosteira gatesi</i>
25. Bivalvos	<i>Chione kelletii</i>
26. Equinodermos	1 spp.
27. Poríferos	1 spp.
28. Palinuros	<i>Panulirus inflatus</i> ; <i>P. gracilis</i> ; <i>P. interruptus</i>
29. Portunoideos	<i>Callinectes arcuatus</i> ; <i>C. bellicosus</i>
30. Estomatópodos	1 spp.
31. Peneidos	<i>Litopenaeus spp.</i>
32. Poliquetos	1 spp.
33. Macrocrustáceos	<i>Pleuoncodes planipes</i>
34. Zooplancton	1 spp.
35. Fitoplancton	1 spp.
36. Macrófitas	1 spp.
37. Detritus	

A.6. Sur de la Península de Baja California

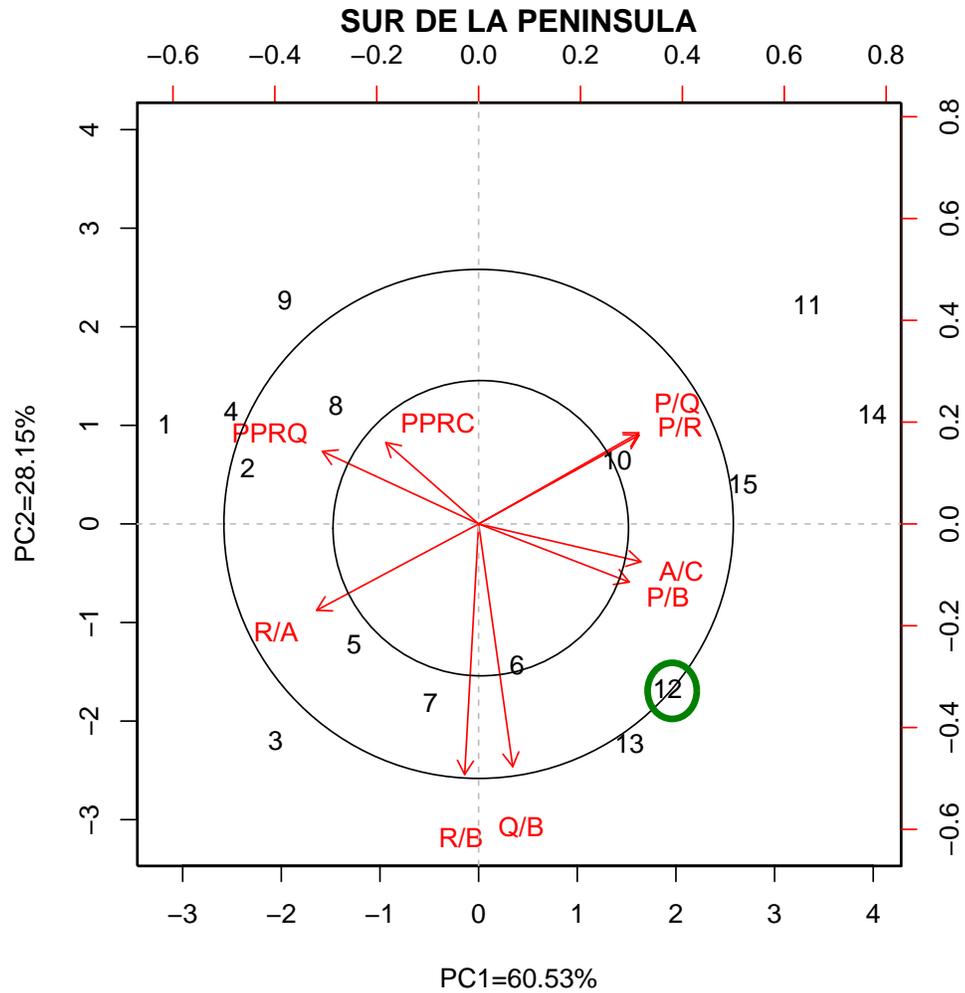


Figura 9. Gráfico de ACP del sur de la Península de Baja California, el círculo señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa las variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 16. Especies que conforman los grupos funcionales del sur de la Península de Baja California.

SUR DE LA PENINSULA DE BAJA CALIFORNIA	
Grupos Funcionales	Especies
1. Grandes Tiburones	<i>Alopiidae; Carcharhinidae; Sphyrnidae</i>
2. Pequeños tiburones	<i>Carcharhinidae; Mustelidae</i>
3. Delfines	<i>Delphinidae</i>
4. Marlín	<i>Tetrapturus audas; Mokaira spp.</i>
5. Átun aleta amarilla	<i>Thunnus albacares</i>
6. Dorado	<i>Coryphaena hippus</i>
7. Barrilete	<i>Katsuwonus pelamis</i>
8. Pez vela	<i>Istiophorus platypterus</i>
9. Otros marlines	<i>Istiophoridae; Nematistiidae</i>
10. pequeños escómbridos	<i>Scombridae</i>
11. Carángidos	<i>Carangidae</i>
12. Calamar	<i>Logigo spp.; Dosidicus gigas</i>
13. Pez volador	<i>Exocoetidae</i>
14. pequeños peces pelágicos	<i>Clupeidae; Engrualidae</i>
15. Peces mesopelágicos	<i>Mictophidae</i>
16. Zooplancton	1 spp.
17. Fitoplancton	1 spp.
18. Detritus	

A.7. Bahía Sechura

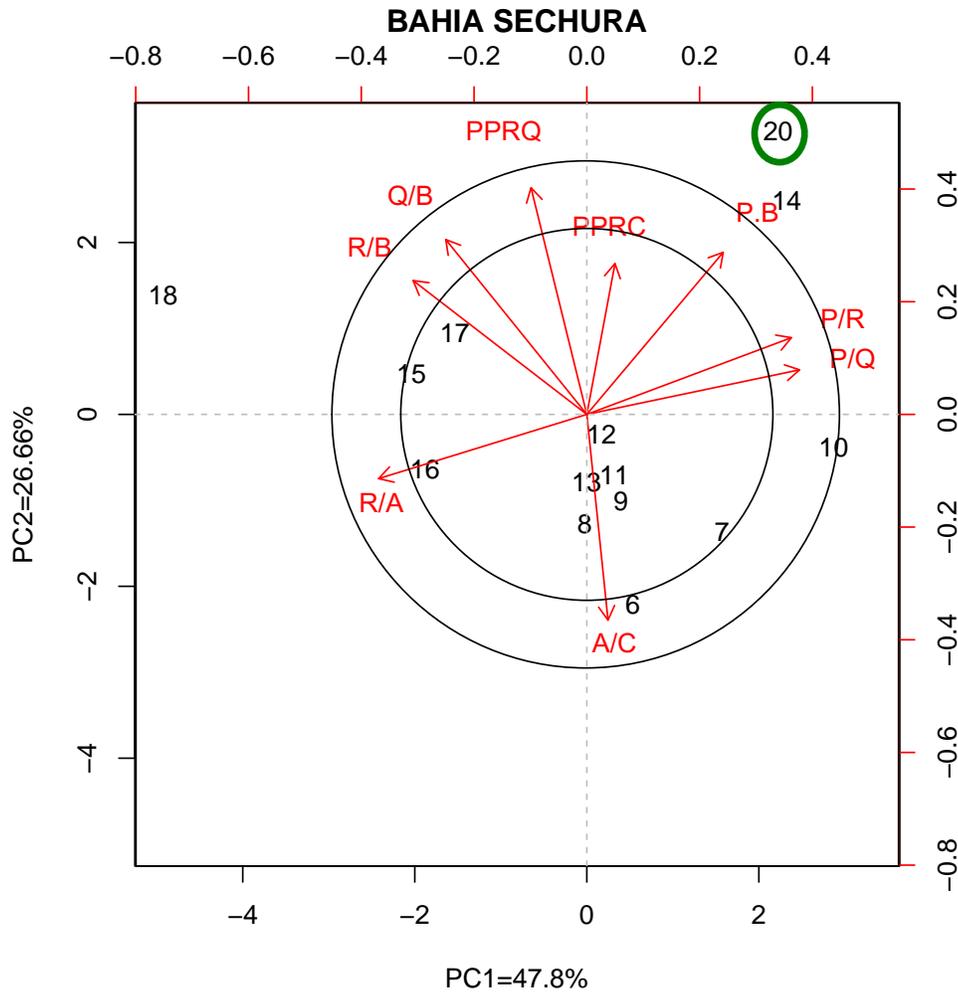


Figura 10. Gráfico de ACP de la Bahía de Sechura en Perú, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a las variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 17. Especies que conforman los grupos funcionales de la Bahía de Sechura.

BAHIA DE SECHURA	
Grupos	Especies
1. Fitoplancton	1 spp.
2. Macroalgas	<i>Caulerpa</i> spp.; <i>Rhodymenia</i> spp.
3. Zooplanctón	1 spp.
4. Poliquetos	<i>Lumdrineris</i> sp. <i>Magelona phyllisae</i>
5. Pectínidos	<i>Argopecten purpuratus</i>
6. Erizos de mar	<i>Arbacia</i> spp.; <i>Tetrapigus niger</i>
7. Gastrópodos herbívoros	<i>Aplysia</i> spp.; <i>Littorina</i> spp.; <i>Scurria</i> spp.; <i>Astraea bushii</i> ; <i>Tegula atra</i> ; <i>T. verrucosa</i> ; <i>Chiton</i> spp.; <i>T. spp.</i> ; <i>Anachis</i> spp.; <i>Mitrella</i> spp.; <i>Columbella</i> spp.
8. Detritívoros bénticos	<i>Dissodactylus</i> spp.; <i>Majidae</i> ; <i>Cycloxanthops</i> spp.; <i>Turritela broderipiana</i> ; <i>Ophiuroidea</i> ; <i>Eurypanopeus</i> spp.; <i>Clyspeasteroidea</i> ; <i>Farfantepenaeus californiensis</i> ; <i>Penaeus</i> spp.; <i>Brandtothuria</i> spp.; <i>Pagurus</i> spp.; <i>Litopenaeus</i> spp.;
9. Filtradores	<i>Tagelus</i> spp.; <i>Chione</i> spp.; <i>Halodakra subtrigona</i> ; <i>Glycimetris</i> spp.; <i>Terebra purdyae</i> ; <i>Acticinia</i> spp.
10. Gastrópodos depredadores	<i>Synum cymba</i> ; <i>Thais chocolata</i> ; <i>Bursa</i> spp.; <i>Priene</i> ; <i>T. haemastoma</i> ; <i>Bursa ventricosa</i> ; <i>B. nana</i> <i>T. kiosquiformis</i> ; <i>Hexaples brassica</i>
11. Pequeños carnívoros	<i>Crassilabrum</i> spp.; <i>Polinices uber</i> ; <i>Solenostera fusiformes</i> ; <i>Natica unifasciata</i> ; <i>Nassarius</i> spp.; <i>Prunum</i> spp.; <i>Triumphis distorta</i> ; <i>Oliva</i> spp.
12. Cangrejos predadores	<i>Cancer porteri</i> ; <i>Callinectes arcuatus</i> ; <i>C. toxotes</i>
13. Estrellas de mar	<i>Luidia magallanica</i>
14. Octópodos	<i>Octopus mimus</i>
15. Peces del litoral	<i>Cynoscion analis</i> ; <i>Sciaena deliciosa</i> ; <i>Pepritus medius</i> ; <i>Paralonchurus peruanus</i> ; <i>Anisotremus scapularis</i> ; <i>Isacia conceptionis</i> ; <i>Paralabrax humeralis</i> <i>Labrisomus philippii</i> ; <i>Gerres cinereus</i> ; <i>Stellifer minor</i> ;
16. P. pel. pequeños	<i>Eugralis rigens</i> ; <i>Anchioa nascus</i> ; <i>Mugil cephalus</i> ; <i>Sardinops sagax sagax</i> ; <i>Odontesthes regia regia</i> .
17. P. pel. predadores	<i>Mustelus</i> spp.; <i>Triakis</i> spp.; <i>Scomber japonicus</i> ; <i>M. whitneyi</i>
18. Mamíferos marinos	<i>Otaria byromia</i> ; <i>Arctocephalus australis</i>
19. Aves marinas	<i>Leucocarbo bougainvillii</i> ; <i>Sula Variegata</i> , <i>Pelecanus thangus</i>
20. Cefalópodos	<i>Loligo gahi</i> ; <i>Dosidicus gigas</i>
21. Detritus	

A.8. Norte y centro de Perú

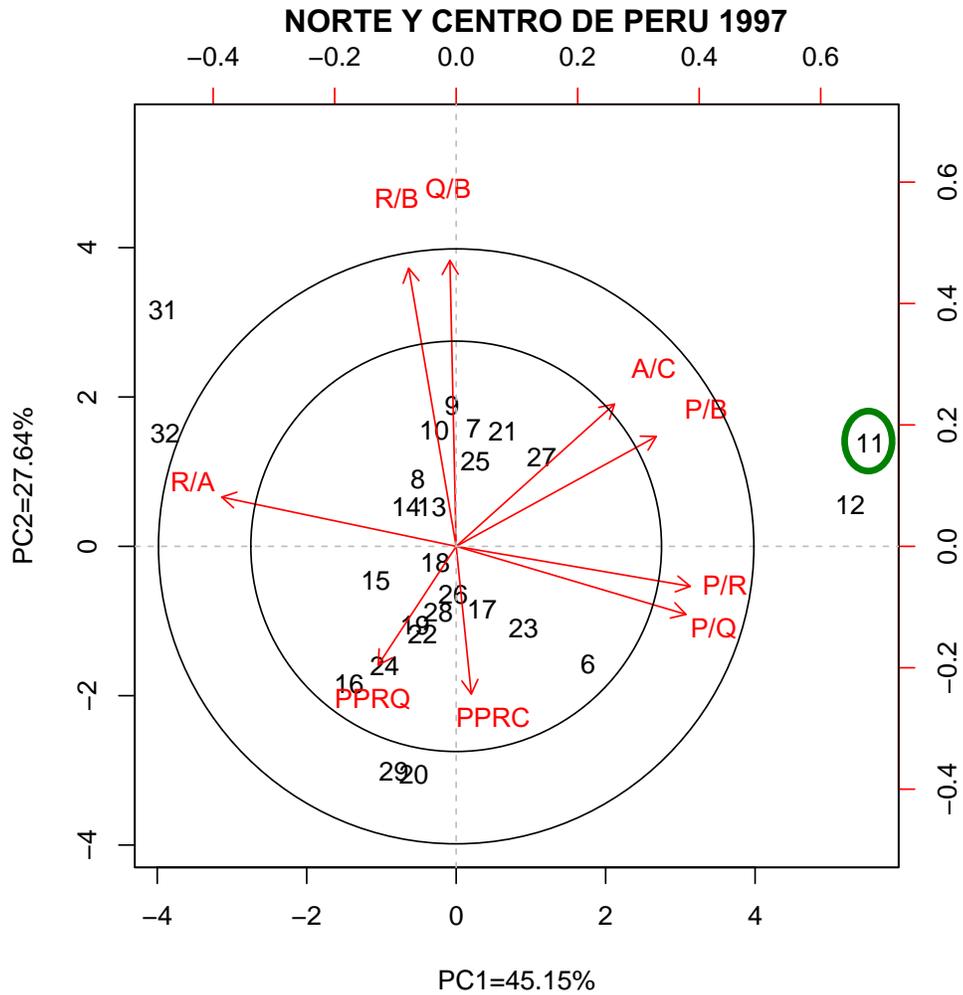


Figura 11. Gráfico de ACP del norte y centro de Perú, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a la variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 18. Especies que conforman los grupos funcionales del norte y centro de Perú.

NORTE Y CENTRO DE PERU	
Grupos funcionales	Especies
1. Diatomeas	1 spp.
2. Dino y silicoflagelados	<i>Ceratium breve</i> ; <i>Ceratium praelongum</i>
3. Microzooplancton	especies de 20 - 200 um
4. Mesoplancton	especies de 200 - 2000 um
5. Macroplancton	especies de 2 - 20 mm
6. Zooplancton gelatinosos	<i>Vinciguerrria lucetia</i> , <i>Lampanyctus spp.</i> ; <i>Leuroglossus spp.</i>
7. Macrobentos	1 spp.
8. Sardina	<i>Sardinops sagax</i>
9. Anchoveta	<i>Eugralis rigens</i>
10. Mesopelágicos	1 spp.
11. Calamar gigante	Dosidicus gigas
12. Otro cefalópodos	<i>Loligo gahi</i> , <i>Octopus vulgaris</i> , <i>Logigunculla spp.</i>
13. Otros pequeños pelágicos	<i>Anchoa nasus</i>
14. Caballa	<i>Trachurus murphyi</i>
15. Berdel	<i>Scomber japonicus</i>
16. Otros pelagicos grandes	<i>Sarda chiliensis</i> , <i>Coryphaena hippurus</i> , <i>Thunnus albacares</i>
17. Merluza pequeña	Merlucius gayi peruanus, <29 cm
18. Merluza mediana	Merlucius gayi peruanus, 30 - 49 cm
19. Merluza grande	Merlucius gayi peruanus, >50 cm
20. Peces planos	<i>Paralichthys adspersus</i> ; <i>Hippoglossina spp.</i>
21. Pequeños demersales	<i>Odonthestes regia</i> ; <i>Labrisomus philippi</i> ; <i>Ctenosciaena peruviana</i>
22. Elasmobranquios benticos	1 spp.
23. Pámpano japonés	<i>Trachinotus paitensis</i> ; <i>Stromateus stellatus</i> ; <i>Peprilus medius</i>
24. Congrio	<i>Genypterus maculatus</i>
25. pez demersal mediano	<i>Paralabrax humeralis</i> ; <i>Hemanthias peruanus</i> ; <i>Mugil cephalus</i>
26. Esciénidos medianos	1 spp.
27. Rubios	<i>Prionotus stephanophrys</i>
28. Bagres	<i>Galeichtys peruvianus</i>
29. Condrictios	1 spp.
30. Aves marinas	<i>Phalacrocorax bougainvillii</i> ; <i>Sula variegata</i> ; <i>Pelecanus thagus</i>
31. Pinnípedos	<i>Arctocephalus australis</i> ; <i>Otaria flavescens</i>
32. Cetáceos	1 spp.
33. Detritus	

A.9. Centro de Chile

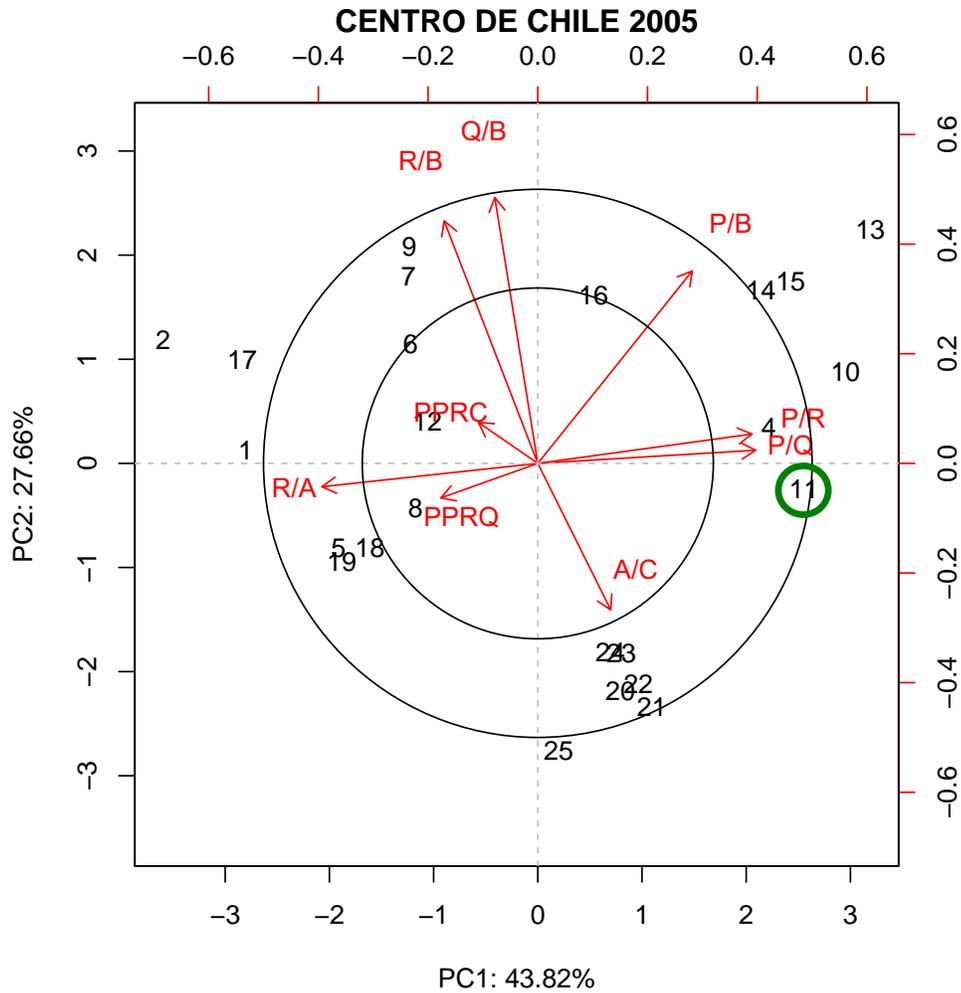


Figura 12. Gráfico de ACP del centro de Chile, el círculo verde señala la posición del calamar gigante. El espacio entre los círculos negros representa a la variables que poseen valores arriba de .7 en las cargas factoriales.

Tabla 19. Especies que conforman los grupos funcionales del centro de Chile.

CENTRO DE CHILE	
Grupos	Especies
1. Cetáceos	<i>Cephalorhyncus eutropia</i> ; <i>Orcinus orca</i>
2. Leones Marinos	<i>Otaria flavescens</i>
3. Aves marinas	<i>Spheniscus humboldtii</i> ; <i>Pelicanus tagus</i> ; <i>Phacalocorax spp.</i> <i>Larus dominicanus</i>
4. Merluza (J)	<i>Merluccius gayi</i>
5. Merluza (A)	<i>Merluccius gayi</i>
6. Sardina (J)	<i>Strangomera bentincki</i>
7. Sardina (A)	<i>Strangomera bentincki</i>
8. Anchovetas (J)	<i>Engraulis ringens</i>
9. Anchovetas (A)	<i>Engraulis ringens</i>
10. Calamar	<i>Loligo gahi</i>
11. Calamar gigante	<i>Dosidicus gigas</i>
12. Peces mesopelágicos	<i>Myctophidae</i>
13. langosta roja (J)	<i>Pleuroncodes monodon</i>
14. langosta roja (A)	<i>Pleuroncodes monodon</i>
15. langosta amarilla	<i>Cervimunida johni</i>
16. camarón rosado	<i>Heterocarpus reedi</i>
17. Caballa	<i>Trachurus symmetricus</i>
18. Merluza azul	<i>Macruronus magellanicus</i>
19. Pez espada	<i>Xiphias gladius</i>
20. Cóngridos	<i>Genypterus chilensis</i>
21. Macrúridos	<i>Coelorhyncus spp.</i>
22. Peces planos	<i>Hippoglossina macrops</i>
23. Apogónidos	<i>Epigonus crassicaudus</i>
24. Perca de arena	<i>Prolatilus jugularis</i>
25. rayas	<i>Dipterus chilensis</i>
26. Poliquetos	<i>Parapionospio pinnata</i>
27. Medusas	1 spp.
28. Copépodos	<i>Calanoides patagoniensis</i> ; <i>Calanus chilensis</i> ; <i>Paracalanus parvus</i> ; <i>Acartia tonsa</i> ; <i>Centropages brachiatus</i> ; <i>Oithona spp.</i> ; <i>Oncaea spp.</i>
29. Eufasiáceos	<i>Euphausia mucronata</i>
30. Fitoplancton	1 spp.
31. Detritus	

A=Adultos, J=Juveniles

A.10. Simulaciones

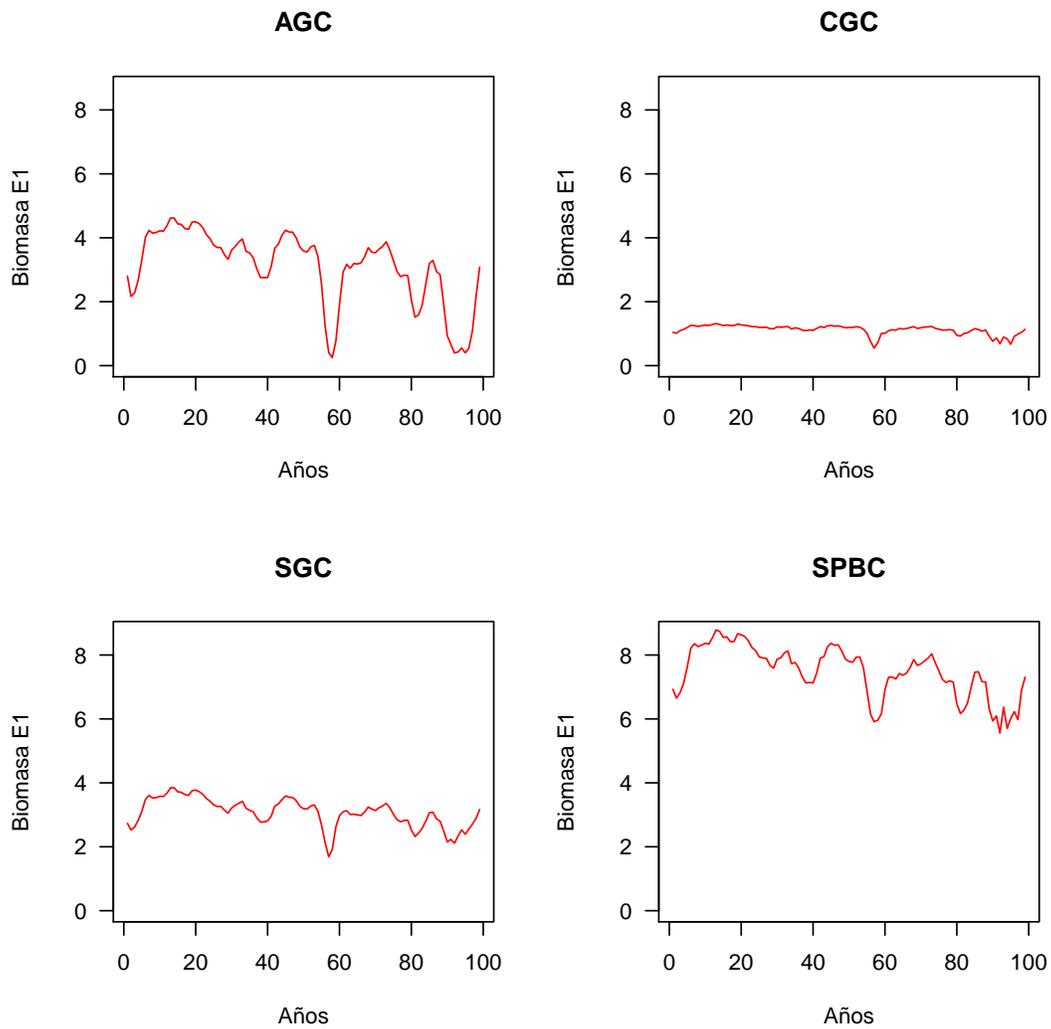


Figura 13. Simulaciones de biomasa del calamar gigante para los ecosistemas del hemisferio norte, con el forzante al 100 % (E1). AGC= Alto Golfo de California, CGC= el centro del Golfo de California, SGC= el sur del Golfo de California, SPBC= el sur de la Península de Baja California.

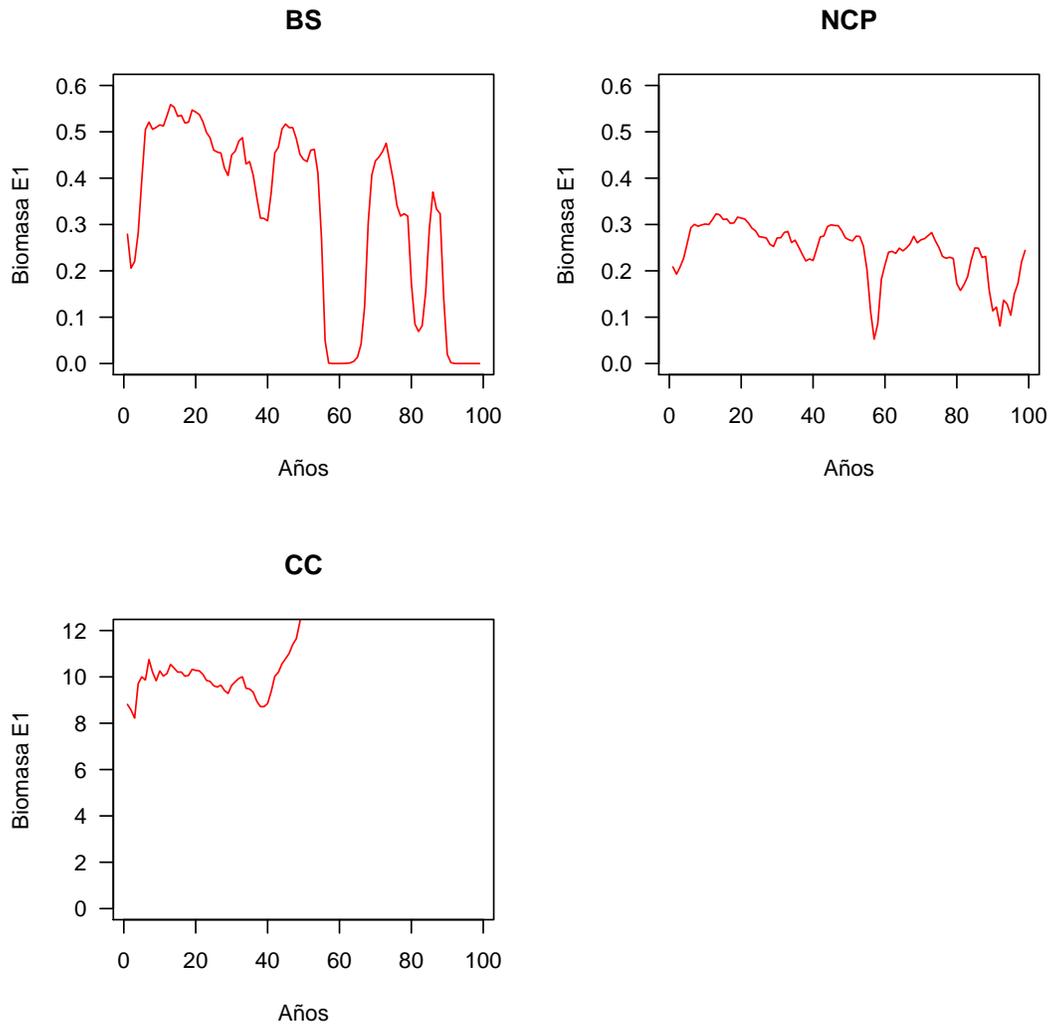


Figura 14. Simulaciones de biomasa del calamar gigante para los ecosistemas del hemisferio sur con el forzante al 100%. BS= Bahía Sechura, NCP= norte y centro de Perú, CC= centro de Chile.