



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



VARIACIÓN TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA
DE LA COMUNIDAD DE PARALARVAS DE
CEFALÓPODOS DEL PARQUE NACIONAL
CABO PULMO, B.C.S. EN RESPUESTA A LA
VARIABILIDAD AMBIENTAL (2014-2017)

TESIS

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

PRESENTA

ELIZABETH MARTÍNEZ SOLER

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



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de LA PAZ, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 05 del mes de NOVIEMBRE 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:

“VARIACIÓN TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PARALARVAS DE CEFALÓPODOS DEL PARQUE NACIONAL DE CABO PULMO, B.C.S., EN RESPUESTA A LA VARIABILIDAD AMBIENTAL (2014–2017)”

Presentada por el alumno:

MARTÍNEZ Apellido paterno	SOLER materno	ELIZABETH nombre(s)
		Con registro: A 1 8 0 4 5 7

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

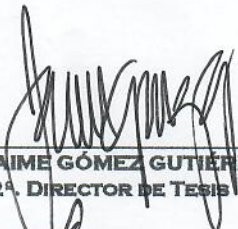
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis



DRA. ROXANA DE SILVA DÁVILA
DIRECTORA DE TESIS



DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ
2º. DIRECTOR DE TESIS



DR. RAYMUNDO AVENDAÑO IBARRA



M. EN C. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA



DR. EDUARDO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

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 25 del mes de Noviembre del año 2019

El (la) que suscribe BIÓL. ELIZABETH MARTÍNEZ SOLER Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A180457 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DRA. ROXANA DE SILVA DÁVILA y DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"VARIACIÓN TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PARLARVAS DE CEFALÓPODSO DEL PARQUE

NACIONAL DE CABO PULMO, B.C.S., EN RESPUESTA A LA VARIABILIDAD AMBIENTAL (2014-2017)"

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: elizamrtinez9006@gmail.com - rdesilva@ipn.mx - jgomezgu@gmail.com.mx

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

BIÓL. ELIZABETH MARTÍNEZ SOLER

Nombre y firma del alumno

Este estudio se realizó gracias a los recursos económicos obtenidos a partir de la colaboración del Instituto Politécnico Nacional (IPN) mediante el apoyo técnico de los proyectos CONACyT de Ciencia Básica: Interacciones parasíticas de los eufáusidos y sus depredadores en el Golfo de California para inferir sus ciclos de vida (CONACyT CB-2012-178615-01) y Efecto del calentamiento del mar y la disminución de la clorofila detectados por satélite en la biomasa y abundancia del zooplancton en el Golfo de California (CONACyT CB-2016-01-284201). Asimismo, gracias a los proyectos aprobados por la Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional: Variabilidad semanal de la estructura de la comunidad de zooplancton en el Parque Nacional Cabo Pulmo durante 2014-2016 (SIP 20180084); Cambios en las asociaciones de paralarvas de cefalópodos del Golfo de California asociados a la variación ambiental (2010-2013) (SIP 20180809); Dinámica de la comunidad de paralarvas de cefalópodos del Parque Nacional de Cabo Pulmo (2014-2017) con base en un programa de muestreo de alta frecuencia (SIP 20195462); Biovolumen y grupos taxonómicos del zooplancton en el Golfo de California (SIP 20195039), a partir de los cuales se generaron las muestras y los datos involucrados en el desarrollo de esta tesis. También agradezco el apoyo económico de la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, enero 2018-diciembre 2019) y a la Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) del Instituto Politécnico Nacional.

AGRADECIMIENTOS

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

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

Un agradecimiento especial para mis directores de tesis, la Dra. Roxana de Silva Dávila y el Dr. Jaime Gómez Gutiérrez por todo el tiempo, paciencia y ayuda que me han brindado en estos dos años. Muchas gracias por el conocimiento transmitido y por sus esfuerzos diarios para hacer de mí una mejor investigadora.

Agradezco a mi comité revisor de tesis, Dr. Raymundo Avendaño Ibarra, Ms.C. José Ricardo Palomares García y Dr. Eduardo González, por todas sus enseñanzas, comentarios y consejos para mejorar este trabajo, sin su valiosa ayuda no hubiera sido posible.

Muchas gracias al profesor Dr. Eduardo González Rodríguez por aceptarme como alumna y por su enorme paciencia, dedicación y buen humor para enseñarme a usar Matlab y adquirir datos de satélite de las distintas plataformas.

Al Dr. Armando Trasviña Castro por su valiosa ayuda en el análisis e interpretación de los datos satelitales.

Estoy agradecida con la Ms.C. María Yesenia Torres-Hernández (CICESE) que amablemente compartió los datos procesados del ADCP registrados en Los Arbolitos para usarlos en la presente investigación.

Al Profe Martin E. Hernández Rivas por sus novedosas ideas, por siempre estar al pendiente y por el apoyo y conocimientos transmitidos muchas gracias.

A la familia Castro y particularmente a David Castro Arvizu por su ayuda incondicional e invaluable para recolectar muestras semanales de zooplancton en el Parque Nacional Cabo Pulmo durante 2014-2017.

Agradezco al Dr. Octavio Aburto Oropeza, Dr. Brad Erisman (Scripps Institution Oceanography, University of California San Diego) y Dr. Carlos Armando

Sánchez Ortiz (Universidad Autónoma de Baja California Sur) por idear, planear y realizar esta serie de tiempo en el PNCP.

Agradecer a Juan José Cota Nieto, Ismael Mascareñas Osorio y Benigno Gustavo Guerrero Martínez del Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C. por la ayuda logística de transporte de muestras y vinculación con personal del PNCP

A Carlos A. Sánchez Ortiz y Svi Shanefif Hoffman Ramírez muchas gracias por su ayuda en el trámite de permisos de colecta sometidas a las autoridades pertinentes en el Parque Nacional de Cabo Pulmo.

A todos los profesores de este posgrado por el conocimiento impartido un enorme agradecimiento.

Especialmente quisiera agradecer a mis profes Roxana, Jaime y Raymundo por convertirse en mi familia y siempre apoyarme en lo académico y en lo personal. Por ser mis ejemplos a seguir y por todos sus valiosos consejos.

A todos mis compañeros y amigos de la maestría, gracias por su paciencia y apoyo incondicional.

¡¡¡A todos los que me han ayudado de alguna forma y no menciono porque necesitaría más que una cuartilla, muchas gracias!!!

DEDICATORIA

A mi abuela por ser mi ejemplo de lucha y perseverancia, por siempre confiar en mí incluso cuando yo no lo hacía, y enseñarme que rendirse nunca es una opción.

A mis padres por siempre apoyarme y motivarme a perseguir mis sueños.

Y muy en especial a mi esposo, amigo y cómplice por darme fuerzas todos los días de este mundo, por su enorme paciencia y por siempre creer en mí.

ÍNDICE

RELACIÓN DE FIGURAS	viii
RELACIÓN DE TABLAS	x
GLOSARIO.....	xi
RESUMEN.	xiii
ABSTRACT	xiv
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
JUSTIFICACIÓN	7
HIPÓTESIS	8
OBJETIVOS	8
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
ÁREA DE ESTUDIO	8
MATERIALES Y MÉTODOS	11
Variables ambientales	11
Colectas de zooplancton.....	14
Hábitat y afinidad biogeográfica	15
Periodo de desove	16
Análisis estadístico.....	16
RESULTADOS	18
Variables ambientales	18
Composición de especies	25
Abundancia	25
Estructura de la comunidad	30
Afinidad biogeográfica y hábitat	31
Estructura de tallas y temporadas de desove	33
Relación de la abundancia y el ambiente.....	36
DISCUSIÓN	44
CONCLUSIONES	61
LITERATURA CITADA	63

RELACIÓN DE FIGURAS

Figura	Contenido	Página
1	Localización de la estación de muestreo en el Parque Nacional de Cabo Pulmo (CPNP), Baja California Sur, México (modificado de Ahern <i>et al.</i> , 2018).....	9
2	A) Ubicación del PNCP. Triángulo negro= estación de muestreo de frecuencia semanal. B) Ampliación del área del PNCP con la localización de los pixeles de las imágenes satelitales usados para construir las series de tiempo ambientales durante 2014–2017. Cuadrados grises pequeños= para datos de TSM; círculos vacíos= para concentración de clorofila-a superficial; rombos negros= para datos de velocidad y dirección del viento; estrella= ubicación de ADCP frente a playa Los Arbolitos.....	13
3	Serie histórica (2002-2018) de (A) TSM y (B) su anomalía. Serie histórica de (C) concentración de Chl-a y (D) su anomalía, registradas para el PNCP. El recuadro indica el período analizado en este estudio (2014-2017).....	19
4	Anomalías mensuales de (A) temperatura superficial del mar, (B) de concentración de clorofila-a superficial, (C) Media y desviación estándar mensual de la temperatura superficial del mar (D) Media y desviación estándar mensual de la concentración de clorofila-a superficial en el PNCP durante 2014-2017 en relación con la serie temporal 2002-2018 Las líneas discontinuas roja y azul en A y B, indican el valor superior e inferior para determinar anomalías significativas.....	20
5	Vectores de dirección y velocidad media diaria del viento a 10 m sobre la superficie del mar en el PNCP.....	21
6	(A) vectores de velocidad y dirección promedio diarias de la corriente registrada con COPERNICUS, (B) vectores de velocidad y dirección promedio diarias del mar (3-13 m de profundidad) registrados con un perfilador de corriente Doppler acústico (ADCP) instalado al sureste de la región del PNCP durante 2014-2016.....	23
7	Índice Multivariado del ENSO (1980-2019). Recuadro con línea punteada=Período de estudio 2014-2017.....	24
8	Biovolumen zooplanctónico mensual: (A) promedio mensual, (B) anomalía del promedio mensual en el Parque Nacional de Cabo Pulmo 2014-2017.....	25
9	Abundancia total de paralarvas por taxón (PL/1000 m ³) recolectadas en el PNCP durante 2014-2017. Los acrónimos de los taxa se presentan en la Tabla I.....	26
10	Composición anual de especies de cefalópodos en el PNCP en (A) 2014, (B) 2015, (C) 2016, (D) 2017. Los acrónimos de los taxa se presentan	

	en la Tabla I	
11	Composición estacional de la comunidad de paralarvas por taxón recolectadas en el PNCP durante 2014-2017. Inv =invierno, Prim =primavera, Ver =Verano, Oto =otoño. Los acrónimos de los taxa se presentan en la Tabla I.....	27
12	Abundancia de paralarvas: (A) años y (B) estacional en el PNCP durante 2014-2017. Inv =invierno, Prim =primavera, Ver =Verano, Oto =otoño	28
13	Estructura de la comunidad: (A) años y (B) estacional en el PNCP durante 2014-2017. Inv =invierno, Prim =primavera, Ver =Verano, Oto =otoño; 14, 15, 16 y 17 =representan los años 2014-2017. S =riqueza; H' =diversidad; D =dominancia; J' =equitatividad.....	29
14	Afinidad biogeográfica por temporada en el PNCP durante 2014-2017. Inv =invierno, Prim =primavera, Ver =Verano, Oto =otoño. Los acrónimos de las afinidades biogeográficas se presentan en la Tabla III	30
15	Abundancia relativa (%) de las paralarvas identificadas en el PNCP por hábitat.....	32
16	A) Estructura de tallas de paralarvas por taxón colectadas en el PNCP durante 2014-2017, (B) abundancia relativa (%) de las paralarvas a talla de eclosión por taxón.....	33
17	Periodo de desove-eclosión de (A) Complejo SD, (B) <i>Argonauta argo</i> y <i>Argonauta nouryi</i> , (C) <i>Abraliopsis</i> sp.1, (D) <i>Octopus hubbsorum</i> . Inv =invierno, Prim =primavera, Ver =Verano, Oto =otoño; 14, 15, 16 y 17 =representan los años 2014-2017.....	35
18	Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia semanal de paralarvas agrupada por especie y por muestreo en el PNCP durante 2014-2017.....	36
19	Triplot del ACC de abundancia-ambiente de paralarvas del PNCP durante 2014-2017. Grupos ARG=Argonauta; CSD-Ab=Complejo SD-género <i>Abraliopsis</i> ; HO=especies raras. TSM=temperatura superficial del mar; Chl- <i>a</i> =concentración de clorofila- <i>a</i> ; V=sentido de la corriente; BZ=biovolumen de zooplancton.....	37
20	Abundancia relativa de los grupos del zooplancton identificados en el PNCP durante 2014-2017. Recuadro= comunidad zooplanctónica 2014-2015 vs 2016-2017.....	39
21	Grupos taxonómicos del zooplancton del PNCP durante 2014-2017 (16 grupos de zooplancton no son mostrados debido a su baja abundancia y frecuencia de aparición). Rojo=dominantes, Amarillo=medianamente abundantes y frecuentes, Verde=raras.....	40
		42

22	Triplot del ACC de abundancia-grupos del zooplancton del PNCP durante 2014-2017. Grupos ARG=Argonauta; CSD-Ab=Complejo SD-género <i>Abraliopsis</i> ; Oc=especies raras. Acrónimos de los grupos del zooplancton en Tabla VIII.....	43
----	---	----

RELACIÓN DE TABLAS

Tabla	Contenido	Página
I	Listado sistemático de las especies de cefalópodos identificadas con base en sus paralarvas, colectadas en el PNCP (2014-2017) y acrónimos utilizados en el estudio.....	26
II	Valores de probabilidad (p=0.05) de la prueba a posteriori de Dunn. El sombreado rojo indica valores significativos. Prim = primavera; 14, 15, 16 y 17 =representan los años 2014-2017.....	29
III	Afinidad biogeográfica de las paralarvas de cefalópodos identificadas en el PNCP durante 2014-2017 basada en la distribución de los adultos.....	31
IV	Clasificación por hábitat de las paralarvas registradas en el PNCP durante 2014-2017.....	33
V	Tallas a la eclosión de las paralarvas de las especies de cefalópodos identificadas en el PNCP (2014-2017).....	34
VI	Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a la abundancia de paralarvas y las variables ambientales registradas en el PNCP 2014-2017. Variables ambientales: TSM=temperatura superficial del mar; Chl-a=concentración superficial de clorofila-a; V=dirección de la corriente; BZ=biolumen de zooplancton.....	38
VII	Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a la abundancia de paralarvas y los grupos del zooplancton registrados en el PNCP 2014-2017.....	41
VIII	Grupos taxonómicos del zooplancton colectados en el PNCP (2014-2017) y acrónimos utilizados en este estudio.....	42

GLOSARIO

Afinidad biogeográfica: Se refiere a la similitud entre dos o más regiones o zonas biogeográficas, ya sean fitogeográficas o zoogeográficas (Kappelle, 2004).

Análisis de agrupamiento: Técnica ordenamiento que busca agrupar elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad en cada grupo y la mayor diferencia entre los grupos (De la Fuente-Fernández, 2011).

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

Área natural protegida: Un Área Natural Protegida (ANP) es una porción de territorio (terrestre o acuático) cuyo fin es conservar la biodiversidad representativa de los ecosistemas para asegurar el equilibrio y la continuidad de los procesos evolutivos y ecológicos y cuyas características no han sido esencialmente modificadas.

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

Desarrollo directo: Cuando no se presentan estadios larvales o metamorfosis, y el individuo al eclosionar presenta la apariencia de un organismo adulto (Roper *et al.*, 1984).

Diversidad de especies: Número de especies diferentes (riqueza de especies) combinada con la abundancia relativa de individuos dentro de cada una de esas especies (uniformidad de especies) en un área determinada (Miller & Spoolman, 2009).

Ecotono: es una zona de transición entre dos ecosistemas distintos.

Índice de diversidad: Una expresión matemática que combina la riqueza de especies y la uniformidad como una medida de la diversidad.

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

Migración ontogénica: Desplazamiento vertical en la columna de agua relacionado con el ciclo de vida del organismo.

Migración vertical: Desplazamiento que realizan las especies y se presentan generalmente con una periodicidad de 24 horas (Lalli & Parsons, 1997).

Morfotipo: Concepto de especie basado solamente en las características morfológicas de los individuos, sin considerar ningún otro factor biológico (Sarmiento, 2000).

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

Parque Marino: Áreas marinas específicas y delimitadas destinadas a preservar unidades ecológicas de interés para la ciencia y áreas que aseguren la mantención y diversidad de especies hidrobiológicas, como también aquellas asociadas a su hábitat. En ellos, no se puede realizar ninguna actividad, salvo aquellas que se autoricen con propósitos de observación, investigación o estudio.

Parques Nacionales: Son áreas terrestres, marinas, o una combinación de ambas, en estado natural o seminatural, con escasa o nula población humana, designada para proteger la integridad ecológica de uno o más ecosistemas de importancia internacional, regional o nacional y manejada principalmente con fines de conservación de ecosistemas.

Taxón (Taxa en plural): Unidad taxonómica, nombrada o no; es decir, población o conjunto de poblaciones de organismos a los que generalmente se supone filogenéticamente relacionados y con caracteres comunes que diferencian la unidad (género, familias, orden, etc) de otras unidades semejantes (ICZN, 1999).

RESUMEN.

Las paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California se han investigado enfocándose a las comunidades oceánicas asociadas a procesos de variabilidad de meso y macroescala. Sin embargo, los registros de las especies costeras aún son escasos. En este estudio se investigó la riqueza y abundancia de las paralarvas analizando una serie de tiempo semanal de zooplancton en la zona costera del Parque Nacional Cabo Pulmo, B.C.S. (PNCP, 2014–2017). Doce taxa de paralarvas, predominantemente de hábitat oceánico, fueron identificadas a partir de 227 muestras de zooplancton. El Complejo SD, *Abraliopsis* sp. 1, *Argonauta argo*, *A. nouryi* y *Octopus hubbsorum* fueron los taxa más frecuentes y abundantes. La abundancia total de paralarvas no tuvo diferencias significativas entre años. La mayor riqueza interanual se detectó durante 2015 (S=11). Estacionalmente la primavera fue la época con mayor riqueza y diversidad, asociadas con la llegada de especies tropicales y el avance de la masa de Agua Tropical Superficial cálida hacia el norte. La menor riqueza y mayor dominancia se registraron en otoño, asociadas con el predominio de especies características de la masa de Agua del Golfo de California. La mayoría de las paralarvas fueron de afinidad biogeográfica tropical asociada a la onda de calor regional del 2014 y al "El Niño 2015-2016". El 93% de las paralarvas se colectaron en tallas cercanas a la eclosión dependiendo de la especie, aunque ninguna mostró un periodo de desove consistente. El Análisis Canónico de Correspondencia mostró tres asociaciones de paralarvas: *Argonauta* (ARG), Complejo SD-*Abraliopsis* (CDS-Ab) y *Helicocranchia-Octopus-Onychoteuthis* (HO). El grupo ARG y HO se correlacionaron con corrientes hacia el norte y con valores altos de biovolumen de zooplancton, el grupo CSD-Ab asociado con corrientes predominantemente hacia el sur y con valores de medios a bajos de biovolumen zooplanctónico. Durante 2014-2015 la estructura de la comunidad de paralarvas y del zooplancton asociadas a El Niño 2015–2016 contrastó con las comunidades registradas en 2016-2017 asociada a la transición hacia condiciones neutras. El PNCP localizado en la región sur del Golfo de California es una zona de desove de al menos 12 especies de cefalópodos.

Palabras clave: Cefalópoda, cambios estacionales, estructura de la comunidad, afinidad biogeográfica, talla de eclosión, análisis de correspondencia canónico.

ABSTRACT.

Cephalopod paralarvae in the Gulf of California have been investigated focusing on ocean communities associated with seasonal and interannual processes of meso- and macroscale variability. However, records of coastal species are still scarce. This study investigated the richness and abundance of paralarvae through a weekly time series of zooplankton in the coastal area of Cabo Pulmo National Park, B.C.S. (PNCP, 2014–2017). Twelve paralarva taxa, predominantly of oceanic habitat, were identified from 227 zooplankton samples. The *SD* Complex, *Abraliopsis* sp. 1, *Argonauta argo*, *A. nouryi* and *Octopus hubbsorum* were the most frequent and abundant taxa. There were no significant differences in total abundance between years. The highest interannual richness was detected during 2015 ($S = 11$). Seasonally the spring had the greatest richness and diversity, associated with the arrival of tropical species with the advance of the warm Tropical Surface Water mass towards the north. The lower richness and greatest dominance were recorded in autumn, with predominance of species characteristic of the water mass of the Gulf of California. Most of the paralarvas were of tropical biogeographic affinity associated with the regional heat wave of 2014 and “El Niño 2015 2016”. About 93% of the paralarvae were collected at sizes close to hatching depending on the species, although none showed a consistent spawning period. The Canonical Correspondence Analysis showed three associations of paralarvas: *Argonauta* (ARG), *SD-Abraliopsis* Complex (CDS-Ab) and *Helicocranchia-Onychoteuthis* (HO). The ARG and HO group were correlated with northward currents and with high zooplankton biovolume values, the CSD-Ab group associated with predominantly southward currents and with medium to low values of zooplanktonic biovolume. During 2014-2015 the structure of the community of paralarvas and zooplankton associated with El Niño 2015–2016 contrasted with the communities registered in 2016-2017 associated with the transition to neutral conditions. The PNCP located in the southern region of the Gulf of California is a spawning zone of at least 12 species of cephalopods.

Key words: Cephalopoda, seasonal changes, community structure, biogeographic affinity, hatching size, canonical correspondence analysis.

INTRODUCCIÓN

Desde 1990 las áreas naturales protegidas (ANP) han sido una estrategia exitosa para la conservación de la biodiversidad, protección de hábitats y el manejo y ordenación de las pesquerías (FAO, 2003). Las ANP ofrecen beneficios como la protección de especies críticas en ambientes naturales y la conservación de la diversidad. Las reservas marinas han favorecido las actividades pesqueras, ecoturísticas y recreativas (Allison *et al.*, 1998; Gell & Roberts, 2003). Esta protección permite que organismos de diferentes especies sobrevivan más tiempo y alcancen tallas y biomásas mayores, lo que posibilita la recuperación general del ecosistema (Aburto & Sagástegui, 2006; Aburto *et al.*, 2011). Las reservas marinas no solo benefician a las especies que viven en ellas sino también a las poblaciones de zonas aledañas promoviendo el reclutamiento fuera del ANP.

Cabo Pulmo es uno de los ecosistemas de arrecife coralino más norteños del Golfo de California. En 1995 fue decretado como Área Natural Protegida bajo la categoría de Parque Marino Nacional y posteriormente se modificó a Parque Nacional Cabo Pulmo debido al esfuerzo conjunto de pobladores, académicos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur y autoridades gubernamentales (CONANP, 2010). La categoría de Parque Nacional es una herramienta de protección y resguardo estricta debido a que no existe esfuerzo de pesca, excepto aquel autorizado con propósitos de investigación o para sectores privados previamente estipulados en su plan de manejo. Su principal función es la preservación de los ambientes naturales representativos de las diferentes regiones, comunidades bióticas, recursos genéticos y especies en su estado natural.

El Parque Nacional de Cabo Pulmo (PNCP) se encuentra en una región transicional que combina especies de afinidades biogeográficas de las provincias de Cortés, Panámica, Californiana e Indo-Pacífica. La fauna bentónica, demersal y nectónica del PNCP ha sido ampliamente estudiada, sin embargo, los estudios ecológicos enfocados al zooplancton son escasos (Angulo-Campillo *et al.*, 2011; Ahern *et al.*, 2018). Los estudios sobre el primer estadio de vida de los cefalópodos

(paralarvas) en zonas costeras del Golfo de California son virtualmente inexistentes, pero relativamente bien conocidos en aguas oceánicas a partir de muestras recolectadas en cruceros oceanográficos (De Silva-Dávila, 2013, De Silva-Dávila *et al.*, 2015; García-Guillén *et al.*, 2018).

Aproximadamente 175 especies de cefalópodos sostienen la pesquería comercial en el mundo (Jereb & Roper, 2010). Estas incluyen sepias, pulpos y calamares pertenecientes a cuatro familias (Sepiidae, Octopodidae, Loliginidae y Ommastrephidae). Sin embargo, otras especies son capturadas de manera incidental (Villarroel *et al.*, 2001). Los cefalópodos tienen ciclos de vida relativamente cortos y con distintas estrategias reproductivas que incluyen la puesta de masas de huevos bentónicas sobre la arena, macroalgas o rocas y masas de huevos pelágicas que flotan en la columna de agua o son incubadas por las hembras en la columna de agua (Staaf *et al.*, 2008; Birk *et al.*, 2016). Los embriones eclosionan en un estado avanzado de desarrollo y morfológicamente parecidos al adulto en la mayoría de las especies de cefalópodos. A estos estadios post-eclosión se les denomina paralarvas (Harman y Young, 1985; Guerra, 1992; Sweeney *et al.*, 1992). Las paralarvas planctónicas se distribuyen principalmente en el estrato epipelágico ocupando usualmente un hábitat distinto a los adultos. El estadio paralarva finaliza cuando los individuos presentan cambios morfológicos alométricos asociados a cambios ecológicos y de hábitat (Shea & Vecchione, 2010). La duración del estadio paralarva en la columna de agua varía en función de la especie y de las condiciones ambientales (Bower, 1996) y es desconocida para la mayoría de las especies. Las paralarvas también son sensibles y muestran gran adaptabilidad a cambios espacio-temporales en las condiciones ambientales (De Silva-Dávila, 2013; De Silva-Dávila *et al.*, 2015).

Las paralarvas tienen altas tasas de crecimiento directamente relacionadas con la temperatura y disponibilidad de alimento. Estas son capaces de realizar migraciones verticales cada vez más amplias conforme crecen (migración diaria y ontogénica) (Zaragoza, 2015). Su deriva planctónica depende de los patrones de la circulación oceánica, procesos de mesoescala (corrientes costeras, corrientes de marea, remolinos, frentes termohalinos) y los movimientos estacionales e

interanuales de las masas de agua (Granados-Amores *et al.*, 2010; De Silva-Dávila *et al.*, 2015; Sánchez-Velasco *et al.*, 2016; Ruvalcaba-Aroche *et al.*, 2018; García-Guillén *et al.*, 2018). Estos organismos pueden alcanzar elevadas abundancias en zonas con alta productividad primaria como áreas de surgencias, frentes oceánicos o corrientes convergentes que acumulen al zooplancton (Rocha, 2003).

Las paralarvas y juveniles de especies del orden Octopoda y de la familia Loliginidae usualmente son abundantes en la zona costera, mientras que las de otras especies de calamares, como *Dosidicus gigas*, tienden a tener densidades altas y una distribución comparativamente más oceánica (De Silva-Dávila, 2013; De Silva-Dávila *et al.*, 2013, 2015). Las paralarvas de la región sur del Golfo de California y de la costa occidental de la Península de Baja California han sido analizadas en los años reciente (De Silva-Dávila *et al.*, 2015; Sánchez-Velasco *et al.*, 2016; Ruvalcaba-Aroche *et al.*, 2018; García-Guillén *et al.*, 2018), pero en ningún caso han hecho énfasis en su distribución cercana a la costa.

ANTECEDENTES

Las investigaciones de paralarvas a nivel mundial se han enfocado principalmente a la identificación taxonómica (Young & Hirota, 1990; Sweeney *et al.*, 1992) a la comprensión de sus patrones de distribución y abundancia en diferentes escalas de tiempo y espacio (Bower, 1996; Yatsu *et al.*, 1999; Anderson & Rodhouse, 2001) y recientemente a determinar su susceptibilidad como recurso cultivable (Vidal *et al.*, 2014).

En el noroeste del Pacífico mexicano la mayoría de los estudios previos de paralarvas de cefalópodos se han enfocado en especies o comunidades oceánicas recolectadas durante cruceros oceanográficos estacionales de extensa cobertura geográfica, donde las paralarvas mostraron una distribución asociada al flujo estacional e interanual de las masas de agua predominantes en cada región (Granados-Amores *et al.*, 2010; De Silva-Dávila, 2013; De Silva-Dávila *et al.* 2015; García-Guillén *et al.*, 2018). Estas investigaciones con escasos registros de

paralarvas de las especies distribuidas en la zona costera y con una cobertura temporal estacional o interanual.

Granados-Amores *et al.* (2010) analizó la estructura comunitaria de las paralarvas a escala interanual durante El Niño Oscilación del Sur (ENSO) (1997-2001) en la costa occidental de la Península de Baja California. Ellos describieron como cambia la composición de especies cosmopolitas y tropicales durante la fase cálida (El Niño, invierno 1998) a una comunidad dominada por especies de afinidad subártica durante la fase fría (La Niña, invierno 1999).

García-Guillén *et al.* (2018) registró el cambio estacional de la estructura de la comunidad de paralarvas en la costa suroccidental de Baja California Sur, México. Durante la primavera registraron una baja riqueza de especies con un solo taxón dominante (Complejo SD) asociado a la influencia de la masa de Agua Transicional y Agua Subártica. En cambio, durante el otoño se incrementó la riqueza de especies de afinidad tropical, asociadas a la llegada de las masas de agua superficial subtropical, superficial tropical y transicional.

De Silva-Dávila *et al.* (2015) investigaron la estructura de la comunidad de paralarvas en el Golfo de California (2004–2007) a partir del análisis de ocho cruceros oceanográficos. Ellos encontraron dos comunidades con especies cuya distribución cambia acopladas al flujo de masas de agua presentes en esta región. Durante el invierno predominaron especies del golfo asociadas a la masa de Agua del Golfo de California, mientras que en primavera y verano aumentó la riqueza de especies por la intrusión al norte de paralarvas de afinidad tropical asociadas a la entrada de Agua Tropical Superficial al golfo. En este proceso de tropicalización ambas comunidades de especies están bien delimitadas espacialmente. Durante el otoño, se restablece la distribución de las especies del golfo con la inversión del flujo de las corrientes, ahora con dirección al sur y la retracción de las aguas tropicales.

La comunidad del zooplancton en la región ha sido poco estudiada en su conjunto. Sin embargo, todos los estudios muestran comunidades de afinidad predominantemente tropical y subtropical, particularmente de eufáusidos, larvas de

peces, pterópodos y copépodos (Brinton *et al.*, 1986; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2009; Angulo-Campillo *et al.*, 2011; Palomares-García *et al.*, 2013).

Oceanográficamente, Portela *et al.* (2016) describieron la variación espacial y estacional de cuatro masas de agua en el Pacífico Tropical Mexicano (PTM). Ellos establecen que, durante todo el año, la región del PNCP tiene influencia principalmente de aguas tropicales en el estrato de 100-200 m de profundidad. Esta región sur del golfo muestra las mismas características de la masa de agua del Golfo de California en estratos >250 m de profundidad (400 m en verano). La estructura oceanográfica predominante en el PNCP y los antecedentes de paralarvas del golfo (De Silva-Dávila *et al.*, 2015) permiten inferir que la estructura de la comunidad de paralarvas es predominantemente de afinidad tropical durante todo el año.

La oceanografía física del Pacífico mexicano ha sido ampliamente investigada (Lavín & Marinone, 2003; Zamudio *et al.* 2008; Marinone, 2012; Durazo, 2015; Portela *et al.*, 2016). Sin embargo, Trasviña-Castro *et al.* (2012) infieren que los principales procesos oceanográficos que afectan la circulación en el PNCP son las corrientes forzadas por viento, marea y procesos de mesoescala relacionados con la circulación de agua en la entrada del Golfo de California. Carrillo-Aguilar (2018) analizó las señales interanuales de temperatura superficial del mar inferidas de imágenes satelitales y su efecto en la hidrografía (2002-2016) y mostró que el 2014 fue un año anómalamente cálido y con vientos débiles, e infirió que bajo condiciones de temperatura anómalamente fría se presentarían vientos con mayor fuerza en la superficie. La onda de calor regional ocurrida en 2014 y el evento El Niño 2015-2016 provocaron condiciones anómalamente cálidas en el Pacífico Norte y en el Pacífico Oriental Tropical previo y durante el período de estudio de la presente investigación.

Existen otras investigaciones relacionadas a la distribución a mesoescala de las paralarvas, pero la mayoría de ellas investigan un solo taxón (Sánchez-Velasco *et al.*, 2016; Ruvalcaba-Aroche *et al.*, 2018) o se han realizado en condiciones oceanográficas diferentes y geográficamente alejadas del PNCP (De Silva-Dávila *et al.*, 2013, Ramos *et al.*, 2017; Aceves-Medina *et al.*, 2017).

Excepto la serie de tiempo de zooplancton costero registrada frente a las costas de Jalisco (Franco-Gordo *et al.*, 2004, 2015) donde aún no se han estudiado las paralarvas, no existen ninguna otra serie de tiempo de zooplancton en México a escala semanal como la que se realizó en el PNCP durante 2014-2017.

El PNCP se ubica en la entrada del Golfo de California y tiene influencia de cuatro masas de agua superficiales. Agua del Golfo de California (AGC, $S > 34.9$, $T \geq 12^\circ \text{C}$), Agua Superficial Tropical (AST, $S < 34.9$, $T \geq 18^\circ \text{C}$), agua de la Corriente de California (ACC, $S = 34.5$, $12^\circ \text{C} \leq T \leq 18^\circ \text{C}$) y agua Transicional (ATR, $S=34.0-34.4$, $>20^\circ \text{C}$) (Durazo & Baumgartner, 2002; Portela *et al.*, 2016). El patrón de vientos es monzónico como se ha descrito para el Golfo de California (Douglas *et al.*, 1993) y las corrientes son forzadas por el viento y la marea (Trasviña-Castro *et al.*, 2012).

La serie de tiempo en el PNCP inició en octubre de 2013 con el objetivo de identificar mediante métodos moleculares, las especies de peces que desovan (inferidas a partir de sus huevos planctónicos) e investigar la estructura de la comunidad del zooplancton en función de las condiciones ambientales (Ahern *et al.*, 2018).

La presente investigación analizó la riqueza y abundancia de paralarvas de pulpos y calamares del Parque Nacional de Cabo Pulmo (2014-2017). Esta serie de tiempo de zooplancton de alta frecuencia (semanal) permitió estimar la abundancia, riqueza específica y talla de las paralarvas con la finalidad de establecer la estructura y afinidad biogeográfica de la comunidad, su variabilidad temporal y desoves de los adultos, así como la influencia de la variabilidad ambiental sobre las paralarvas, a escala estacional e interanual. Esta será la primera investigación en México, que investigue la composición de especies y abundancia de las paralarvas de cefalópodos de la zona costera a través de un análisis de serie de tiempo con muestreos de zooplancton de frecuencia semanal.

JUSTIFICACIÓN

Existe escaso conocimiento a nivel mundial de cómo las paralarvas de cefalópodos responden a las variaciones temporales de las condiciones ambientales físico-biológicas. La mayor parte de las investigaciones son realizadas a pequeña y mediana escala temporal y distintas escalas espaciales. En este sentido no existen estudios previos de paralarvas en zonas costeras en el noroeste de México. El Parque Nacional de Cabo Pulmo es un área natural exitosamente recuperada (1995–presente) con un arrecife coralino que funciona como un ecotono entre distintas masas de agua que fluyen en esta zona (Ruelas & Trasviña, 2017). La serie de tiempo de zooplancton del PNCP (2014–presente) permitió registrar por primera vez, el cambio en las comunidades de paralarvas costeras a diferentes escalas de tiempo (semanal, mensual, estacional, e interanual) y detectar temporadas reproductivas (desoves recientes) a través de la presencia de paralarvas recién eclosionadas en un punto geográfico de relevancia ecológica. Se planteó la hipótesis de encontrar paralarvas de especies costeras (calamares loliginidos y pulpos), propias del ecosistema arrecifal con esporádica presencia de especies de hábitat oceánico, como fue observado con huevos y larvas de peces (Ahern *et al.*, 2018). El Parque Nacional de Cabo Pulmo está localizado en una región tropical-subtropical. Se espera que las temperaturas anómalamente cálidas ocurridas durante 2014 (bajo el efecto de una onda de calor regional) y durante 2015-2016 (un evento de El Niño) (Robinson *et al.*, 2016), promuevan la predominancia numérica de paralarvas de afinidad tropical. De acuerdo con esto se plantean las siguientes tres preguntas de investigación:

¿Cómo cambia la estructura de la comunidad de paralarvas a diferentes escalas temporales (semanal, mensual, estacional e interanual)?

¿Qué especies desovan y cuándo son sus periodos reproductivos en el PNCP?

¿Cómo cambia la comunidad de paralarvas en función de las condiciones ambientales?

HIPÓTESIS

La estructura de la comunidad de paralarvas en el Parque Nacional de Cabo Pulmo (PNCP) durante 2014-2017 estará dominada numéricamente por especies tropicales-costeras y será distinta a las comunidades oceánicas y los principales periodos reproductivos ocurrirán en condiciones de elevada disponibilidad de alimento (biovolúmenes de zooplancton y concentración de clorofila-*a*) de febrero-abril.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la estructura de la comunidad de paralarvas en función de la variabilidad ambiental a distintas escalas temporales en el PNCP durante los años 2014-2017, identificando los periodos de desove de adultos, inferidos con base al registro de paralarvas con tallas cercanas a la eclosión.

Objetivos específicos

1. Analizar la variabilidad temporal de la temperatura superficial del mar, concentración de clorofila-*a*, biovolumen de zooplancton, vientos, circulación superficial y abundancia de los grupos taxonómicos del zooplancton.
2. Determinar la composición específica, abundancia, afinidad biogeográfica y hábitat de las paralarvas presentes en el PNCP (durante 2014–2017).
3. Establecer los periodos de desove de cada especie con base en la presencia de paralarvas con tallas cercanas a la eclosión y a su abundancia temporal.
4. Relacionar el cambio en la composición y abundancia de la comunidad de paralarvas en función de la variabilidad ambiental.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional de Cabo Pulmo se localiza en el extremo sureste de la Península de Baja California (23° 22' 30" a 23° 30' 00" N y 109° 28' 03" a 109° 23' 00" O) en la entrada del Golfo de California, México, en una región

oceanográficamente compleja (Lavín *et al.*, 2003). La estación de muestreo de zooplancton se encuentra localizada en la zona costera con una profundidad de 40 m sobre una plataforma continental estrecha (Fig. 1). El clima es seco y desértico. La mayor precipitación ocurre entre agosto y octubre con variación interanual dependiente de la influencia de las tormentas tropicales y huracanes (INEGI, 2000). La temperatura superficial promedio del mar es de 26°C. Las variaciones de temperatura en esta región pueden estar relacionadas con procesos locales (como las surgencias generadas en el cañón de Los Frailes), o bien por factores extrínsecos (como los incrementos en la temperatura causados por el evento oceanográfico de El Niño). Las temperaturas máximas (31°C) ocurren entre los meses de junio y noviembre, mientras que las mínimas (19°C) entre enero y marzo.

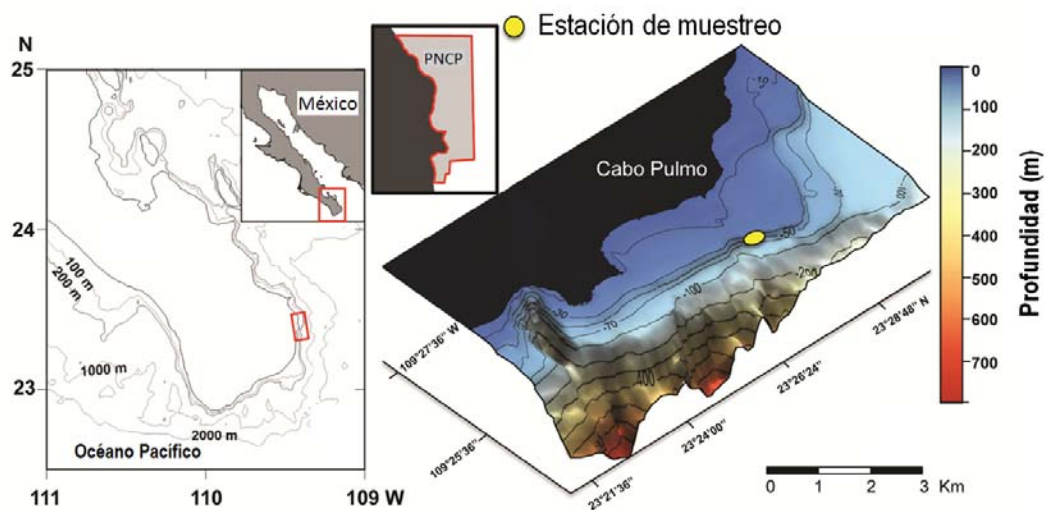


Figura 1. Localización de la estación de muestreo en el Parque Nacional de Cabo Pulmo (CPNP), Baja California Sur, México (Modificado de Ahern *et al.*, 2018).

El PNCP presenta un ambiente tropical oligotrófico ($\text{Chl-a} < 0.2 \text{ mg m}^{-3}$ la mayor parte del año y $\text{Chl-a} < 0.1 \text{ mg m}^{-3}$ durante el verano) (Halfar *et al.*, 2004), con concentraciones bajas de oxígeno, desde 1 ml l^{-1} en los primeros 100 m, hasta 0.5 ml l^{-1} a 150 m (Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera, 1999).

Las corrientes en el PNCP son forzadas principalmente por la influencia del viento y la marea (Trasviña-Castro *et al.*, 2012). Durante el verano y otoño las corrientes fluyen predominantemente hacia el norte y durante invierno y primavera estas fluyen predominantemente hacia al sur (Trasviña-Castro *et al.*, 2012; Carrillo-Aguilar, 2018). En términos generales los patrones de corrientes de invierno-primavera se dirigen al sur. En verano-otoño las corrientes en la superficie (2 a 8 m de profundidad) se dirigen al norte (Torres-Hernández, 2017). Las corrientes de marea más fuertes se presentan durante el verano y el invierno, en tanto que las de primavera y otoño son menos amplias (Reyes-Bonilla, 1993).

Los vientos en la entrada al Golfo de California presentan variabilidad estacional (monzónico). Durante el invierno (diciembre-mayo) fluyen desde el noroeste y cambian su dirección en verano (julio-octubre) fluyendo desde el suroeste (Douglas *et al.*, 1993). Este patrón se asocia a la presencia de cadenas de montañas en ambas costas (Parés-Sierra *et al.*, 2003) y al contraste térmico océano-continente (Torres-Alavés *et al.*, 2014).

El PNCP se ubica en la región oceanográfica transicional de la entrada del Golfo de California y recibe la influencia de cuatro masas de agua con flujos estacionales (Portela *et al.*, 2016; García-Guillén, 2018). Esta región está influenciada por agua cálida y salina del Golfo de California (AGC, $S > 34.9$, $T \geq 12^\circ \text{C}$), Agua Superficial Tropical, más cálida proveniente del Pacífico Ecuatorial Oriental (AST, $S < 34.9$, $T \geq 18^\circ \text{C}$) y por agua fría de la Corriente de California que acarrea agua con características Subárticas del Pacífico NE (ACC, $S = 34.5$, $12^\circ \text{C} \leq T \leq 18^\circ \text{C}$) (Castro *et al.*, 2006; Portela *et al.*, 2016). Bajo la superficie se observa un máximo relativo de salinidad que corresponde al Agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt, $S = 34.8$, $9^\circ \text{C} \leq T \leq 18^\circ \text{C}$). El agua de la Corriente de California es superficial, pero en esta región a menudo se le encuentra a 50 m, por debajo del Agua Tropical Superficial. En contraste, el Agua Subsuperficial Subtropical se encuentra con frecuencia muy cerca de la superficie y debido a esto también es más somero el mínimo de oxígeno (Ruelas & Trasviña, 2017).

La confluencia de estas masas de agua genera un conjunto dinámico de procesos de mesoescala (remolinos y filamentos) capaces de generar intercambio, mezcla, agregación o dispersión de comunidades planctónicas (Lavín *et al.*, 2014).

La diversidad biológica del bentos y necton registrada en el PNCP es una de las más altas en la costa mexicana del Pacífico como resultado de la confluencia de especies provenientes de las provincias biogeográficas Panámica, Californiana e Indo-Pacífico (Kerstitch, 1989; CONANP, 2004). Actualmente este parque tiene un alto índice de salud debido al esfuerzo de protección ambiental realizado desde 1995 (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Ulate *et al.*, 2016).

MATERIALES Y MÉTODOS

Variables ambientales

La serie temporal de la temperatura superficial del mar (TSM, °C) se obtuvo del producto compuesto de la NASA de 1x1 km de resolución ([https://podaac.jpl.nasa.gov/Multi-scale Ultra-high Resolution MUR-SST](https://podaac.jpl.nasa.gov/Multi-scale-Ultra-high-Resolution-MUR-SST)) que incluye 64 píxeles dentro del polígono de 71 km² del PNCP durante el período de estudio (enero 2014- diciembre 2017) (Fig. 2A – B). Los datos de TSM diarios de nivel 4 (L4) fueron obtenidos del programa Multi-sensor Ultra-high Resolution (MUR) llamado Group High-Resolution Sea Surface Temperature (GHRSSST, <http://www.ghrsst.org>) el cual incorpora datos diarios globales de diferentes sensores satelitales (Chin *et al.*, 2013). Este producto tiene cobertura global con alta resolución espacial y temporal y no tiene problemas con la nubosidad, lo que lo hace ideal para estudios de fenómenos de pequeña escala y alta frecuencia en áreas costeras (Chin *et al.*, 2013).

También se obtuvieron datos diarios de nivel 4 de concentración de clorofila-a en la superficie del mar (Chl-a, mg/m³) a partir del programa COPERNICUS de la Agencia Espacial Europea (ESA, https://www.esa.int/Our_Activities/Observing_the_Earth/Copernicus) con una resolución espacial de 4x4 km. Los promedios de la concentración de clorofila-a se

obtuvieron a partir de los cuatro píxeles localizados dentro del polígono del PNPC durante el período de estudio (2014-2017) (Fig. 2A, 2B).

Las anomalías mensuales de TSM y de concentración de Chl-a en la superficie del mar durante 2014-2017 se calcularon con base en los valores promedio mensuales para toda la serie de tiempo satelital 2002-2018. Una vez estimados los promedios mensuales estos fueron restados a los datos de cada mes (Kushnir, 1994).

Se generó una serie temporal de los componentes vectoriales “u” y “v” para la visualización de la corriente superficial del mar para el período de estudio como una variable de mesoescala adicional, a partir de los componentes zonal y meridional “u” y “v”, respectivamente, obtenidos también de COPERNICUS (ESA <http://marine.copernicus.eu/faq/ssaltoduacs-integrated-sealevel-anomalies-products-changes-updates/>; antes AVISO). Las velocidades geostróficas cuadrículadas se calcularon a partir de la interpolación dinámica (25x25 km) en una cuadrícula cartesiana (<https://www.aviso.altimetry.fr/index.php?id=3438>). Debido a la resolución de los datos, los cuatro datos de píxeles diarios más cercanos al área del polígono PNCP se usaron para obtener una media diaria de “u” y “v” (Fig. 2B). La velocidad actual (m/seg) se estimó calculando la hipotenusa de los componentes “u” y “v”.

También, se analizaron datos de las corrientes superficiales del mar *in situ* que permiten una mejor visualización del patrón de corrientes en la zona costera del PNPC. Estos datos se obtuvieron a partir de un perfilador acústico ADCP (por sus siglas en inglés Acoustic Doppler Current Profiler, NORTEK Aquadopp) localizado frente a la Playa los Arbolitos al norte del PNCP (23° 24.501' N, -109° 25.005' O) (Fig. 2B), para medir la velocidad y dirección de la corriente del mar en diferentes capas de profundidad. Este método funciona basado en la transmisión de pulsos de sonido de frecuencia de 200 kHz producidos por los transductores del instrumento (Fig. 2B). El ADCP registra la posición y la velocidad de las partículas suspendidas y el plancton que se mueven en promedio a la misma velocidad y dirección que la corriente en la columna de agua (Torres-Hernández, 2017). El procesamiento de los datos se realizó con el paquete U_Tide del software MATLAB, el cual realiza un

análisis armónico y reconstruye las series temporales de velocidad y dirección de la corriente utilizando las componentes obtenidas del análisis (Codiga, 2011). Se realizó una interpolación en la columna de agua a profundidades de 3, 5, 7, 9, 11 y 13 m para estandarizar las mediciones (Torres-Hernández, 2017). Ambas medidas de corrientes son útiles para establecer relaciones entre la comunidad de paralarvas a micro y mesoescala.

También se obtuvo la dirección media diaria del viento “u” y “v” a 10 m sobre la superficie del mar a partir de la NOAA-NCEP North American Regional Reanalysis con una resolución de 33×33 km seleccionando datos de tres píxeles diarios ubicados cerca del área del polígono del PNPC (Fig. 2B). La velocidad del viento (m/seg) se estimó calculando la hipotenusa de los componentes zonal (u) y meridional (v).

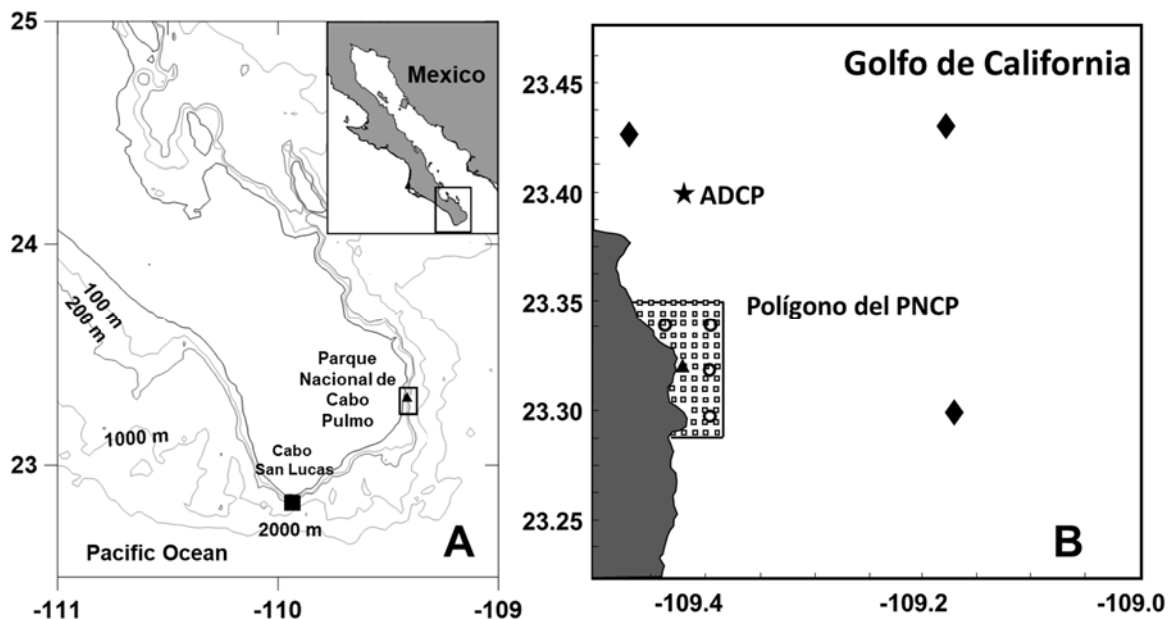


Figura 2. A) Ubicación del PNPC. Triángulo negro= estación de muestreo de frecuencia semanal. B) Ampliación del área del PNPC con la localización de los píxeles de las imágenes satelitales usados para construir las series de tiempo ambientales durante 2014–2017. Cuadrados grises pequeños= para datos de TSM; círculos vacíos= para concentración de clorofila-a superficial; rombos negros= para datos de velocidad y dirección del viento; estrella= ubicación de ADCP frente a playa Los Arbolitos.

El Índice multivariado (MEI) de El Niño/Oscilación del Sur (ENSO) fue utilizado para contextualizar la condición climática que caracterizó el periodo de

estudio (2014-2017). Este índice es calculado a partir de funciones ortogonales empíricas (FOE) de cinco variables diferentes: presión atmosférica a nivel del mar (SLP), temperatura de la superficie del mar (TSM), componentes zonales y meridionales del viento superficial y la radiación de onda larga saliente (ROS) sobre la cuenca tropical del Pacífico (30°S-30°N y 100°E-70°W). El gráfico de anomalías de temperatura del MEI se obtuvo a partir de la NOAA (<https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/#ElNino>).

Las anomalías mensuales de biovolumen de zooplancton se calcularon con base en los valores promedio mensuales para toda la serie de tiempo 2014-2017. Una vez estimados los promedios mensuales estos fueron restados a los datos de cada mes (Kushnir, 1994).

Todos los grupos taxonómicos de zooplancton se identificaron y contaron a partir de tres alícuotas de 10 ml consecutivas obtenidas con una pipeta Stempel calibrada (capacidad de 10 ml). Las alícuotas se obtuvieron de un volumen conocido de 250 ml de muestra de zooplancton. Se contaron los individuos de cada grupo taxonómico de zooplancton (Phylum a Orden) a partir de la primer alícuota. En las otras dos alícuotas se contaron solo especímenes de los distintos grupos taxonómicos de zooplancton que no se observaron en la alícuota anterior. El número total de especímenes contado por grupo taxonómico de zooplancton fue extrapolado al número de alícuotas tomadas y luego se extrapoló al volumen total de la muestra original de zooplancton (250 ml). La abundancia estandarizada de cada grupo taxonómico de zooplancton (ind./1000 m³) se estimó posteriormente dividiendo la abundancia de cada grupo zooplanctónico entre el volumen de agua de mar filtrada de cada fecha de muestreo multiplicado por mil. El volumen filtrado fue estimado utilizando métodos estándar (Kramer *et al.*, 1972; Smith & Richardson, 1979).

Colectas de zooplancton

Se colectaron 155 muestras semanales de zooplancton en el Parque Nacional de Cabo Pulmo, Baja California Sur, México, de enero de 2014 a diciembre de 2017 en una estación de muestreo (23° 50' N, 109° 25' O) (Fig. 1). Los muestreos se realizaron con una red de zooplancton cónica (60 cm de diámetro con un tamaño

de luz de malla de 333 μm equipada con un flujómetro digital calibrado (General Oceanics 2030R6) para estimar el volumen de agua de mar filtrada. La red fue arrastrada cerca de la superficie del mar (<5 m de profundidad) durante diez minutos siguiendo el protocolo estándar (Smith & Richardson, 1979). Las muestras de zooplancton se recolectaron durante el día (8:30-18:14 h; 80% de las muestras se recolectaron antes del mediodía). Las muestras de zooplancton se tamizaron para eliminar el agua de mar con un tamiz de 200 μm y se preservaron en etanol no desnaturalizado al 96%. Los biovolúmenes de zooplancton se determinaron por el método del volumen desplazado siguiendo los procedimientos de Beers (1976) y se estandarizaron a mililitros de zooplancton por mil metros cúbicos de agua filtrada ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$) (Kramer *et al.*, 1972).

Las paralarvas de cefalópodos fueron separadas de las muestras de zooplancton (sin fraccionar) en el laboratorio de zooplancton del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). Las paralarvas fueron separadas e identificadas morfológicamente usando un microscopio estereoscópico Stemi 580 y un microscopio estereoscópico Stemi SV 11 provisto de micrómetro ocular y cámara digital (Olympus 5 megapíxeles de resolución), respectivamente, ambos de marca Carl Zeiss. Los criterios diagnósticos para la identificación fueron los propuestos por Sweeney *et al.* (1992) y De Silva-Dávila (2013). A todas las paralarvas se les midió la longitud del manto dorsal (LM) y ventral (LMV) dependiendo del grupo taxonómico (Roper & Voss, 1983). La abundancia de las paralarvas se estandarizó a número de paralarvas por mil metros cúbicos de agua filtrada ($\text{PL}/1000 \text{ m}^3$) (Kramer *et al.*, 1972) a fin de hacer comparativos los resultados con trabajos ecológicos previos.

Hábitat y afinidad biogeográfica

La clasificación biogeográfica de las especies de cefalópodos identificadas con base en las paralarvas y su hábitat se determinó utilizando los criterios de Nesis (2003), Jereb & Roper (2010) y De Silva-Dávila (2013). Estos criterios se basan en la distribución conocida de las especies en su fase adulta, agrupándolas como especies del Noroeste-Pacífico (americano) boreal bajo, Boreal bajo subtropical,

Pan-tropical Pacífico Este, Estrecho-tropical, Tropical-subtropical y Ecuatorial Pacífico Este (Nesis, 2003).

Periodo de desove

Para inferir los periodos de desove de adultos, se utilizaron los datos de abundancia de paralarvas a tallas cercanas a la eclosión. La talla a la eclosión es diferente para muchas especies, ya que es dependiente de la cantidad de vitelo que tiene cada tipo de huevo. Estas medidas se obtuvieron para cada uno de los taxa a partir de la literatura publicada (Tabla V) comparándose contra las tallas registradas en este estudio. Estas tallas representan un indicador preciso de un evento de eclosión reciente (Yatsu *et al.*, 1999; Jereb & Roper, 2010; Zeidberg *et al.*, 2012).

Análisis estadístico

Para establecer la normalidad de los datos biológicos y ambientales se realizaron las pruebas de uniformidad y homocedasticidad de Shapiro-Wilk W y la prueba de Levene (Levene, 1960; Shapiro & Wilk, 1965). A partir de la identificación y cuantificación de paralarvas se generó una matriz de datos de abundancia por taxa. Las comunidades de paralarvas se compararon en términos de composición y abundancia a escalas semanal, mensual, estacional e interanual. Por esta razón, se presentan solo los análisis a escalas estacional e interanual. Se determinó la existencia de diferencias significativas en la abundancia de paralarvas a diferentes escalas de tiempo (temporadas y años) mediante la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis y la prueba a posteriori de Dunn ($\alpha=0.05$) en el programa Statistica 8.0.

Se construyeron dos matrices de datos para el análisis estadístico multivariable. La primera con los datos de abundancia de paralarvas por taxa y la segunda con las variables ambientales: temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$), concentración de clorofila-a superficial (mg/m^{-3}), componentes “u” y “v” de las corrientes y el viento (m/seg), biovolumen zooplanctónico y grupos taxonómicos del zooplancton. Todos los datos se transformaron utilizando logaritmo ($\text{Log}(x+1)$) para disminuir la varianza y linearizar las variables (McCune *et al.*, 2011).

Se infirieron los periodos de desove-eclosión con base en la abundancia de paralarvas con tallas cercanas a la eclosión de acuerdo con los datos obtenidos de

la literatura (Tabla V). La abundancia de cada especie se agrupó en intervalos de talla de 0.5 mm de longitud de manto (LM) para determinar la estructura de tallas.

Para establecer la estructura de la comunidad se calcularon los índices de riqueza (S), diversidad de Shannon-Weaver (H') (Shannon & Weaver, 1949), dominancia (D) (Margalef, 1982) y Equitatividad (J' Pielou). La riqueza (S) es considerada como el número de especies presentes en cada muestra. El índice de diversidad de Shannon-Weaver (H') refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes y su abundancia relativa. Adquiere valores de cero cuando hay una sola especie a valores altos (>3 bits) para comunidades con muchos taxa, cada uno con abundancias relativas semejantes. El índice de equidad de Pielou se empleó para medir la proporción de la diversidad observada en cada estación. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988). Por último, el índice de dominancia (D) varía de 0 (todos los taxa están igualmente presentes) a 1 (un taxón domina completamente la comunidad).

Se aplicó un análisis de agrupamiento jerárquico de dos vías calculado con una distancia de Bray-Curtis con un Beta flexible ($\beta = -0.25$) para definir los grupos de unidades de muestreos (semanas) y de la abundancia de paralarvas comparando periodos fríos y cálidos entre años (2014-2017). El criterio para establecer periodos fríos y cálidos estuvo basado en valores por encima o por debajo de la TSM promedio para la serie de tiempo 2002-2018. Este análisis se realizó a partir de una matriz principal de datos de abundancia de cada taxón transformados a ($\text{Log}(x+1)$) y una matriz secundaria con datos cuantitativos y cualitativos para definir los grupos (temporadas) mediante el programa estadístico PC-ORD 6.0 de MjM Software Design (McCune & Mefford, 2011).

Para determinar la relación especies-ambiente se realizaron dos análisis de correspondencia canónica (ACC). Para identificar los gradientes ambientales más influyentes se realizó un primer análisis que involucró las cuatro variables ambientales (TSM, Chl-a, dirección de la corriente (datos satelitales), biovolumen zooplanctónico) y la abundancia de paralarvas durante la serie de tiempo (2014-2017).

El segundo ACC incluyó los grupos taxonómicos del zooplancton previamente reportados en la misma serie de zooplancton 2014-2017 identificados por Beltran-Castro *et al.* (com. pers.). En este análisis de ACC la abundancia de paralarvas se analizó en función de la abundancia de los grupos del zooplancton. Para lo anterior se utilizó el programa estadístico CANOCO 4.5, aplicando una prueba de Montecarlo a 999 permutaciones. Esta prueba permite establecer con significancia estadística que las correlaciones obtenidas no son producto del azar. Para este análisis, se construyeron dos matrices de datos, la primera con datos de abundancia de paralarvas por taxón, previamente transformados a $\text{Log}(x+1)$ y la segunda compuesta por datos de todas las variables ambientales recién mencionadas y con las abundancias de todos los grupos del zooplancton registrados.

RESULTADOS

Variables ambientales

Temperatura superficial del mar

En el análisis de la serie histórica de TSM (2002-2018) se muestra un claro patrón estacional, con temperaturas entre los 18°C y los 32°C, una media de 26°C, y un mínimo y máximo de 21.3°C y 30.2°C respectivamente (Fig. 3A).

Mayo y noviembre con TSM promedio de 25.8°C son meses transicionales entre la temporada fría (noviembre-mayo, 21.0-27.4°C) y la cálida (junio-octubre, 26.1-31.3°C) a fría respectivamente.

Durante invierno, primavera y verano de 2014-2015 la TSM fue 1-2°C más alta que en las mismas temporadas de 2016-2017 promoviendo un incremento en los promedios anuales (26.9°C, 27.1°C; 26.1°C, 25.8°C respectivamente) así como en las anomalías positivas de TSM que durante 2014-2015 fueron máximas (+2.0°C) de la serie 2002–2018 (Fig. 3B).

La TSM del PNCP durante este estudio (enero 2014-diciembre 2017) (Fig. 4A) mostró anomalías positivas (cálidas), con +1.5° C de anomalía sostenida de

febrero a junio de los años 2014-2015 (Fig. 4A). Las anomalías positivas de TSM persistieron hasta febrero de 2016 y a partir de abril de este año se presentaron anomalías positivas y negativas $\pm 1.0^{\circ}\text{C}$. En 2017 a partir de enero, se registraron los valores mínimos (-1.1°C) de anomalías negativas del periodo (Fig. 4A).

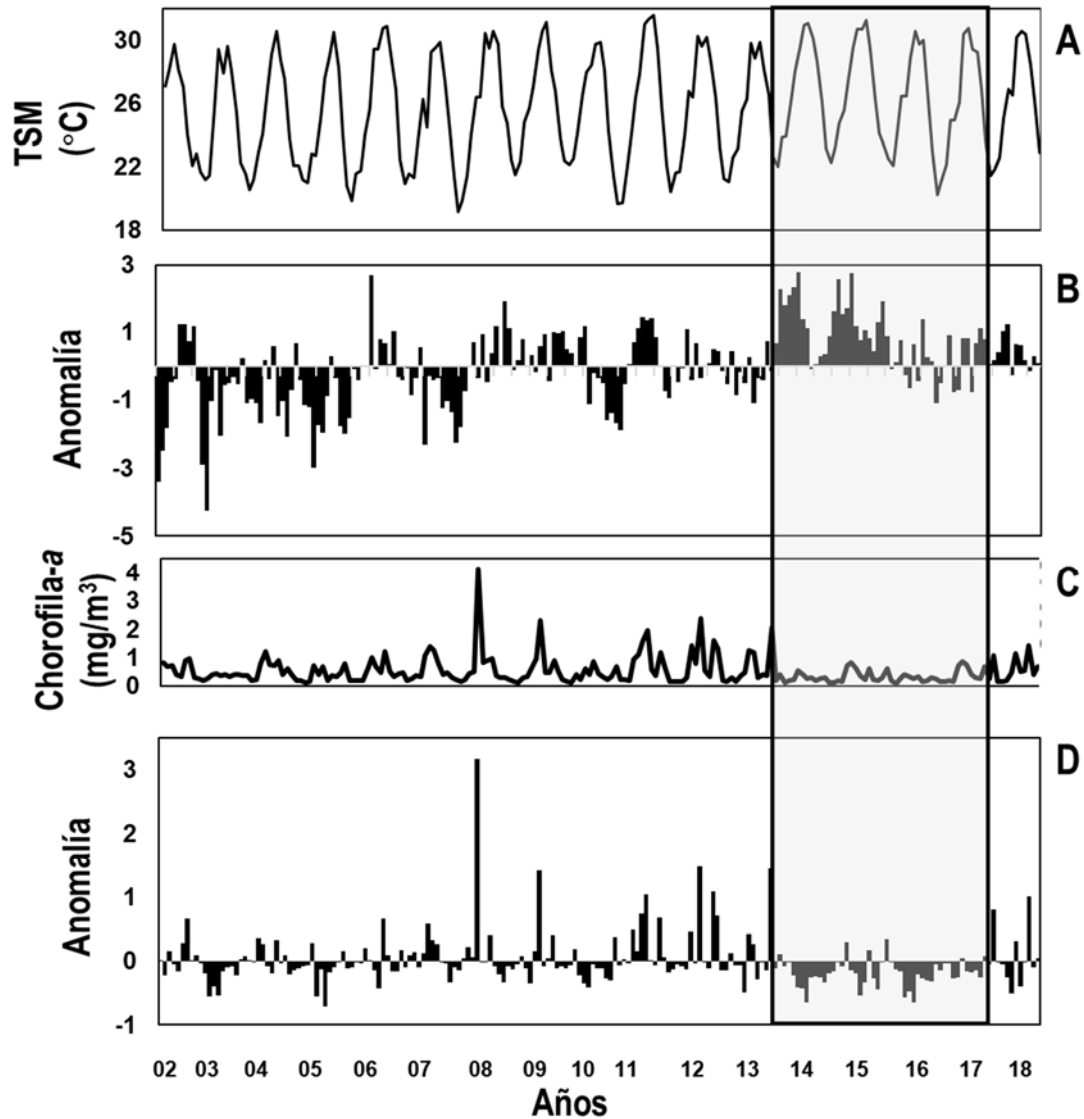


Figura 3. Serie histórica (2002-2018) de (A) TSM y (B) su anomalía. Serie histórica de (C) concentración de Chl-a y (D) su anomalía, registradas para el PNCP. El recuadro indica el período analizado en este estudio (2014-2017).

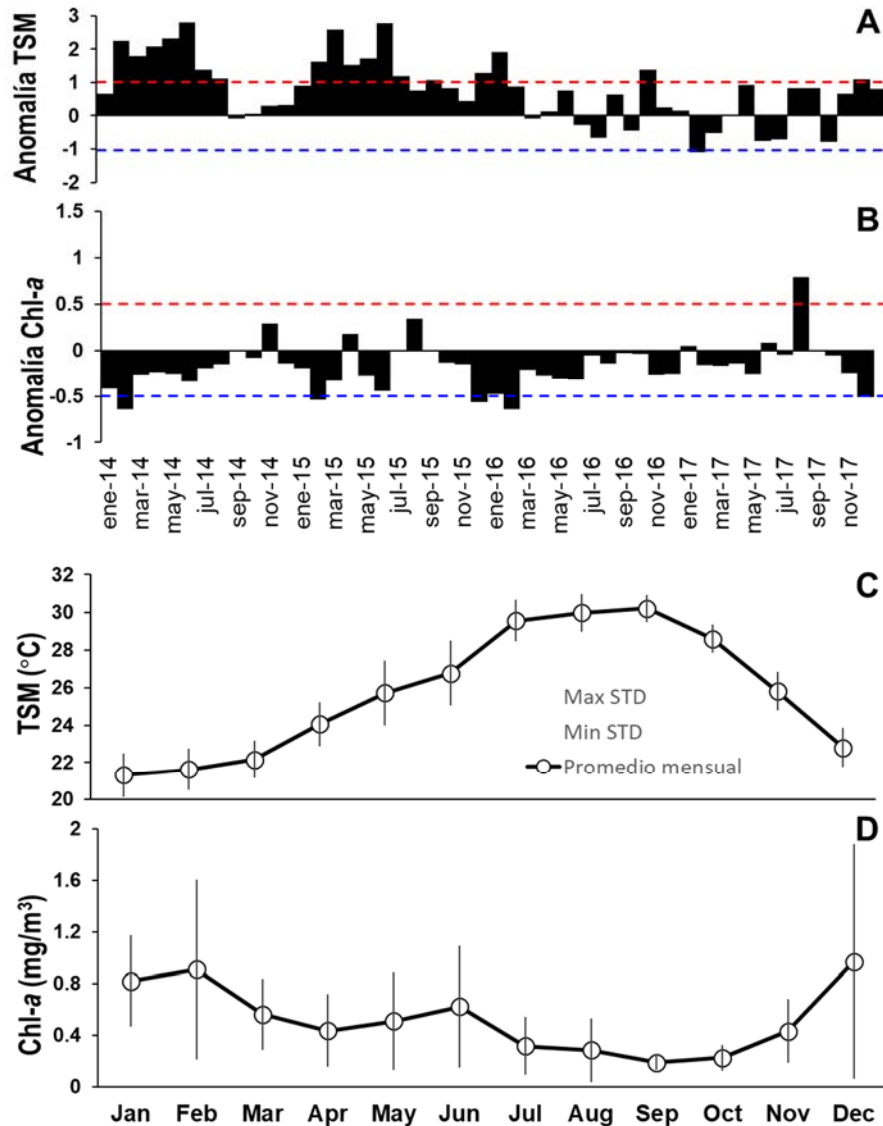


Figura 4. Anomalías mensuales de (A) temperatura superficial del mar, (B) de concentración de clorofila-a superficial, (C) Media y desviación estándar mensual de la temperatura superficial del mar (D) Media y desviación estándar mensual de la concentración de clorofila-a superficial en el PNCP durante 2014-2017 en relación con la serie temporal 2002-2018. Las líneas discontinuas roja y azul en A y B, indican el valor superior e inferior para determinar anomalías significativas.

Concentración superficial de Clorofila-a

El análisis de la serie histórica (2002-2018) de concentración de Chl-a, no mostró un patrón estacional ni interanual definidos, pero si valores bajos y anomalías negativas sostenidas de concentración de Chl-a durante 2014-2017 (Fig. 3C, 3D) por debajo del valor promedio de la serie histórica (0.5 mg/m^3) (Fig. 4D).

Los mínimos de anomalías negativas (-0.5 a -0.6 mg/m³) se registraron en febrero de 2014 y 2016 y en diciembre del 2015 y 2017 (Fig. 4B).

Patrón de vientos y corrientes

En este estudio, la velocidad y dirección diaria promedio del viento a 10 m sobre la superficie del mar mostraron un claro patrón estacional asociado a la circulación monzónica del Golfo de California. La velocidad promedio del viento en el PNCP es de 3.0 m/s. Durante los años cálidos 2014-2015 los vientos fueron ligeramente más débiles (valores promedio de 2.9-3.1 m/s) que durante 2016-2017 (valores promedio de 3.0-3.2 m/s). Sin embargo, las mayores intensidades solo se registraron en 2016 (11.5 m/s) y 2017 (10.6 m/s). Durante invierno-primavera los vientos fluyeron predominantes desde el noroeste a lo largo del eje del Golfo. En estas temporadas los vientos con intensidades entre 4.5-8.0 m/s fueron frecuentes. En invierno, se registraron intensidades máximas esporádicas de 11.5 m/s. Durante verano-otoño se observaron vientos predominantes del sureste y una disminución de la intensidad a valores de 2.0-4.0 m/s y con valores máximos aislados de 10.0 m/s (Fig. 5).

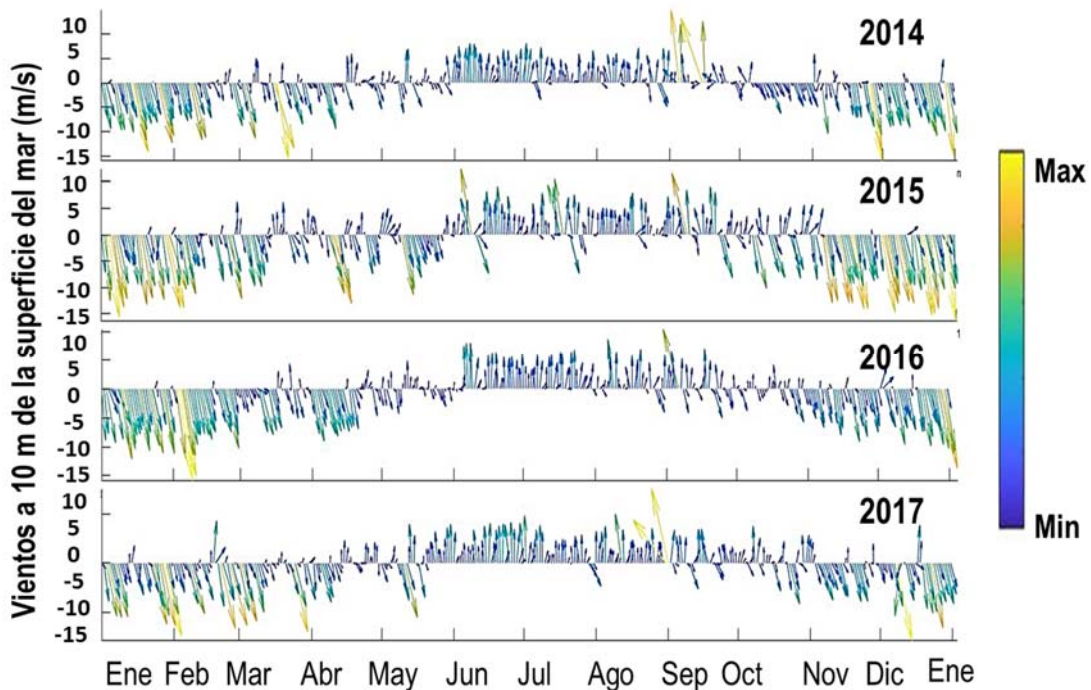


Figura 5. Vectores de dirección y velocidad media diaria del viento a 10 m sobre la superficie del mar en el PNCP.

Los datos de corrientes obtenidos a partir de imágenes satelitales e *in situ* mostraron dos claros patrones de variabilidad, uno interanual y otro estacional respectivamente (Fig. 6A, B).

Las corrientes superficiales satelitales representan principalmente el patrón de corrientes de la entrada del golfo. Las corrientes en el PNCP durante 2014-2017 registraron una velocidad promedio de 0.1 m/s. Se observó un patrón bi-anual de variación donde se observa la persistencia de corrientes con dirección hacia el norte durante 2014-2015 y principios del 2016 asociado al calentamiento anómalo producido en este periodo (Fig. 6A). De agosto de 2016 y hasta noviembre de 2017 se observa que la dirección de las corrientes se invierte dirigiéndose predominantemente al sur asociado a la disminución de la TSM que se produce a partir de abril de 2016. Las máximas velocidades de las corrientes satelitales (0.5 m/s) (vectores amarillos) se observaron en octubre-diciembre 2014, y fueron menores en julio 2015 (0.3 m/s) y marzo de 2017 (0.3 m/s) (Fig. 6A).

En cambio, las corrientes *in situ* obtenidas a partir del ADCP (2014-2016) son consistentes con la variabilidad de la velocidad y dirección de los vientos predominantes en el PNCP. Para la capa superficial (3m de profundidad), se tienen las corrientes más intensas y una variabilidad en dirección que corresponde a corrientes hacia el norte entre los meses de junio a diciembre (temporada de verano-otoño) y corrientes hacia el sur durante los meses de octubre a abril (temporada de invierno-primavera). Sin embargo, a partir de los 9m de profundidad se observa que la intensidad de las corrientes va disminuyendo y un cambio en la dirección de estas en cuanto los periodos mencionados anteriormente. En el fondo, las corrientes toman una dirección norte durante los meses de febrero a junio y hacia el sur entre agosto y febrero (Fig. 6B) (Torres-Hernández, 2017).

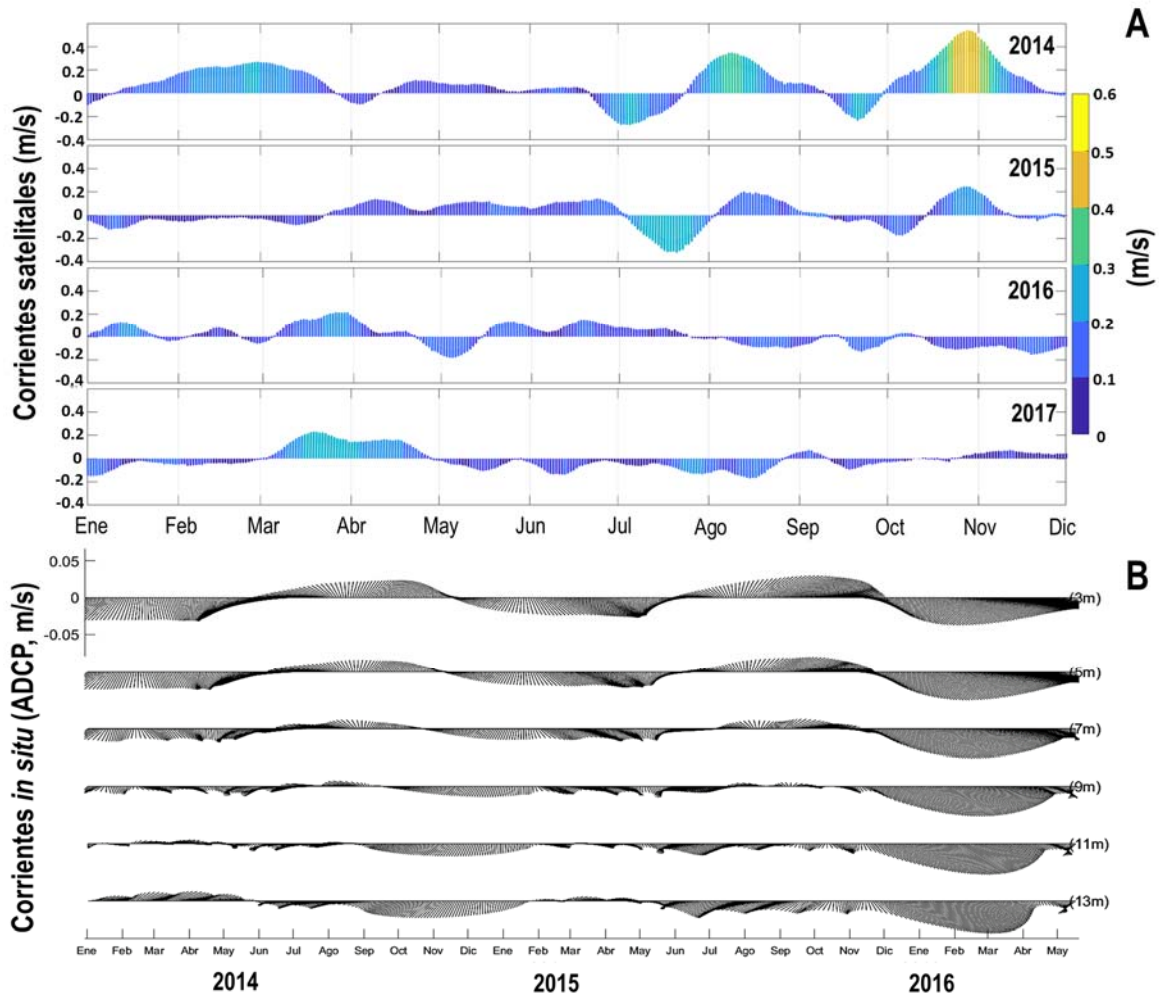


Figura 6. (A) vectores de velocidad y dirección promedio diarias de la corriente registrada con COPERNICUS, **(B)** vectores de velocidad y dirección promedio diarias del mar (3-13 m de profundidad) registrados con un perfilador de corriente Doppler acústico (ADCP) instalado al sureste de la región del PNCP durante 2014-2016.

Índice multivariado del ENSO (MEI)

El Índice multivariado del ENSO (MEI, por sus siglas en inglés) mostró 11 periodos con fase positiva y nueve periodos con fase negativa desde 1980 al 2019. Durante el periodo de estudio (2014-2017) comprendió un evento anómalamente cálido “El Niño 2015-2016”. Se observa un periodo breve y poco intenso de la fase “La Niña” con anomalías negativas de TSM a partir de mediados del año 2016 (Fig. 7).

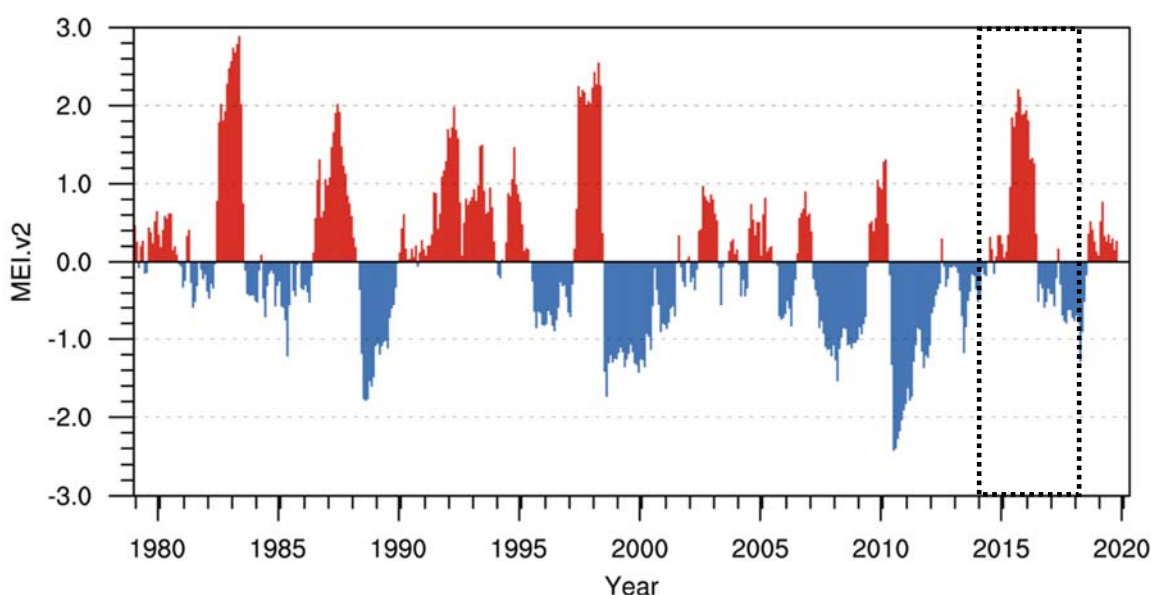


Figura 7. Índice Multivariado del ENSO (1980-2019). Recuadro con línea punteada=Periodo de estudio 2014-2017. <https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/#ElNino>

Biovolumen de zooplancton

A escala interanual los promedios mensuales máximos de biovolumen zooplanctónico se registraron en invierno de 2014 (666 ml/1000 m³), primavera de 2015 (588 ml/1000 m³) y verano-otoño de 2017 (509 ml/1000 m³, 521 ml/1000 m³). Los biovolúmenes de zooplancton mínimos fueron registrados durante 2016 y principio de 2017 (Fig. 8A). Sin embargo, las anomalías mostraron valores negativos durante la mayor parte del periodo de estudio 2014-2017, con excepción de algunos meses de anomalías positivas asociadas a los meses con biovolúmenes zooplanctónicos más elevados (Fig. 8B).

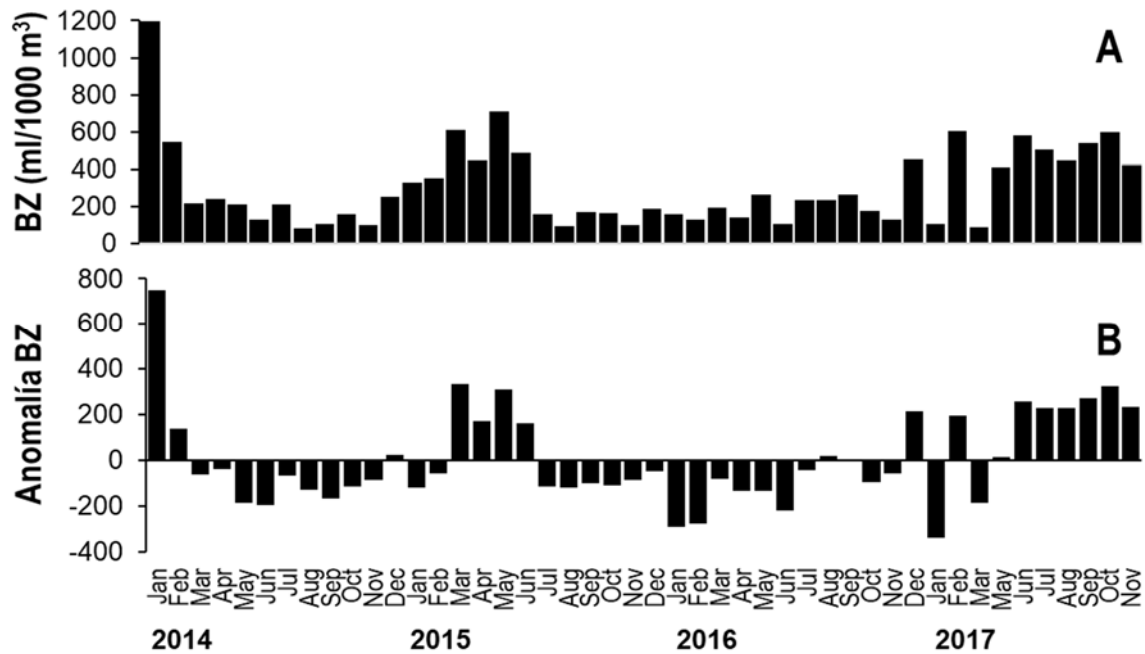


Figura 8. Biovolumen zooplanctónico mensual: (A) promedio mensual, (B) anomalía del promedio mensual en el Parque Nacional de Cabo Pulmo 2014-2017.

Composición de especies

Se recolectaron un total de 317 paralarvas de cefalópodos (calamares y pulpos) durante 2014-2017, pertenecientes a 6 familias, 5 géneros, 5 especies, 9 morfotipos y un complejo de dos especies *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Complejo SD) (Tabla I).

Abundancia

Solo se recolectaron paralarvas en el 33% (n = 51) de las 155 muestras de zooplancton colectadas durante la serie de tiempo 2014-2017. Los taxa más abundantes y frecuentes fueron *Argonauta nouryi*, *Argonauta argo*, Complejo SD, *Abraliopsis* sp. 1 y *Octopus hubbsorum* (Fig. 9).

Tabla I. Listado sistemático de las especies de cefalópodos identificadas con base en sus paralarvas, colectadas en el PNCP (2014-2017) y acrónimos utilizados en el estudio.

Taxa	Acrónimo
Phyllum Mollusca	
Clase Cephalopoda Cuvier, 1797	
Subclase Coleoidea Bather, 1888	
Superorden Decapodiformes Leach, 1817	
Orden Oegopsida d'Orbigny, 1845	
Familia Cranchiidae Prosch, 1847	
<i>Helicocranchia pfefferi</i> Massy, 1907	Hep
Familia Enoploteuthidae Pfeffer, 1900	
<i>Abraliopsis</i> sp. 1	Ab1
<i>Abraliopsis</i> sp. 2	Ab2
<i>Abraliopsis</i> spp.	Ab
Familia Ommastrephidae Steenstrup, 1857	
Complejo SD	CSD
Familia Onychoteuthidae Gray, 1847	
<i>Onychoteuthis</i> spp.	On
Superorden Octopodiformes Berthold y Engeser, 1987	
Orden Octopoda Leach, 1818	
Suborden Incirrata Grimpe, 1916	
Familia Argonautidae Tryon, 1879	
<i>Argonauta argo</i> Linnaeus, 1758	Ara
<i>Argonauta nouryi</i> Lorois, 1852	Arn
<i>Argonauta</i> sp. 7	Ar
<i>Argonauta</i> sp. 8	Ar
<i>Argonauta</i> sp. 9	Ar
Familia Octopodidae Orbigny, 1840	
<i>Octopus bimaculatus</i> Verrill, 1883	Ocb
<i>Octopus hubbsorum</i> Berry, 1953	Och
<i>Octopus</i> sp. 4	Oc
<i>Octopus</i> sp. 7	Oc
<i>Octopus</i> sp. 8	Oc

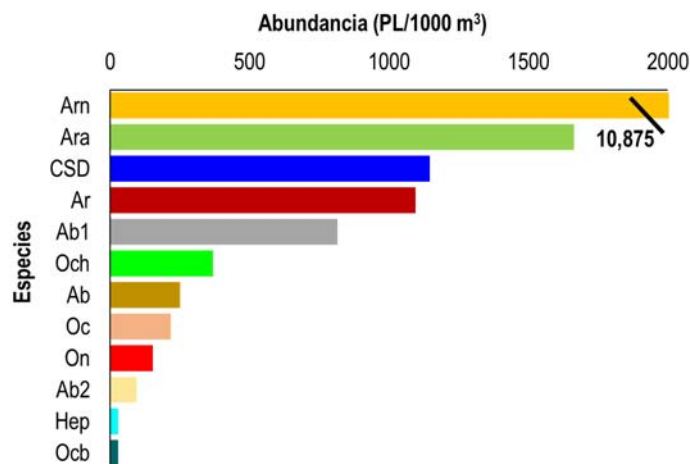


Figura 9. Abundancia total de paralarvas por taxón (PL/1000 m³) recolectadas en el PNCP durante 2014-2017. Los acrónimos de los taxa se presentan en la Tabla I.

La mayor riqueza (11 y 9 taxa) se registró durante 2014-2015 asociados a las anomalías positivas de TSM, mientras que solo 6 taxa fueron colectados en 2016-2017 (Fig. 10A-D). Las mayores abundancias interanuales se registraron durante 2015 y 2017 (Fig. 10B, 10D) registrándose una abundancia extraordinaria (9,224 PL/1000 m³) de *A. nouryi*.

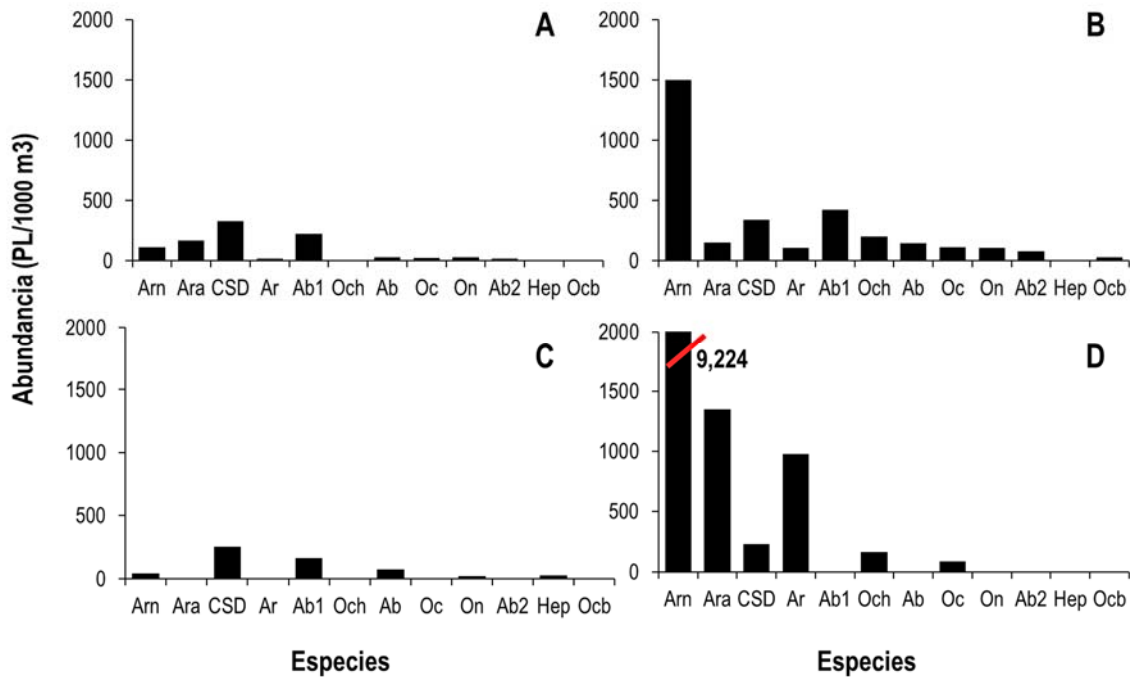


Figura 10. Composición anual de especies de cefalópodos en el PNCP en (A) 2014, (B) 2015, (C) 2016, (D) 2017. Los acrónimos de los taxa se presentan en la Tabla I.

Durante 2014-2015 se registraron cinco familias (Enoploteuthidae, Ommastrephidae, Onychoteuthidae, Argonautidae, Octopodidae) de las 6 familias identificadas en el presente estudio. Las paralarvas de la familia Cranchiidae solo se registraron durante 2016 mientras que las paralarvas de la familia Octopodidae estuvieron ausentes en este año. En cambio, en el 2017 no se colectaron paralarvas de las familias Enoploteuthidae y Onychoteuthidae.

La composición de especies mostró un patrón estacional durante los años 2014-2016: La mayor riqueza se presentó en las primaveras (11 de los 12 taxa identificados) y la menor en otoño (1-4 taxa) (Fig. 11). Este patrón no se observó en

2017 debido a que solo se registraron paralarvas en verano y otoño, aunque si fueron tomadas muestras de zooplancton el resto del año. En primavera del 2015 se registró la mayor riqueza a nivel de familia y taxón y en otoño la menor con la presencia de un solo taxón (Complejo SD) (Fig. 11).

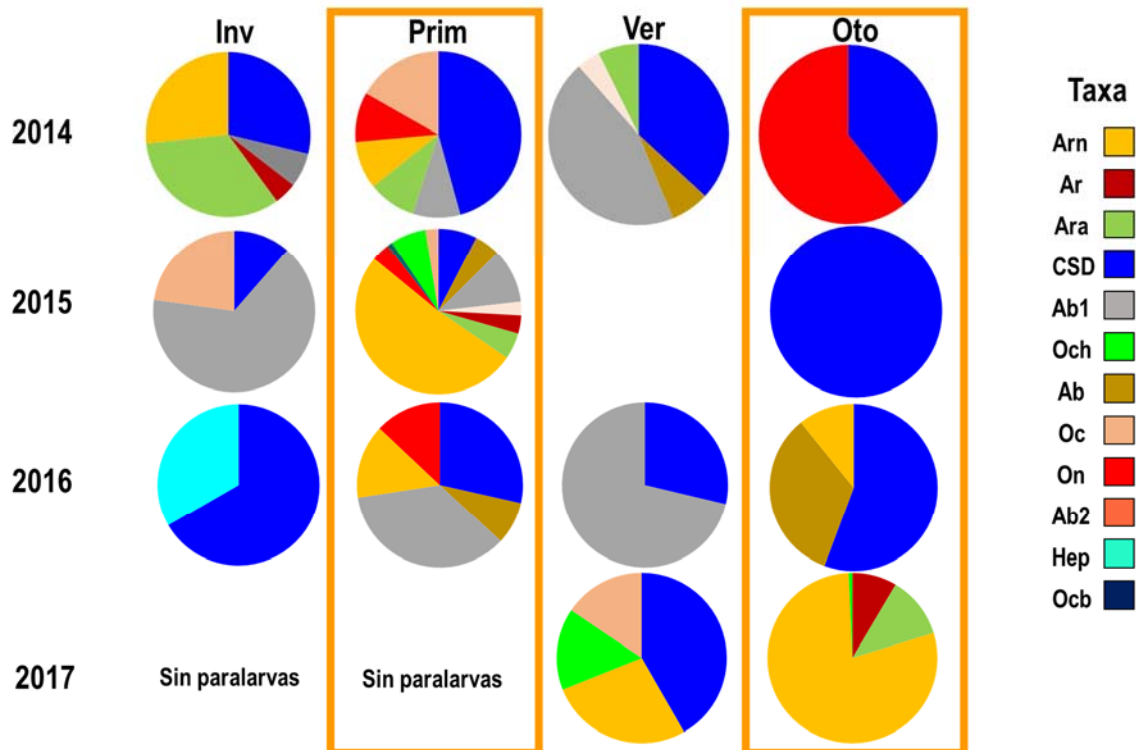


Figura 11. Composición estacional de la comunidad de paralarvas por taxón recolectadas en el PNCP durante 2014-2017. **Inv**=invierno, **Prim**=primavera, **Ver**=Verano, **Oto**=otoño. Los acrónimos de los taxa se presentan en la Tabla I.

Al menos un taxa del género *Argonauta* estuvo presente en los cuatro años de estudio durante invierno-primavera (2014-2016) y verano-otoño (2016-2017). Paralarvas de *Helicocranchia pfefferi* se registraron en invierno de 2016; *Octopus* en invierno-primavera (2014-2015) y verano-otoño (2017); Complejo SD se registró durante todo el periodo de estudio, pero no en otoño 2017. Las paralarvas del morfotipo *Abraliopsis* sp. 1 estuvieron también presente durante las temporadas primavera-verano (2014 y 2016) e invierno-primavera (2015). El morfotipo *Abraliopsis* sp. 2 solo estuvo presente en verano (2014) y primavera (2015) (Fig. 11).

La abundancia total de paralarvas no tuvo diferencias estadísticamente significativas entre los cuatro años (Kruskal-Wallis, $p= 0.76$), pero si existieron diferencias significativas en la abundancia total de paralarvas a escala estacional (Kruskal-Wallis, $p= 0.03$) (Fig. 12A, 12B). La abundancia extraordinaria registrada en otoño de 2017 no fue significativamente diferente.

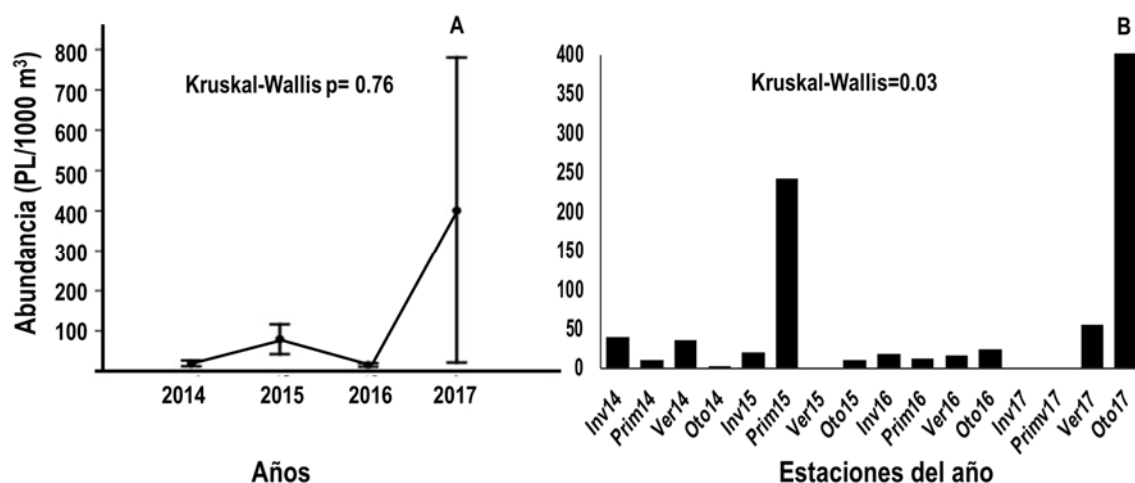


Figura 12. Abundancia de paralarvas: **(A)** años y **(B)** estacional en el PNCP durante 2014-2017. **Inv**=invierno, **Prim**=primavera, **Ver**=Verano, **Oto**=otoño.

Con excepción de las primaveras, el resto de las temporadas no presentaron diferencias significativas en la abundancia de paralarvas. Las mayores abundancias de paralarvas se registraron en primavera de 2015 (2,917 PL/1000 m³) y otoño de 2017 (11,479 PL/1000 m³) esta última producto de un desove reciente, pero no fueron significativamente diferentes una de otra. En cambio, las abundancias registradas en primavera de 2015 si fueron significativamente más altas que las primaveras de los otros tres años (2014, 2016, 2017) (Fig. 12B, Tabla II).

Tabla II. Valores de probabilidad ($p=0.05$) de la prueba a posteriori de Dunn. El sombreado rojo indica valores significativos. **Prim**= primavera; **14, 15, 16 y 17** =representan los años 2014-2017.

	Prim14	Prim15	Prim16
Prim14			
Prim15	0.0262		
Prim16	0.9617	0.02671	
Prim17	0.2722	0.00429	0.297

Estructura de la comunidad

Interanualmente, la mayor riqueza de especies ($S=11$), diversidad ($H'=1.809$ bits/ind) y equitatividad ($J'=0.7542$ bits/ind) se registró en 2015 con una baja dominancia ($D=0.2569$ bits/ind). En cambio, la riqueza más baja ($S=6$) la menor diversidad ($H'=0.9203$ bits/ind) y equitatividad ($J'=0.5137$ bits/ind) se relacionaron con una elevada dominancia del género *Argonauta* ($D=0.5442$ bits/ind) en 2017. (Fig. 13A).

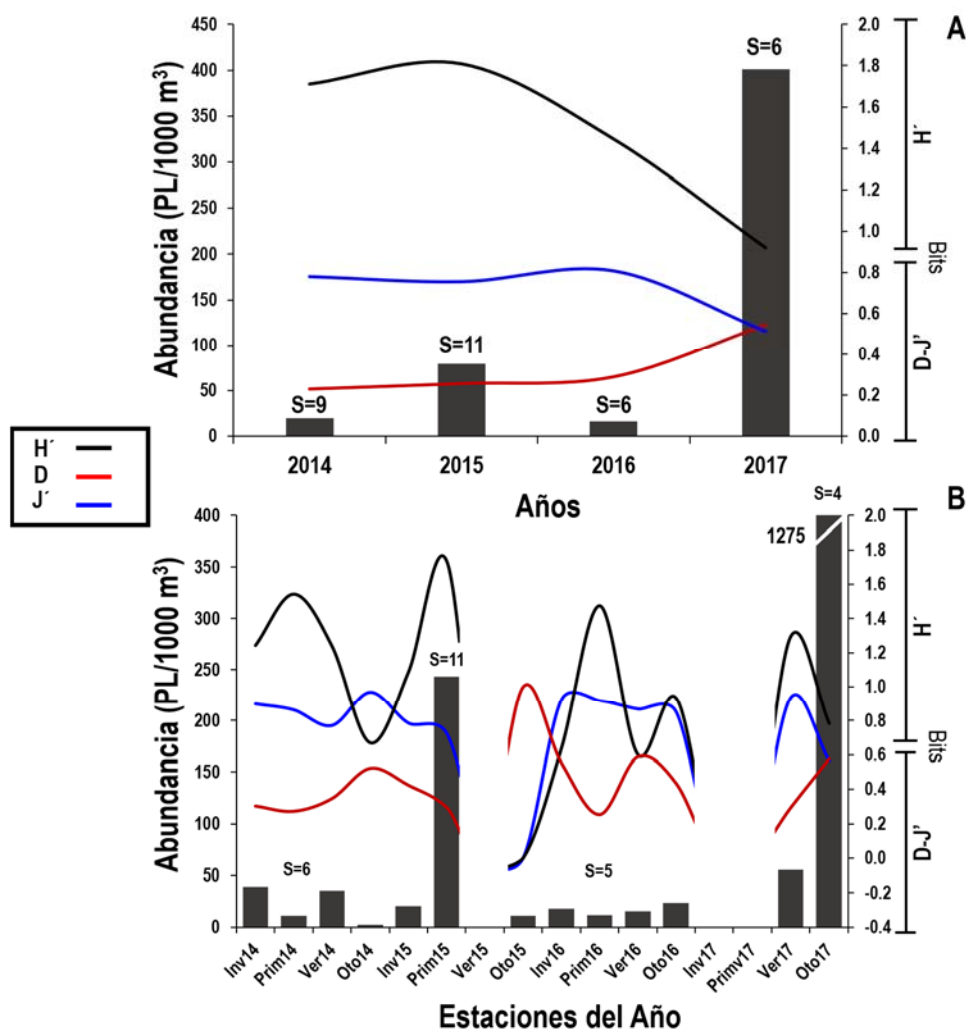


Figura 13. Estructura de la comunidad: (A) años y (B) estacional en el PNCP durante 2014-2017. **Inv**=invierno, **Prim**=primavera, **Ver**=Verano, **Oto**=otoño; **14, 15, 16** y **17** =representan los años 2014-2017. **S**=riqueza; **H'**=diversidad; **D**=dominancia; **J'**=equitatividad.

Independientemente del año, la diversidad en las primaveras de 2014 (1.543 bits/ind), 2015 (1.736 bits/ind) y 2016 (1.475 bits/ind) fue la más alta, relacionada con alta riqueza de especies ($S=6$, $S=11$, $S=5$), baja dominancia ($D=0.2729$, $D=0.2952$, $D=0.2541$) y abundancia equitativamente distribuida entre los taxa en esas mismas temporadas. Durante los otoños la diversidad fue la más baja registrada estacionalmente (Fig. 13B).

Afinidad biogeográfica y hábitat

Se identificaron paralarvas de seis afinidades biogeográficas diferentes de acuerdo con la clasificación más reciente para cefalópodos adultos de Nesis (2003) (Tabla III). Las paralarvas encontradas en el PNCP fueron predominantemente de afinidad tropical.

Tabla III. Afinidad biogeográfica de las paralarvas de cefalópodos identificadas en el PNCP durante 2014-2017 basada en la distribución de los adultos.

Taxa	Afinidad biogeográfica	Acrónimo
<i>Helicocranchia pfefferi</i>	Noreste-Pacífico (americano) boreal bajo	BbPNort
<i>Octopus</i> sp. 4	Boreal bajo subtropical	BbSub
<i>Octopus</i> sp. 7		
<i>Octopus</i> sp. 8		
<i>Argonauta argo</i> , <i>Abraliopsis</i> sp. 1	Pan-Tropical Pacífico este	PT
<i>Abraliopsis</i> sp. 2		
Complejo SD	Estrecho-tropical	ET
<i>Octopus bimaculatus</i>	Tropical-subtropical	TropSub
<i>Octopus hubbsorum</i>		
<i>Argonauta nouryi</i>	Ecuatorial Pacífico este	EPE
<i>Argonauta</i> sp. 7		
<i>Argonauta</i> sp. 8		
<i>Argonauta</i> sp. 9		
<i>Onychoteuthis</i> spp.		

Independientemente del año se observó un patrón estacional. Las primaveras registraron el mayor número de taxa de diferente afinidad biogeográfica y los otoños el menor (Fig. 14). Durante la primavera de 2015 se registraron paralarvas de cinco de las seis afinidades biogeográficas. En primavera de 2014 el

mayor porcentaje de paralarvas fue de afinidad Estrecho-tropical debido a las elevadas abundancias del Complejo SD (46%). En primavera de 2015 el mayor porcentaje de paralarvas de afinidad Ecuatorial Pacífico correspondió con la presencia de *Argonauta nouryi* (51%) y en 2016 los porcentajes de paralarvas por afinidad biogeográfica se distribuyeron equitativamente entre Ecuatorial Pacífico este (*Argonauta nouryi*, 14%; *Onychoteuthis* spp, 13%), Pan-Tropical Pacífico este (*Abraliopsis* sp. 1, 36%) y Estrecho-tropical (Complejo SD, 29%). Este patrón no pudo seguirse en 2017 donde solo se colectaron paralarvas en verano y otoño, aunque se realizaron muestreos en todas las temporadas del año. Las especies de afinidad templada representadas por los morfotipos *Octopus* sp. 4, *Octopus* sp. 7 y *Octopus* sp. 8 solo se registraron en la primavera de 2014 y 2015 y en invierno de 2016 cuando se registró a *Helicocranchia pfefferi* una especie que se distribuye en la costa occidental de la península.

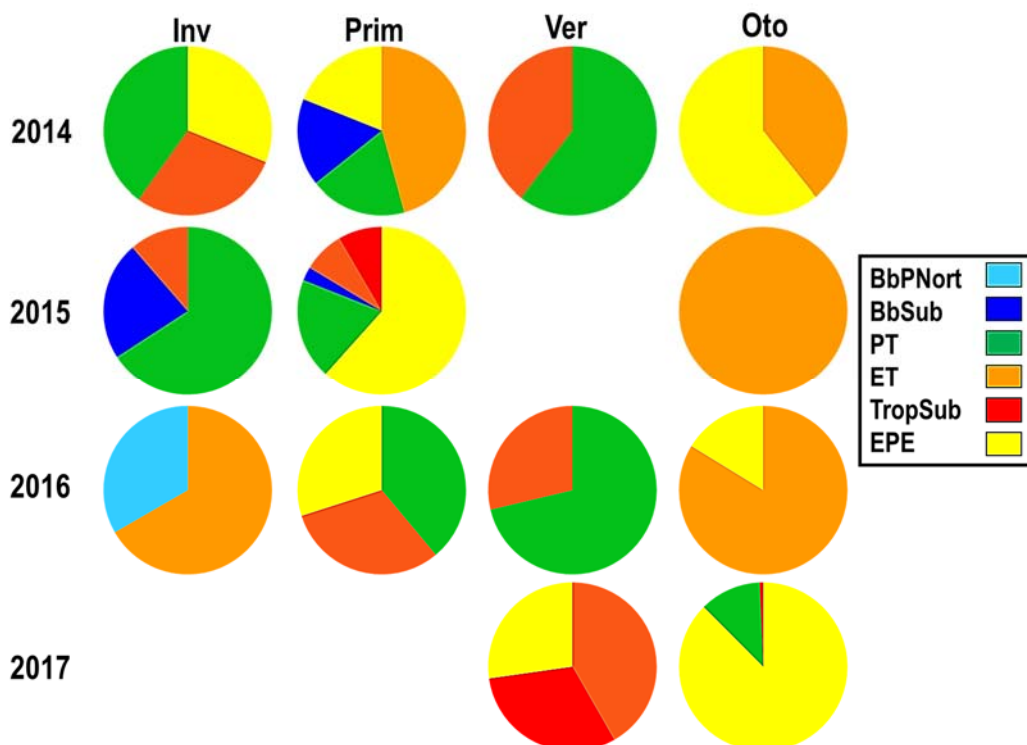


Figura 14. Afinidad biogeográfica por temporada en el PNCP durante 2014-2017. **Inv**=invierno, **Prim**=primavera, **Ver**=Verano, **Oto**=otoño. Los acrónimos de las afinidades biogeográficas se presentan en la Tabla III.

Aproximadamente un 70% de los taxa de paralarvas recolectadas en el PNCP fueron de hábitat oceánico, 26% nerito-océánicas y un 3% neríticas (Fig. 15, Tabla IV).

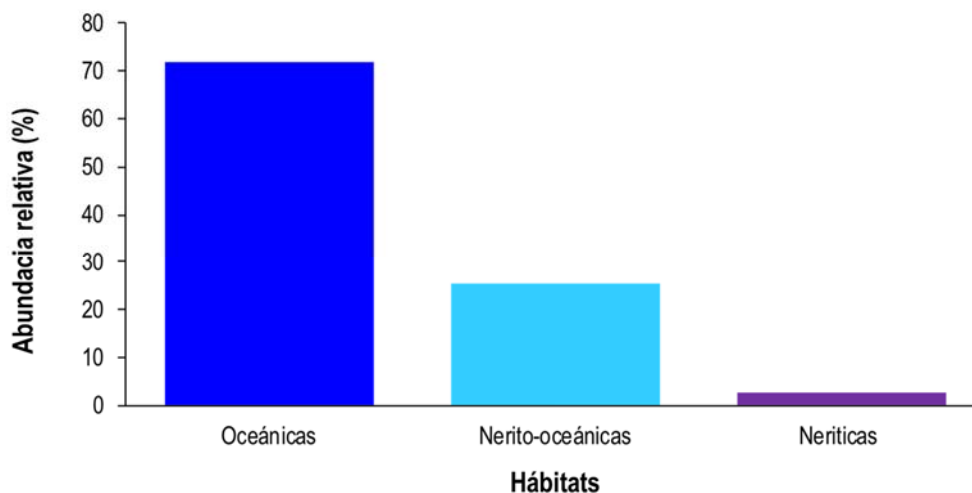


Figura 15. Abundancia relativa (%) de las paralarvas identificadas en el PNCP por hábitat.

Tabla IV. Clasificación por hábitat de las paralarvas registradas en el PNCP durante 2014-2017.

Océánicas	Nerito-océánicas	Neríticas
<i>Onychoteuthis</i> spp.	<i>Abraliopsis</i> sp. 1	<i>Octopus hubbsorum</i>
<i>Argonauta nouryi</i>	<i>Abraliopsis</i> sp.2	<i>Octopus bimaculatus</i>
<i>Helicocranchia pfefferi</i>	Complejo SD	
	<i>Argonauta argo</i>	

Estructura de tallas y temporadas de desove

De acuerdo con la literatura citada, cada especie presenta un intervalo de talla específico a la eclosión. Las tallas de las paralarvas colectadas en el PNCP en su mayoría fueron menores a las reportadas en la literatura, excepto para *Abraliopsis* sp.1, *Abraliopsis* sp.2 y *Onychoteuthis* spp. que fueron colectadas a tallas superiores (Tabla V).

Especies del género *Argonauta*, presentan las menores tallas a la eclosión (0.5 mm LM), mientras que *Helicocranchia pfefferi* eclosiona a una talla de 3-6 veces mayor que estas (Tabla V).

Tabla V. Tallas a la eclosión de las paralarvas de las especies de cefalópodos identificadas en el PNPC (2014-2017).

Taxa	Talla a la eclosión (mm)		Referencia
	Este estudio	Otros estudios	
<i>Argonauta argo</i>	0.5-2.5	0.6-0.8	(Kubota y Miyashita, 1975)
<i>Argonauta nouryi</i>	0.5-1.5	0.8-1.1	(Nesis, 1977)
Complejo SD	0.5-3.9	0.9-1.3	(Roper <i>et al.</i> , 2010)
<i>Abraliopsis</i> sp. 1	1.0-3.5	0.9-1.5	(Sweeney <i>et al.</i> , 1992)
<i>Abraliopsis</i> sp. 2	1.6-3.5	0.9-1.5	(Sweeney <i>et al.</i> , 1992)
<i>Onychoteuthis horstkottei</i>	1.6-3.9	1.5-2.0	(Bolstad, 2010)
<i>Octopus hubbsorum</i>	1.0-1.5	1.1-1.4	(Alejo-Plata y Herrera, 2014)
<i>Octopus bimaculatus</i>	2.0	2.5-4.0	(Ambrose, 1981)
<i>Helicocranchia pfefferi</i>	4.0	4.0	(Sweeney <i>et al.</i> , 1992)

Las paralarvas identificadas en el PNCP presentaron un intervalo de talla de 0.5-4.0 mm LM (Fig. 16A). Las paralarvas del Complejo SD y *Abraliopsis* sp. 1 presentaron el intervalo de talla más amplio (0.5-3.6 mm LM). Más de un 60% de las paralarvas de *Argonauta* presentaron las menores tallas de eclosión (0.5-0.9 mm LM). *Abraliopsis* sp. 2, *Onychoteuthis* spp. y los morfotipos del género *Octopus*, tuvieron tallas mayores (1.6-3.6 mm LM). Las paralarvas de mayor talla de eclosión fueron el pulpo *Octopus bimaculatus* (2.0 mm LM) y la especie de calamar *Helicocranchia pfefferi* (4.0 mm LM). Del total de las paralarvas encontradas el 93% presentaron tallas a la eclosión o cercanas a la eclosión, indicando eventos de desove reciente de los adultos (Fig. 16B).

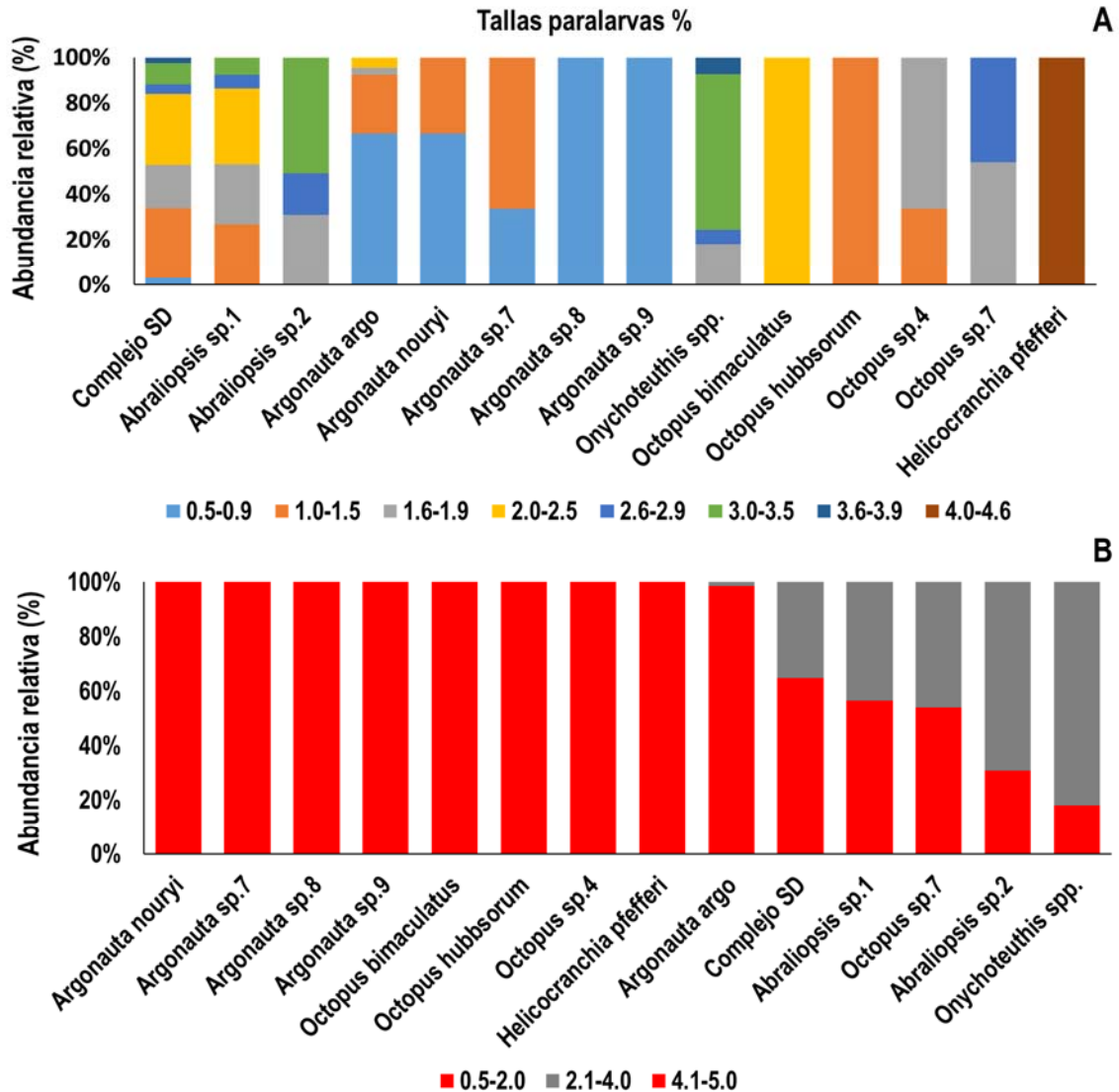


Figura 16. (A) Estructura de tallas de paralarvas por taxón colectadas en el PNCP durante 2014-2017, (B) abundancia relativa (%) de las paralarvas a talla de eclosión por taxón.

La abundancia de las paralarvas de talla a la eclosión de las especies más frecuentes y abundantes como el Complejo SD (743 PL/1000 m³), *Abraliopsis* sp. 1 (484 PL/1000 m³), *Argonauta argo* (1,639 PL/1000 m³), *Argonauta nouryi* (10,275 PL/1000 m³) y *Octopus hubbsorum* (369 PL/1000 m³) se utilizó para la detección de las temporadas de desove. Ninguno de estos taxa tuvo un patrón de desove temporal consistente (Fig. 17). El Complejo SD registró picos de desove en los veranos de 2014-2017, en invierno de 2014 y en otoño de 2015. Los pulpos *Argonauta argo*, *Argonauta nouryi* y *Octopus hubbsorum* desovaron en las mismas

temporadas: primavera 2015, verano y otoño 2017. A diferencia de los taxa anteriores *Abraliopsis* sp. 1 presentó picos de desove en verano 2014 y en las primaveras de 2015 y 2016.

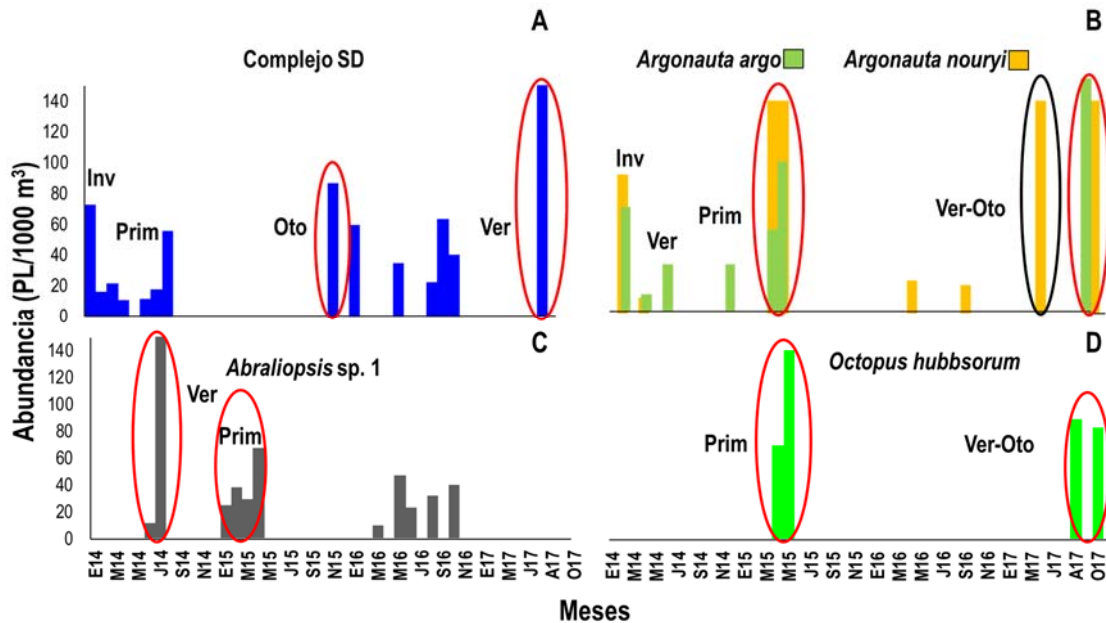


Figura 17. Periodo de desove-eclosión de (A) Complejo SD, (B) *Argonauta argo* y *Argonauta nouryi*, (C) *Abraliopsis* sp.1, (D) *Octopus hubbsorum*. **Inv**=invierno, **Prim**=primavera, **Ver**=Verano, **Oto**=otoño; 14, 15, 16 y 17 =representan los años 2014-2017.

Relación de la abundancia y el ambiente

Análisis de agrupamiento de dos vías

El análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de paralarvas colectadas en cada fecha de muestreo en el PNCP durante 2014-2017 con un corte al 26% de similitud mostró la formación de tres grupos: el grupo CSD-Ab compuesto por el Complejo SD y paralarvas del género *Abraliopsis* que fueron los taxa más frecuentes en este estudio recolectadas predominantemente en muestreos con +1.0° C de anomalía de TSM promedio (Fig.18, recuadro amarillo). El grupo ARG compuesto por todas las paralarvas del género *Argonauta* que registraron las mayores abundancias durante 2014–2017 y recolectadas en fechas con +1.5° C de anomalía de TSM promedio (Fig. 18, recuadro rojo). El Grupo HOO incluyó a las

paralarvas de especies raras por su baja abundancia y muestreos con la menor anomalía (+0.9° C) de TSM promedio (Fig. 18, recuadro azul).

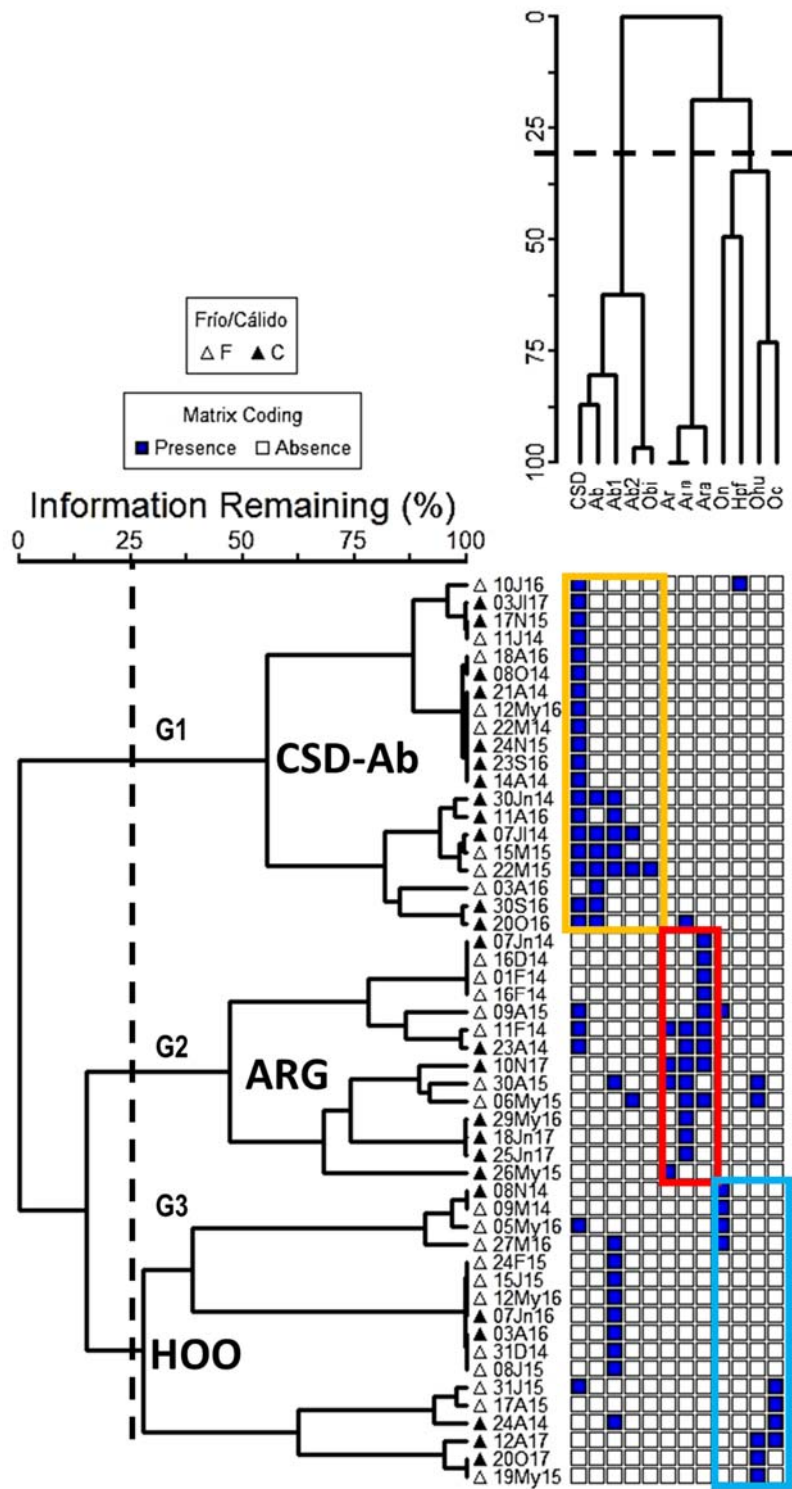


Figura 18. Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia semanal de paralarvas agrupada por especie y por muestreo en el PNCP durante 2014-2017.

Análisis canónico de correspondencia (ACC)

El ACC de la abundancia semanal de paralarvas y las variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM), concentración superficial de clorofila-a (Chl-a), dirección de la corriente (V) (datos satelitales), biovolumen de zooplancton (BZ), explicó el 80.6% de la varianza acumulada en la relación especies-ambiente en los dos primeros ejes (Tabla VI).

Tabla VI. Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a la abundancia de paralarvas y las variables ambientales registradas en el PNCP 2014-2017. Variables ambientales: TSM=temperatura superficial del mar; Chl-a=concentración superficial de clorofila-a; V=dirección de la corriente; BZ=biovolumen de zooplancton.

Ejes	1	2	3
Eigenvalores:	0.329	0.206	0.093
Correlación			
Especie-ambiente:	0.684	0.601	0.491
Varianza acumulada (%)			
Abundancia de especies	6.7	10.8	12.7
Relación especie-ambiente:	49.6	80.6	94.7
Variables ambientales			
TSM	-0.1471	-0.3352	-0.7657
Chla	-0.0164	0.0634	0.7905
V	-0.5320	0.7869	0.0406
BZ	-0.6867	-0.4362	0.4994

El BZ fue la variable ambiental con mayor correlación (-0.6867) con la abundancia de paralarvas a lo largo del gradiente ambiental del eje 1, mientras que V fue la variable con mayor correlación en el eje 2 (0.7869) en el PNCP durante 2014-2017 (Tabla VI).

El triplot resultante del ACC mostró la formación de tres grupos que coinciden con los observados en el análisis de agrupamiento de dos vías (Fig. 18, Fig. 19). El grupo de los *Argonauta* (ARG) se correlacionaron con las fechas de muestreo con altos valores de biovolumen de zooplancton (683-1354 ml/1000 m³), altas temperaturas (26-28° C) y con corrientes predominantemente hacia el norte. El grupo CSD-Ab se correlacionó con BZ bajos a intermedios (160-355 ml/1000 m³), temperaturas entre (21-29° C) y con corrientes predominantes hacia al sur. El grupo

HO se correlacionó con bajo BZ, las menores TSM y con corrientes con flujo neto hacia el norte. Este último grupo, mostró una variación con respecto al análisis de agrupamiento ya que los taxa del género *Octopus* se integraron al grupo CSD-Ab.

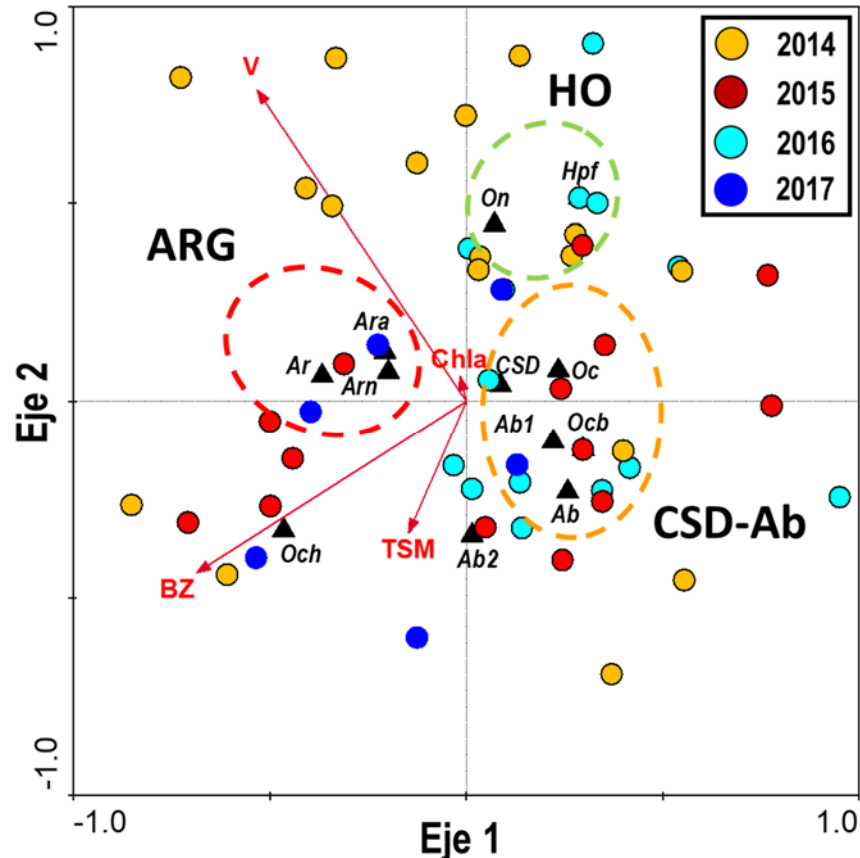


Figura 19. Triplot del ACC de abundancia-ambiente de paralarvas del PNCP durante 2014-2017. Grupos ARG=Argonauta; CSD-Ab=Complejo SD-género *Abraliopsis*; HO=especies raras. TSM=temperatura superficial del mar; Chl-a=concentración de clorofila-a; V=sentido de la corriente; BZ=biovolumen de zooplancton.

Grupos del zooplancton

Los grupos del zooplancton identificados presentaron una tendencia similar a la observada en las paralarvas durante 2014-2017 con un patrón de variación bi-anual en la composición de especies. Durante los años cálidos 2014-2015 dominaron los copépodos mientras que en 2016-2017 aunque los copépodos siguieron siendo predominantes la abundancia relativa de quetognatos, larvas y huevos de peces se incrementó (Fig. 20).

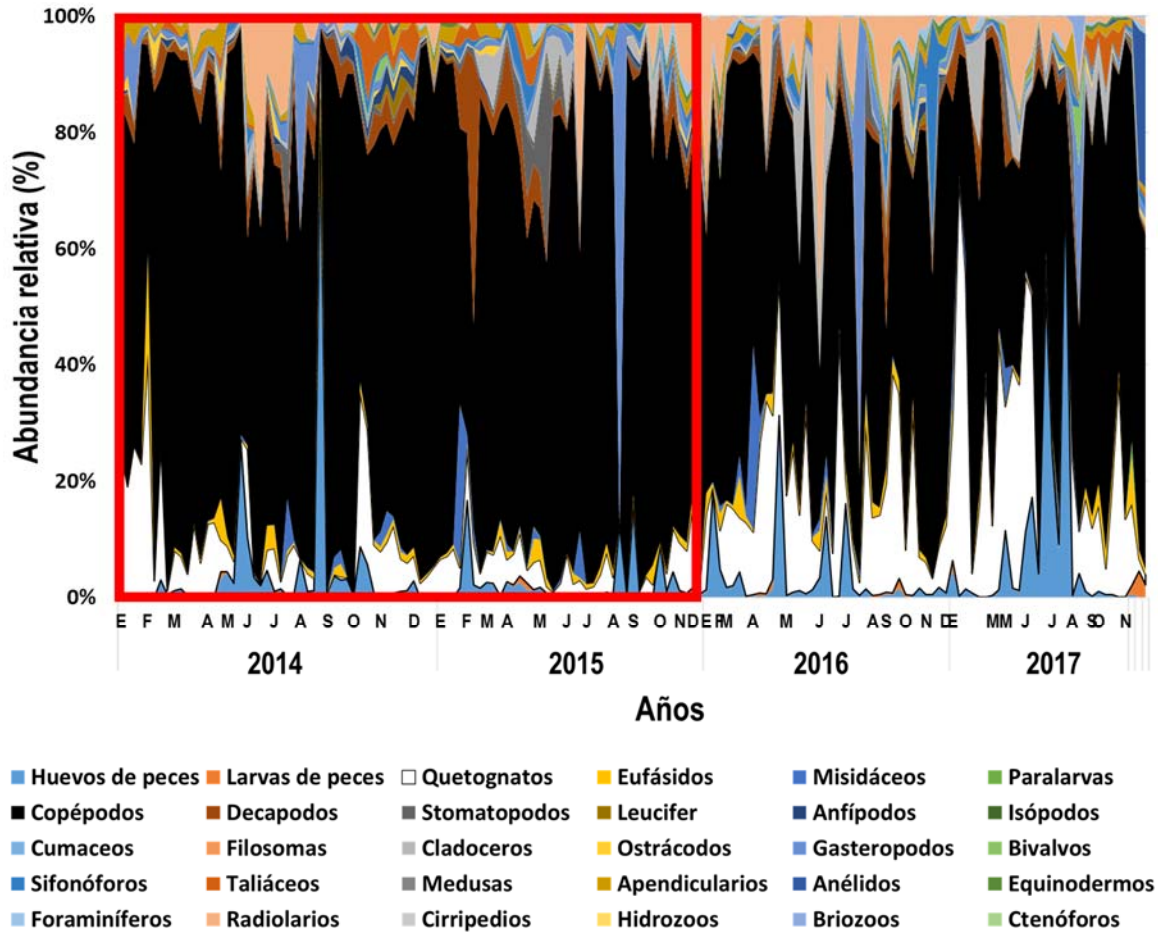


Figura 20. Abundancia relativa de los grupos del zooplancton identificados en el PNCP durante 2014-2017. Recuadro= comunidad zooplanctónica 2014-2015 vs 2016-2017.

El segundo ACC de la abundancia de paralarvas y los 30 grupos del zooplancton explicó el 80.6% de la varianza acumulada en la relación especies-grupos del zooplancton en los dos primeros ejes. Las medusas presentaron la mayor correlación en los ejes 1 (0.5) y 2 (0.4) (Tabla VII). En este análisis los grupos ARG, CSD-Ab, HO se relacionaron con los grupos del zooplancton dominantes, medianamente abundantes y frecuentes, y raros respectivamente (Fig. 21, Fig. 22, Tabla VIII).

Tabla VII. Resumen del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a la abundancia de paralarvas y los grupos del zooplancton registrados en el PNCP 2014-2017.

Ejes	1	2	3
Eigenvalores:	0.622	0.508	0.490
Correlación			
Especie-ambiente:	0.914	0.898	0.879
Varianza acumulada (%)			
Abundancia de especies	12.8	23.2	33.2
Relación especie-ambiente:	19.8	35.9	51.5
Variables ambientales			
Fish	0.0128	-0.0655	-0.1093
Chae	-0.0092	-0.1608	0.0515
Eup	0.1993	-0.2171	0.0176
Mys	0.1772	0.0920	-0.1266
Cop	0.0730	-0.0262	-0.1809
Dec	0.2577	-0.0129	-0.0358
Sto	0.4697	-0.0123	0.0138
Amp	0.0004	0.0438	-0.2974
Iso	0.1132	0.1082	-0.1766
Cum	-0.1484	0.1335	0.4531
Phy	0.3344	-0.0197	-0.0103
Clad	0.1026	0.1594	-0.3009
Ost	-0.0493	-0.0685	-0.1985
Gas	0.0354	0.0637	-0.0741
Biv	-0.0546	0.2134	-0.1941
Sip	0.1334	0.0113	0.2945
Tha	0.2767	0.0281	-0.0199
Jell	0.4740	0.4012	0.0200
App	-0.1102	0.0223	-0.1700
Ann	0.4614	-0.0458	-0.0771
Ech	-0.2255	0.1308	-0.4054
Fora	0.3337	0.0838	-0.2313
Rad	-0.2887	0.0471	-0.3446
Cirri	0.3739	0.0292	-0.0435
Hid	0.3737	-0.0244	-0.1096
Bri	0.4257	0.3674	0.0015
Cte	0.3441	0.3972	0.0658

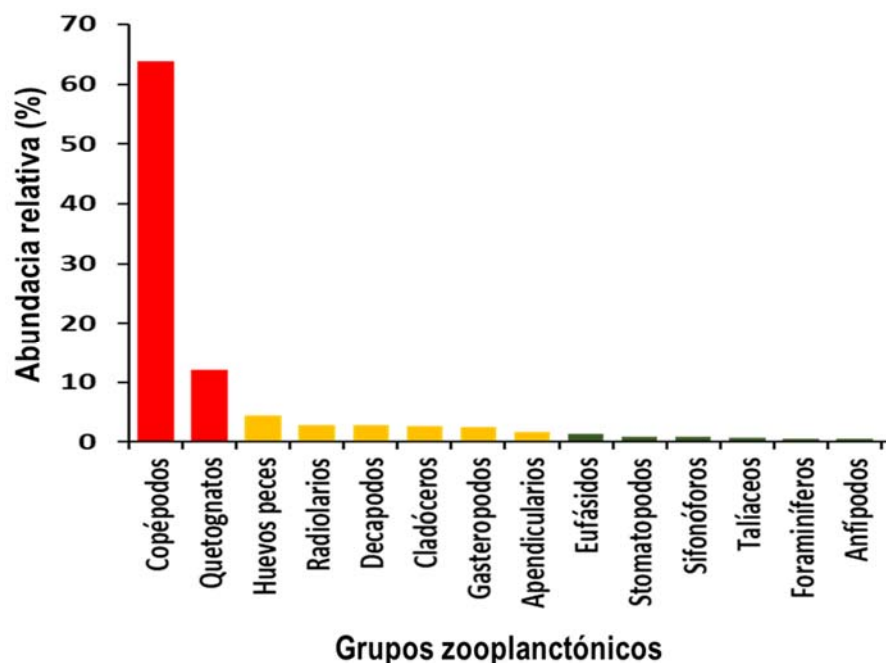


Figura 21. Grupos taxonómicos del zooplancton del PNCP durante 2014-2017 (16 grupos de zooplancton no son mostrados debido a su baja abundancia y frecuencia de aparición). Rojo=dominantes, Amarillo=medianamente abundantes y frecuentes, Verde=raras.

Tabla VIII. Grupos taxonómicos del zooplancton colectados en el PNCP (2014-2017) y acrónimos utilizados en este estudio.

Grupo	Acrónimo	Grupo	Acrónimo
Larvas de peces	Lpec	Bivalvos	Biv
Quetognatos	Chae	Sifonóforos	Sip
Eufásidos	Euf	Taliáceos	Tha
Misidáceos	Mys	Medusas	Med
Copépodos	Cop	Apendiculararios	App
Decapodos	Dec	Anélidos	Ann
Stomatopodos	Sto	Equinodermos	Ech
Anfípodos	Amp	Foraminíferos	Fora
Isópodos	Iso	Radiolarios	Rad
Cumaceos	Cum	Cirripedios	Cirri
Filosomas	Phy	Hidrozoos	Hid
Cladoceros	Clad	Briozoos	Bri
Ostrácodos	Ost	Ctenóforos	Cte
Gasteropodos	Gas		

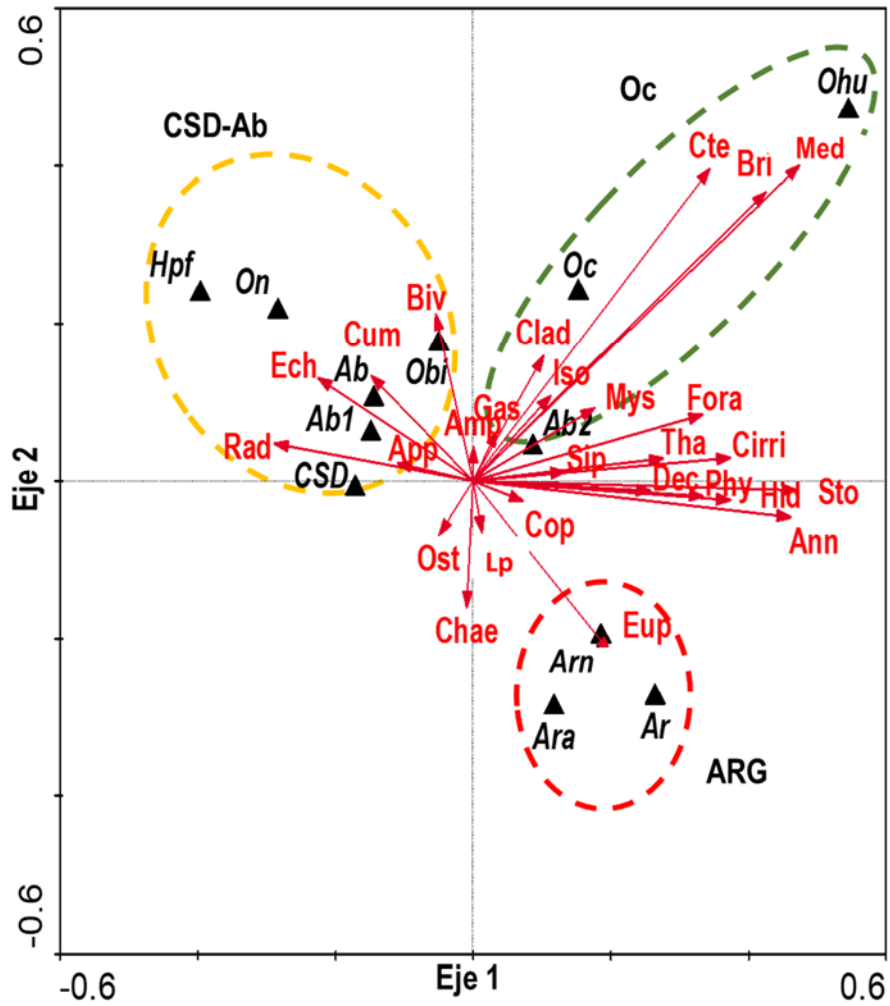


Figura 22. Triplot del ACC de abundancia-grupos del zooplancton del PNCP durante 2014-2017. Grupos ARG=Argonauta; CSD-Ab=Complejo SD-género *Abraliopsis*; Oc=especies raras. Acrónimos de los grupos del zooplancton en Tabla VIII.

DISCUSIÓN

Comunidad de paralarvas en función de la climatología

Esta investigación constituye la primera aproximación al análisis de la comunidad de paralarvas de cefalópodos y del ambiente utilizando muestreos semanales de zooplancton a lo largo de cuatro años. Con este muestreo de alta resolución temporal se esperaba detectar patrones de variación a escala semanal y mensual en la comunidad de PL y en el ambiente. Sin embargo, solo se observaron señales estacionales e interanuales reflejadas en cambios de la estructura de la comunidad de paralarvas y el resto de la comunidad de zooplancton.

El Parque Nacional de Cabo Pulmo (PNCP) se encuentra dentro de una región de alta complejidad biogeográfica y oceanográfica. Esta región funciona como un ecotono por su posición limítrofe entre cuatro masas de agua de diferente origen (AGC, AST, ASsSt, y ACC), con complejos faunísticos asociados a cada una de ellas y al patrón de circulación oceánica (Ruelas & Trasviña, 2017; Portela *et al.*, 2016; García-Guillén, 2018).

La climatología de las variables ambientales analizadas en el PNCP durante el período 2002-2018 mostró anomalías predominantemente positivas de TSM (+1.5°C) y anomalías negativas de las concentraciones de clorofila-a superficial (-0.2 a -0.6 mg/m³) durante 2014-2017 (Carrillo-Aguilar, 2018). Las anomalías positivas de TSM estuvieron relacionadas con una onda de calor regional registrada durante el 2014 frente a la Península de Baja California Sur (Durazo *et al.*, 2017) y a “El Niño 2015-2016” (Robinson, 2016; Cavole *et al.*, 2016; Sánchez-Velasco *et al.*, 2017). Durante el período de estudio, el Índice Multivariado del ENSO (MEI) mostró valores positivos máximos (>2.2) durante invierno de 2015-2016 (Robinson, 2016). Las anomalías positivas de TSM (+1.5°C) y negativas de Chl-a (-0.6 mg/m³) persistieron hasta inicio del 2016 oscilando posteriormente en la boca del Golfo y en la parte sur de la Península de Baja California debido posiblemente a la transición hacia condiciones frías de La Niña (Carrillo-Aguilar, 2018). La consecuencia de estos fenómenos en el PNCP fue un enmascaramiento de los patrones “normales” de TSM y Chl-a (Carrillo-Aguilar, 2018) que no permitió relacionarlas a patrones

semanales ni mensuales de cambio en la comunidad de PL. Sin embargo, sí se observaron cambios estacionales en la comunidad de paralarvas asociados a condiciones cálidas y frías. Los patrones de corrientes forzados principalmente por la hidrodinámica oceánica regional no tuvieron este enmascaramiento, pudiéndose observar un patrón estacional bien definido en estas variables que se reflejó en la dominancia de especies de afinidad tropical-subtropical.

Todo lo anterior se reflejó en la estructura de la comunidad de paralarvas colectadas en este estudio, misma que fue comparada con los registros de estaciones costeras más cercanas al PNCP, tanto del Golfo de California como de la Costa suroccidental de la Península de Baja California. El promedio de paralarvas colectadas en el PNCP (1,395 PL/1000 m³) fue mayor comparado con el promedio obtenido en el Golfo de California (315 PL/1000 m³) y la Costa suroccidental (50 PL/1000 m³) (De Silva-Dávila *et al.*, 2015; García-Guillén *et al.*, 2018). El tipo de red utilizado puede estar influenciando las abundancias contrastantes ya que en el PNCP se utilizó una red cónica con luz de malla de 335 µm lo que pudo haber posibilitado una mayor captura de PL a tallas menores en comparación a las redes cónicas superficiales y con luz de malla de 505 µm usadas en los antecedentes mencionados.

Las familias representativas reconocidas con base en la abundancia de sus paralarvas a lo largo del Pacífico mexicano son: Ommastrephidae, Pyroteuthidae, Argonautidae, Enoploteuthidae y Loliginidae. Estas familias presentan diferencias significativas entre regiones localizadas desde la costa occidental de la Península de Baja California hasta el Golfo de Tehuantepec (De Silva Dávila *et al.*, 2018). Esta caracterización estuvo basada en colectas con arrastres oblicuos y superficiales utilizando cuatro tipos de redes diferentes, por lo que una comparación directa con los resultados obtenidos en el PNCP no es posible. Durante 2014-2017 las familias mejor representadas en los arrastres superficiales en el PNCP (Argonautidae 82%, Ommastrephidae 7% y Enoploteuthidae 7%) fueron significativamente diferentes a las registradas en el Golfo de California (Ommastrephidae 94%, Enoploteuthidae 3% y Pyroteuthidae 3%), y en la Costa suroccidental (Ommastrephidae 50%, Enoploteuthidae 10%, Argonautidae 3%) caracterizadas también a partir de colectas

superficiales (De Silva-Dávila *et al.*, 2018). La mayor abundancia (promedio y relativa) de paralarvas en el PNCP de la Familia Argonautidae, sugiere un evento reproductivo de *Argonauta nouryi* cercano a la costa, semejante al registrado en la región sur del Golfo de California durante mayo del 2005 (De Silva-Dávila, 2013). *Argonauta boettgeri* previamente reportada en el golfo, posiblemente es *A. nouryi* ya que la identificación morfológica de este taxón en el PNCP se basó en las paralarvas identificadas por primera vez por De Silva-Dávila (2013) en el Golfo de California. El análisis genético de las paralarvas recolectadas en el PNCP confirmó que son *A. nouryi*.

De los doce taxa identificados en el PNCP, ocho fueron coincidentes con los encontrados en estaciones de muestreo costeras del Golfo de California y la Costa Occidental de la Península de Baja California a partir de arrastres superficiales (De Silva-Dávila *et al.*, 2015; García-Guillén *et al.*, 2018). Sin embargo, en los tres casos, el número de taxa identificados a nivel especie, fue significativamente menor en comparación con muestreos oblicuos en las mismas regiones y temporadas (García-Guillén *et al.*, 2018). Lo anterior apoya las observaciones de De Silva-Dávila *et al.* (2015) y García-Guillén *et al.* (2018) de que las redes superficiales colectan menos especies y menor abundancia, aunque comparativamente pueden colectar más paralarvas de las especies con desoves en los primeros 50 m de la columna de agua.

La estructura de la comunidad de paralarvas en el PNCP (2014-2017) respondió a la hidrodinámica estacional de las masas de agua y a la persistencia de agua cálida (AST) por efecto de dos eventos anómalamente cálidos: la onda de calor regional 2014 (Oliver *et al.*, 2018) y El Niño 2015-2016. Estos procesos promovieron un cambio significativo en los índices comunitarios y en la dominancia de especies cuyas afinidades biogeográficas se relacionaron con el calentamiento anómalo, semejante a lo ocurrido a la comunidad de paralarvas sujetas al efecto de El Niño 1997-1998, registrado en la costa occidental de la Península de Baja California (Durazo & Baumgartner, 2002, Granados-Amores *et al.* 2010). Además de las anomalías de temperatura, los efectos de “El Niño” incluyen un aumento en la salinidad, profundización de la termoclina y nutriclina (Durazo & Baumgartner

2002, Zaba & Rudnick 2016), disminución en la concentración de clorofila-a (Espinosa-Carreón *et al.* 2004) y cambios en la estructura de las comunidades del zooplancton marino (Cavole *et al.*, 2016). Lo anterior también ha sido relacionado con el debilitamiento de los vientos a lo largo de la costa que favorece la advección de aguas tropicales y subtropicales desde la región sur de la península debido a la presencia de un flujo costero hacia el polo (Durazo, 2009).

Las condiciones anómalamente cálidas durante los años 2014 y 2015 promovieron una alta riqueza ($S=9$, $S=11$ respectivamente) y una diversidad muy similar ($H'=1.7$, $H'=1.8$ respectivamente) en el PNCP. Sin embargo, siete de los nueve taxa registrados en 2014 incrementaron su abundancia al menos al doble durante 2015 asociado a la llegada estacional y permanencia de las masas de agua cálida (ATS, ASSt y ASsSt) a la región del PNCP (Avendaño-Ibarra *et al.*, 2010; Ahern *et al.*, 2018). *Abraliopsis* sp. 2 y *Octopus bimaculatus* presentes solo en estos años cálidos con bajas abundancias, determinaron el incremento de la riqueza. Aunque solo estos dos taxa diferencian la estructura de la comunidad en el PNCP, en otros grupos del zooplancton durante eventos El Niño anteriores registraron el ingreso de especies tropicales raras o poco comunes, así como el incremento de su abundancia (Palomares & Gómez, 1996; Hernández-Trujillo, 1999; Lavaniegos & González-Navarro, 1999; López-Ibarra & Palomares-García, 2006).

El avance al norte de las masas de agua se infirió con base en el patrón de corrientes superficiales obtenidas por imágenes satelitales donde se observó la persistencia de corrientes con dirección al norte desde 2014 hasta inicios de 2016 asociado a vientos débiles. Los vientos débiles se asocian a los efectos de un calentamiento similar a lo descrito por Robinson (2016) en la zona central de la costa oeste de la Península de Baja California Sur. En el PNCP posiblemente los dos eventos ocurridos en 2014 (onda de calor regional) y El Niño (2015-2016) influenciaron la presencia de vientos ligeramente más débiles durante 2014-2015 (2.9-3.1 m/s) en comparación con 2016-2017 donde se registraron intensidades máximas de hasta 11.5 m/s. Esto coincide con lo planteado por Carrillo-Aguilar (2018) en el PNCP de que en condiciones normales se esperarían vientos con mayor intensidad cerca de la superficie del agua. Por otro lado, Trasviña *et al.* (2012)

en condiciones normales entre junio y septiembre describen vientos con dirección dominante del sureste con intensidades entre 4 y 10 m/s, y que en pocas ocasiones alcanzan 12 m/s. A partir de octubre ellos observan un cambio de la dirección dominante del viento con intensidades bajas menores a 10 m/s y a partir de noviembre dominan los vientos del noroeste registrando con mayor frecuencia velocidades de 10 m/s y es más común que se registren 12 m/s. En el presente estudio el patrón estacional de dirección de los vientos se comporta como lo describen estos autores, sin embargo, las intensidades registradas durante los inviernos del periodo de estudio (2014-2017) son comparativamente menores (4.5-8m/s) aunque si se registra con mayor frecuencia velocidades máximas (10-11.5 m/s).

La disminución de la riqueza y la diversidad a un 54% (seis taxa) durante 2016 y un 50% durante 2017, en comparación con 2014-2015 y la aparición de *Helicocranchia pfefferi* de la familia Cranchiidae de afinidad templada evidenció la transición de El Niño a condiciones neutras a partir de marzo de 2016 (Durazo *et al.*, 2017). Esto coincide con la ausencia de anomalías positivas (<1.0°C) y negativas (<-1.0°C) de TSM de marzo de 2016 a diciembre de 2017 en el PNCP. Palarvas de la familia Cranchiidae han sido registradas en la costa occidental y suroccidental de la península asociadas al avance hacia el sur de la masa de Agua Subártica (Granados-Amores *et al.*, 2010, García-Guillén *et al.*, 2018). La estructura comunitaria de las paralarvas en la costa occidental durante la Niña 1999-2001, se modificó de especies tropicales y cosmopolitas registradas previamente durante la fase cálida, a especies de afinidad subártica en la fase fría (Granados-Amores *et al.*, 2010). La comunidad de paralarvas del PNCP dentro del Golfo de California durante 2014-2017 también respondió a las señales de calentamiento y a la transición del sistema a condiciones neutras evidenciadas en un rápido decaimiento de las anomalías positivas de la TSM a partir de la primavera de 2016, a pesar de localizarse en una latitud más baja comparativamente.

En contraste con los índices anteriores (abundancia, S, y H'), el incremento de la dominancia de 2014 hasta 2017 estuvo dada por la abundancia del Complejo *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Complejo SD) y las paralarvas de

Argonauta nouryi. El complejo SD es el taxón más abundante y frecuente en las colectas del sur del Golfo de California tanto a partir de arrastres oblicuos como superficiales (De Silva-Dávila *et al.*, 2015). El PNCP se encuentra situado en la región sur del Golfo de California donde se han registrados centros de eclosión de estos taxa de acuerdo con la caracterización del ambiente de desove de calamares de importancia comercial establecida por De Silva-Dávila (2013) y Molina-Arenas (2018). Por otro lado, *Argonauta nouryi* mostró abundancias altas en 2015 y extraordinarias en 2017 producto de eventos reproductivos de esta especie en la región, similar a lo registrado previamente en el golfo (De Silva Dávila, 2013), modificando los índices comunitarios.

Estacionalmente, los mayores cambios en la estructura de la comunidad de paralarvas del PNCP se evidenciaron en las diferencias entre las primaveras y los otoños durante la serie analizada. Los taxa de las familias Argonautidae, Enoplotheutidae y Octopodidae en el PNCP predominaron con mayor riqueza en primavera, mientras que los de las familias Ommastrephidae, Argonautidae y Onychoteuthidae predominaron, pero con menor riqueza en los otoños y fueron semejantes a la comunidad de paralarvas presente en AGC. En el Golfo de California (2004–2007), se encontraron dos asociaciones de paralarvas que cambiaron su distribución acopladas al flujo estacional de las masas de agua (De Silva Dávila *et al.*, 2015). Durante el invierno predominaron especies del golfo asociadas a la masa de AGC, mientras que en primavera y verano aumentó la riqueza por la intrusión de paralarvas de afinidad tropical asociadas a la entrada de ATS al golfo. Durante el otoño, con la inversión del flujo de las corrientes hacia el sur y la retracción de las aguas tropicales se restablece la distribución de las especies del golfo. Por otra parte, en ambas temporadas los morfotipos *Abraliopsis* sp. 1 y *Abraliopsis* sp. 2 probablemente (*A. affinis* y/o *A. falco*) registradas en el PNCP durante 2014-2017 se han registrado frecuentemente tanto en AGC como en ATS en el Golfo de California. En comparación, las comunidades de paralarvas registradas en arrastres superficiales frente a la costa suroccidental de la Península de Baja California fueron predominantemente de afinidad tropical, pero durante primavera tuvieron menor riqueza (S=5) relacionada con una mayor influencia de

ASA. Esta riqueza aumentó en otoño (S=8) con la predominancia de ATS y AStS y la llegada de un mayor número de especies tropicales.

El cambio estacional en la estructura de la comunidad de paralarvas en el PNCP fue consistente con el patrón estacional de entrada y salida de agua por la costa oriental del golfo (Castro *et al.*, 2000; 2017; Collins *et al.*, 2015), con las masas de agua registradas en la entrada al golfo (Durazo, 2015; Portela *et al.*, 2016) y con la influencia de la corriente costera mexicana (Lavín *et al.*, 2006, Portela *et al.*, 2016).

La región sur del Golfo de California se ha considerado un ambiente oligotrófico en comparación con el resto del golfo. La serie de tiempo de Chl-a del PNCP muestra anomalías negativas predominantes durante 2014-2017 que lo corrobora. La presencia de un cañón submarino cercano a la estación de muestreo y el efecto de la cercanía a la costa es posible que influyan en la presencia de paralarvas de hábitat oceánico en talla de eclosión en el PNCP.

La composición estacional de especies en los inviernos de 2014-2016 mostró la presencia de taxa de afinidad Boreal bajo subtropical como *Octopus* sp. 4, *Octopus* sp. 7, posiblemente *Octopus rubescens* y *Octopus veligero*. García-Guillén *et al.* (2018) encontraron estas especies en la costa suroccidental de BCS en primavera asociadas al avance de ASA. La presencia de la única especie de afinidad Noreste-Pacífico (americano) boreal bajo (*Helicocranchia pfefferi*) registrada durante la temporada de invierno de 2016 en el PNCP pudo haber llegado al área de estudio debido al transporte pasivo o la deriva de las paralarvas asociada a una influencia débil de agua transicional comúnmente llamada agua modificada de la Corriente de California durante esta temporada (Portela *et al.*, 2016). Según Ruelas y Trasviña (2007) el agua de la Corriente de California en esta región a menudo se encuentra a 50 m, por debajo del Agua Tropical Superficial. Torres-Hernández (2017) a partir de la hidrografía y las corrientes observadas detecta la presencia de aguas frías de la Corriente de California en invierno-primavera en la región apoyando lo anterior. En 2017 no se colectaron paralarvas en invierno-primavera, pero si se observó una alta dominancia de pulpos bentónicos (*Octopus hubbsorum*, *Octopus* spp.) y pulpos pelágicos (*Argonauta nouryi*, *Argonauta argo*,

Argonauta spp.) durante verano-otoño cuando las TSM fueron menores y el biovolumen de zooplancton mayores que en 2014-2015. Estas condiciones favorecieron la presencia de especies neríticas y nerito-oceánicas.

La hipótesis de que el PNCP presentaría una comunidad de paralarvas dominada por especies de afinidad tropical-costera todo el año se cumplió parcialmente. Debido a la localización geográfica del PNCP la afinidad biogeográfica de las paralarvas si fue predominantemente tropical-subtropical, similar a la afinidad de las comunidades de paralarvas costeras superficiales del Golfo de California y costa Occidental de la península. Esta predominancia de especies de afinidad tropical-subtropical fue favorecida por efecto de la expansión temporal del ambiente cálido debido a la llegada y permanencia en la región, de tres masas de agua cálida: la Superficial Tropical, la Superficial Subtropical y la Subsuperficial Ecuatorial (100–225 m) (Avendaño-Ibarra *et al.* 2010; Portela *et al.*, 2016) asociadas al calentamiento anómalo 2014-2015. La confluencia de estas masas de agua confiere una amplia variabilidad reflejada en las respuestas individuales de las especies a la estacionalidad del medio (Moreno *et al.*, 2009). En cuanto al hábitat, la hipótesis no se cumplió completamente. La comunidad de hábitat oceánico registrada en el PNCP (tres taxa) y la considerada nerito-oceánica (cuatro taxa) que predominaron sobre las especies neríticas (dos taxa) es producto de la estrecha plataforma continental del PNCP que permite un intercambio dinámico costa-océano. La diversidad de especies de calamares en el PNCP refleja la variedad de hábitats donde se distribuyen exitosamente y la biología propia de las especies. Por ejemplo, los ommatréfidos se distribuyen sobre la plataforma continental, los cránquidos son débiles nadadores con flotabilidad neutral que ocupan ecológicamente nichos parecidos a los cnidarios y sifonóforos (Alejo-Plata *et al.* (2013), mientras que las paralarvas de pulpos (*Octopus hubbsorum* y *Octopus bimaculatus*) reflejan la actividad reproductiva de los adultos bentónicos durante el año más frío y productivo de la serie analizada.

Las paralarvas del Complejo SD (*Sthenoteuthis oualaniensis*-*Dosidicus gigas*) estuvieron presentes en todas las temporadas durante 2014-2017 con una alta dominancia en otoño junto a *Onychoteuthis* spp. *Sthenoteuthis oualaniensis* y

Dosidicus gigas presentan afinidades biogeográficas que se traslapan particularmente en la zona ecuatorial y subtropical del Pacífico (Nesis, 2003; Staaf *et al.*, 2010). Lo anterior explica la coexistencia de *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Dosidicus gigas* en el PNCP corroborado por el análisis genético, mismo que apoya los resultados de De Silva-Dávila (2013) en el Golfo de California. Por otro lado, la amplia distribución de *Onychoteuthis horstkottei* (Pacífico ecuatorial tropical) (Bolstad, 2010) en ambientes cálidos (De Silva-Dávila *et al.*, 2015, Aceves-Medina *et al.*, 2017) nos hace suponer que las paralarvas de *Onychoteuthis* spp. registradas en el PNCP corresponden a esta especie.

La presencia de dos pulpos de importancia comercial para las pesquerías *Octopus hubbsorum* y *Octopus bimaculatus* de afinidad Tropical-Subtropical en primavera de 2015 y verano-otoño 2017 asociada a las anomalías de TSM y BZ positivas en el PNCP indica que la principal temporada de desove de ambas especies ocurre en coincidencia con las altas temperaturas (27-31 °C) como ha sido observado en Bahía de La Paz (Pliego *et al.*, 2011) y parte sur del Pacífico mexicano (Alejo-Plata *et al.*, 2012).

Paralarvas como evidencia de desoves y periodos de reproducción

La distribución espacio-temporal de la abundancia de paralarvas a tallas cercanas a la eclosión es un indicador de desoves recientes (Piatkowski *et al.*, 1993; Vecchione, 1999; Shimura *et al.*, 2005; De Silva-Dávila, 2013). En el PNCP alrededor del 93% de las paralarvas presentaron tallas ≤ 2.0 mm LM indicando que la mayoría de las especies desovan en el parque o en áreas cercanas al mismo. Este valor fue superior al 64% de PL con tallas ≤ 2.0 mm LM frente a la Península de Baja California (Molina-Arenas, 2018) y al 75% de PL de esta talla en el Golfo de California (De Silva-Dávila, 2013), lo cual realza la importancia del PNCP como un área de eclosión y desove reciente de cefalópodos.

Las paralarvas de las especies de *Dosidicus gigas* y *Sthenoteuthis oualaniensis* en sus estadios iniciales de desarrollo, no pueden diferenciarse a talla menores a 3.0–4.0 mm de longitud de manto, agrupándose en un conjunto denominado Complejo SD (*Sthenoteuthis-Dosidicus*) (Camarillo-Coop, 2006). Las

paralarvas de este complejo en el PNCP, tuvieron tallas de 0.5-3.6 mm LM similares a las registradas en el Golfo de California (0.8-3.5 mm LM) por Molina-Arenas (2018) quien mediante curvas de cocientes establece que las paralarvas ≤ 2.0 mm LM ocurren entre 28-30.0°C y salinidades de 34.0-34.2 y 35-35.4 en estaciones localizadas en la frontera entre las masas de AGC y ATS en el GC y en Agua Transicional en la CO. De Silva-Dávila (2013), registró paralarvas del complejo SD en todas las temporadas del año, en temperaturas y salinidades ligeramente mayores (27.1°-32°C y 33.7-35.2 respectivamente). Nesis (1983) plantea que las paralarvas más pequeñas (1.2–1.6 mm LM) son capturadas principalmente en aguas sobre la plataforma continental. Los antecedentes previos, muestran que a pesar de las diferencias regionales y de las características ambientales e hidrodinámicas contrastantes, las paralarvas de este complejo se distribuyeron en los mismos intervalos de temperatura (27-32°C), ocupando la porción sur de ambas regiones con tallas muy pequeñas asociadas a la costa y en general, durante todas las temporadas analizadas.

El Complejo SD al parecer se reproduce en el PNCP durante todo el año con picos de desove en los veranos de 2014-2017, en invierno de 2014, otoño de 2015 (anomalías cálidas) y en otoño-verano 2017 en el PNCP. Este complejo se ha correlacionado positivamente con temperaturas altas (27-32 °C) (Granados-Amores *et al.* 2010, De Silva-Dávila 2013, Aceves-Medina *et al.*, 2017), aunque se encuentra presente en el intervalo ambiental más amplio registrado para cualquier PL de Ommastréfido que va desde los 19.6°-31.7°C, desde 0.1-4.0 mg/m³ de Chl-*a*, y a biovolúmenes de zooplancton de 24.8-705 ml/1000 m³ (De Silva-Dávila, 2013). Esta plasticidad indica su naturaleza oportunista (Hoving *et al.*, 2013, Hernández-Muñoz *et al.*, 2016).

Yatsu *et al.* (1999) y Roper *et al.* (2010) reportan que *Sthenoteuthis oualaniensis* desova durante todo el año con un pico durante el verano en el Pacífico Oriental Tropical. Por otra parte, con base en la información de las masas de huevos, Gilly *et al.* (2006), Staaf *et al.*, (2008) y Birk *et al.* (2016) mencionan que *D. gigas* desova en el Golfo de California a temperaturas de 24-25°C menores al intervalo de 27-32°C registrado para el desove en el PNCP, similar al establecido.

para la zona oceánica alrededor de la Península de Baja California y el Golfo de California (De Silva Dávila, 2013; Molina-Arenas, 2018). Las hembras adultas de *Dosidicus gigas* presentan desoves múltiples a lo largo del año (Rocha *et al.*, 2001; Nigmatullin & Markaida, 2009) que explica la presencia de paralarvas de marzo a noviembre en el Golfo de California y la recolecta de paralarvas de este complejo en el PNCP sin estacionalidad durante 2014-2017. Nigmatullin *et al.* (2001), reportaron altas concentraciones de PL en zonas oceánicas en asociación con altas concentraciones de plancton por efecto de la hidrodinámica. Los antecedentes previos y los resultados en el PNCP indican que el desove ocurre a lo largo de un intervalo geográfico amplio, sin una estacionalidad bien definida, cambia con las condiciones oceanográficas tanto de mesoescala como de macroescala y puede ser costero u oceánico (Ehrhardt *et al.*, 1986; De Silva-Dávila *et al.*, 2018).

Los argonautas tuvieron las menores tallas de eclosión (60% de sus PL con 0.5-0.9 mm LM), lo que coincidió con la biología de la especie ya que el tamaño de sus huevos se encuentra entre los más pequeños conocidos para los cefalópodos y sugiere que el desove ocurre cerca de la costa en esta área. El intervalo de talla a la eclosión observado en el PNCP es menor a especies del género en el Mar Egeo (0.6–0.8 mm LM) (Laptikhovski & Salman, 2003) y en el Pacífico occidental y los mares del archipiélago de las Indias Orientales es un poco mayor (0.8-1.1 mm LM) (Nesis, 1977). La masa de huevos de especies del género *Argonauta* contiene miles de huevos a veces hasta en cuatro diferentes etapas de desarrollo que van eclosionando diferencialmente (Laptikhovsk & Salman, 2003; Finn, 2013). De esta forma el 40% restante de las paralarvas podría corresponder con aquellas que eclosionaron antes (Villanueva & Norman, 2008).

A pesar de que los argonautas son conspicuos y comunes, poco se sabe sobre su reproducción (Hochberg *et al.*, 1992). Se ha planteado que el desove es intermitente con duración de días a meses (Nesis, 1977; Boletzky & Centelles 1978; Boletzky, 1986). En el Pacífico mexicano, se distribuyen solo dos especies *Argonauta argo* y *A. nouryi*, esta última endémica del Pacífico Oriental tropical (Finn, 2013). Se han observado grandes cantidades de hembras de *A. nouryi* en la superficie del mar en el Océano Pacífico ecuatorial (Conrad, 1854), unidas entre sí

formando cadenas de hasta 18 hembras (Rosa & Seibel 2010), encalladas en las playas del sur del Golfo de California a fines del invierno y principios de la primavera (enero a marzo) (Gonzales-Peralta, 2006) y sus PL presentan máximas abundancias en mayo cerca de la costa en el sur del golfo (De Silva-Dávila, 2013). En el PNCP ambas especies de argonauta y *Octopus hubbsorum* no mostraron una estacionalidad estricta, con máximos de desove en primavera 2015 (23.2-26.7°C) y en verano-otoño 2017 (25.7-30.7°C) asociados a los mayores valores de BZ que se presentaron en estas temporadas coincidiendo con los registros previos, o al transporte de PL por efecto de desoves cercanos.

Abraliopsis sp. 1, *Abraliopsis* sp. 2 tuvieron tallas mayores (1.6-3.6 mm LM) a las tallas conocidas de eclosión (0.9-1.5 mm LM) (Sweeney *et al.*, 1992). Aunque se desconoce la tasa de crecimiento de estas especies, la talla indica que las PL no eclosionaron en el PNCP, pero que llegaron ahí quizás por efecto del transporte pasivo generado por la salida del AGC en otoño. Esto sugiere que las paralarvas de *Abraliopsis* sp. 1 y *Abraliopsis* sp. 2 recolectadas en el PNCP provienen del interior del Golfo de California. Otros tres morfotipos de *Abraliopsis* colectados en el Pacífico Sur de México tuvieron tallas mayores (2.4-6.0 mm LM, Alejo-Plata *et al.*, 2013) y por lo tanto no pueden ser comparados con los registrados en el PNCP, pero las descripciones indican que son especímenes mucho más desarrollados morfológicamente.

Mangold (1987) propone que el desove de cefalópodos a nivel de población se puede clasificar como (1) desove estacional estricto, (2) estacionalidad extendida con o sin picos de actividad de desove, (3) estacionalidad durante todo el año con o sin picos de actividad, o (4) dos períodos de desove dentro de un año que ocurren en especies con un ciclo de vida de aproximadamente 6 meses. Las paralarvas de las especies más abundantes y frecuentes (*Argonauta nouryi*, *Argonauta argo*, Complejo SD, *Abraliopsis* sp. 1, y *Octopus hubbsorum*) no tuvieron un patrón de desove temporal consistente con esta clasificación, pero sus picos de desove fueron coincidentes con anomalías positivas del BZ (Fig. 7; 16).

Abraliopsis sp. 1 presentó máximos de desove en verano 2014 y en las primaveras de 2015 y 2016. Este patrón temporal coincide con el descrito por

Aceves *et al.* (2017) donde más del 70% de las paralarvas de *Abraliopsis* sp. 1 y *Abraliopsis* sp. 2 se encontraron a tallas ≤ 2.0 mm ML en mayo-junio distribuidas a lo largo de la plataforma y el margen continental del Golfo de Tehuantepec. La presencia de pequeñas paralarvas de *Abraliopsis* sp. 1 y *Abraliopsis* sp. 2 (probablemente *A. falco* y *A. affinis*), cuya forma adulta se distribuye en el Pacífico mexicano (Jereb & Roper, 2010) sugiere que estas especies también se reproducen en regiones neríticas y oceánicas. Algunas especies de *Enoplateuthis* desovan solo en las laderas o en regiones oceánicas cercanas a la costa (Nesis, 1996). La estación muestreada en el PNCP localizada en el borde de la plataforma continental puede constituir un hábitat adecuado para el desove del género *Abraliopsis* cuyas paralarvas fueron frecuentes particularmente durante 2014-2016.

Composición específica en función de la variabilidad ambiental

Los estudios ecológicos sobre paralarvas de cefalópodos son escasos en comparación con los de otras larvas de invertebrados o peces (Boletzky, 2003), debido a que su abundancia en las colectas es considerablemente baja y poco frecuente (Piatkowski, 1993). Sin embargo, recientemente, en el Pacífico de México, se han realizado un número importante de estudios sobre paralarvas cuya cobertura temporal en la mayoría, permite establecer puntalmente su distribución y abundancia, con un solo registro de una serie de tiempo en el Pacífico central (De Silva-Dávila *et al.*, 2018). En el PNCP, el seguimiento de las abundancias de PL de forma semanal a lo largo de los cuatro años analizados permitió establecer tanto el cambio estacional e interanual, así como la presencia de tres asociaciones de PL observadas durante período ambiental anómalamente cálido:

El primer grupo CSD-Ab (Complejo SD, *Abraliopsis* spp., *Abraliopsis* sp.1 y *Abraliopsis* sp. 2) incluyó los taxa más frecuentes presentes en casi todas las temporadas, en períodos con $+1.0^{\circ}\text{C}$ de anomalía de TSM promedio. Este grupo junto con *Pterygioteuthis hoylei* caracterizaron la asociación Golfo de California distribuida en AGC y ATS durante la primavera mientras que las PL del Complejo SD caracterizaron la asociación Tropical (De Silva-Dávila *et al.*, 2015). El CSD está distribuido también en la CSO tanto en primavera como en otoño (García-Guillén *et*

al., 2018), y con abundancias máximas en ATS durante el verano en el sur del Golfo de California (Molina-Arenas, 2018). El PNCP se encuentra dentro del área de distribución de las dos especies, en las condiciones de temperatura y salinidad, a las que ocurre la reproducción y un desarrollo normal de los embriones, y está inmerso en el área núcleo del desove del CSD en la zona noroeste de México (Molina-Arenas, 2018). Durante El Niño, los adultos maduros también pueden migrar y permanecer en áreas afuera del Golfo de California, alcanzando hasta las costas de Oregon, E.U.A. (43°N a 37°N) (Zeidberg y Robison, 2007; Staaf *et al.*, 2011). Sin embargo, el límite de distribución de las paralarvas durante julio de 2014 alcanzó la zona oceánica a casi 250 mn al suroeste de Ensenada, B. C. (Molina-Arenas, 2018) más al norte que el límite de distribución publicado recientemente (Ramos *et al.*, 2017). La ausencia de PL de *Pterygioteuthis hoylei* en el PNCP, una de las especies más abundantes en el Golfo de California, acoplada a un ambiente productivo es debido a que esta especie se colectó con redes bongo y no en superficie (De Silva-Dávila *et al.*, 2013; De Silva-Dávila *et al.*, 2015).

El segundo grupo ARG incluyó las paralarvas del género *Argonauta* que fueron las más abundantes en el PNCP, registrándose en períodos con +1.5° C de anomalía de TSM promedio. En el sur del Golfo de California estas especies han sido particularmente abundantes (23°-26 °C) y se han relacionado con el incremento de la temperatura (De Silva-Dávila, 2013). En nuestro estudio encontramos estas paralarvas particularmente abundantes desde la primavera hasta el otoño asociado al avance de aguas cálidas que se registra en el sur del golfo.

El tercer grupo HOO (*Helicocranchia pfefferi*, *Octopus hubbsorum*, *Octopus* spp., *Onychoteuthis* spp.) se colectaron en períodos con la menor anomalía (+0.9 °C) de TSM promedio. Este grupo fue predominante en la temporada fría invierno-primavera (2014-2016) posiblemente debido a la influencia de agua modificada de la Corriente de California y a la masa de AGC las cuales confluyen en estas temporadas en el PNCP (Ruelas & Trasviña, 2017). En el Golfo de California la gran mayoría de morfotipos del género *Octopus* (*Octopus* sp. 1, *Octopus* sp. 2, *Octopus* sp. 5) se recolectaron en estaciones de muestreo oceánicas o cercanas a la costa, pero casi todas se encontraron en AGC.

El ACC de la abundancia de paralarvas en función de las variables físicas mostró que dirección de la corriente (V) y el biovolumen de zooplancton (BZ) fueron las variables mejor correlacionadas con la abundancia de paralarvas. Altas abundancias de PL se han relacionado a zonas productivas y de surgencia en otras regiones alrededor del mundo y en el Golfo de California (Young & Hirota, 1998; Rocha *et al.*, 1999; Vecchione, 1999; De Silva-Dávila *et al.*, 2015). El grupo CSD-Ab y el género *Octopus* se asociaron al flujo de las corrientes hacia el sur mostrando el avance del AGC con valores de BZ intermedios. Okutani & McGowan (1969) plantean que en la Corriente de California donde las PL tienden a ser más abundantes, la abundancia promedio de zooplancton no es la más alta. El grupo ARG se correlacionó significativamente con el flujo de las corrientes hacia el norte evidenciando el avance de AST y a los valores más altos de BZ. La presencia de *Helicocranchia pfefferi*, reportada únicamente para la costa occidental de Baja California (Okutani & McGowan, 1969; Granados-Amores *et al.*, 2010) y *Onychoteuthis* spp. (probablemente *Onychoteuthis borealijaponica*, u *O. horstkottei*) de afinidad bajo boreal subtropical y tropical-subtropical respectivamente estuvieron presente en el PNCP, pero en diferentes años 2016 (con anomalías negativas de TSM) y 2014-2015 (con anomalías positivas de TSM) relacionadas al flujo neto de las corrientes hacia el norte evidenciado desde 2014-2016 (Durazo *et al.*, 2017). La presencia de *Helicocranchia pfefferi* en invierno de 2016 asociada a la intrusión de agua modificada de la Corriente de California y de *Onychoteuthis* spp. en primavera de 2014-2015 relacionado al avance de aguas cálidas (ATS, ASSt y ASsSt).

En cuanto a los grupos del zooplancton en el PNCP, los copépodos dominaron durante todo el periodo de estudio (2014-2017). Sin embargo, durante 2016-2017 se observó un incremento en la abundancia relativa de los quetognatos, larvas y huevos de peces. Beltran *et al.* (2019 com. pers) establece que durante la onda de calor regional 2014 y El Niño 2014-2015 predominaron especies de copépodos pequeños tropicales lo que puede ser atribuido a que en estas condiciones la comunidad de fitoplancton generalmente cambia a comunidades dominadas por organismos autótrofos muy pequeños (<2 μm) del complejo *Prochlorococcus* y *Synechococcus*, especies responsables de la mayor abundancia

de la fracción nano del fitoplancton en el Pacífico Oriental Tropical (Blanchot & Rodier, 1996; Liu *et al.*, 1997; Stukel & Landry, 2010). Las *Prochlorococcus* y *Synechococcus* presentan ficobilinas (Vincent, 2009), fijan nitrógeno y aportan una fracción importante de la productividad primaria en aguas tropicales oligotróficas. Aunque el PNCP es un ambiente oligotrófico estos organismos posiblemente propician condiciones favorables para el desarrollo del Complejo SD, un grupo particularmente abundante y frecuente durante 2014-2017, teniendo en cuenta que en sus primeros estadios presenta hábitos alimenticios detritívoros (Vidal & Haimovici, 1998; Fernández-Álvarez *et al.*, 2018) que cambian con el desarrollo ontogénico al alimentarse luego de pequeños organismos zooplanctónicos.

El estudio en el PNCP es el primero que involucra la abundancia de PL y grupos del zooplancton en México y quizás alrededor del mundo. Este análisis mostró que las asociaciones de paralarvas anteriormente descritas se relacionaron con los grupos del zooplancton dominantes, medianamente abundantes y frecuentes, y raras respectivamente. Pero estas asociaciones “con potenciales presas o depredadores” no parecen ser tan directas como lo muestra el ACC, dada la falta de información de los hábitos alimentarios en las paralarvas que constituye una limitante para establecer estas relaciones.

En este estudio el complejo SD no presentó correlaciones significativas con ninguno de los grupos del zooplancton debido a que la gran mayoría de las paralarvas se presentaron a talla ≤ 2.0 mm LM cuando aún no son depredadoras activas. Aunque anteriormente se establecía que las paralarvas en general eran carnívoras desde la eclosión (Camarillo-Coop *et al.*, 2013), ahora se sabe que existen excepciones. Las especies de la familia Ommastrephidae incluidas las del CSD, son detritívoras (Vidal & Haimovici, 1998; Fernández-Álvarez *et al.*, 2018). Las PL se alimentan del mucus que las recubre y que está enriquecido con microorganismos (dinoflagelados, flagelados, ciliados, quistes y bacterias) que se le adhieren y que conforman su epifauna. Cuando la probóscide se separa formando los tentáculos, se completa el desarrollo morfológico y la PL pasa a ser un juvenil con capacidad de depredar activamente (Shea & Vecchione, 2010) copépodos

calanoideos y conforme aumentan de talla depredan una mayor diversidad de presas (anfípodos, eufáusidos, cefalópodos y peces) (Vidal & Haimovici 1998, Camarillo-Coop *et al.*, 2013).

En cambio, el grupo ARG de los argonautas se correlacionaron con los grupos dominantes del zooplancton (eufáusidos, copépodos y quetognatos). La mayor correlación se estableció con los eufáusidos probablemente debido a interacciones alimenticias particularmente con *Nyctiphanes*. De Silva-Dávila & Palomares-García (2002) en la Bahía de La Paz encontraron que *Nyctiphanes simplex* (costera transicional) fue dominante y sus mayores densidades estuvieron asociadas a elevados volúmenes de zooplancton semejante lo observado en el género *Argonauta* en nuestro estudio. Sin embargo, todavía estas interacciones quedan por dilucidar ya que existen pocos estudios sobre la alimentación de adultos (Nesis, 1977; Robson, 1932; Banas *et al.*, 1982) y prácticamente ninguno sobre PL en este grupo de pulpos pelágicos.

El grupo Oc que incluyó a los pulpos *Octopus* se asociaron con los grupos raros del zooplancton, pero con representantes ligados al bentos (briozoarios, anfípodos, isópodos, gasterópodos). *Abraliopsis* sp. 2 particularmente se correlacionó con los mysidáceos. Passarella y Hopkins (1991) examinaron el contenido del estómago de 57 PL (<20 mm ML) de Octopodidae recolectadas en el Golfo de México y descubrieron que eufáusidos y moluscos no cefalópodos, ostrácodos, anfípodos hipériidos, crustáceos, decápodos y peces fueron las principales presas, en común con la mayoría de los cefalópodos juveniles (Nixon, 1987). En condiciones de laboratorio exitosas, las paralarvas de pulpo *Octopus vulgaris* han sido alimentadas con zoeas de crustáceos decápodos (Villanueva, 1994) o mysidáceos, anfípodos y eufáusidos para PL de mayor tamaño (*Enteroctopus*) (Okubo, 1980; Marliave, 1981). Esto coincide con las asociaciones entre paralarvas y grupos taxonómicos del zooplancton observadas en el ACC ya que a pesar de que aún es escaso el conocimiento acerca de los hábitos alimenticios de los cefalópodos durante los primeros estadios de desarrollo es posible establecer que el “espectro alimenticio” de las paralarvas establecido con el

ACC, coincide con el de antecedentes de alimentación en laboratorio y de sus adultos en el medio natural.

La presente investigación demostró que en el PNCP se reproducen al menos 12 taxa de cefalópodos. Sin embargo, debido al bajo número de paralarvas colectadas por muestra de zooplancton no se pudo detectar un patrón de desove consistente. La mayoría de los taxas abundantes y frecuentes parecen tener estrategias de desove estacional extendidas con picos de reproducción. La gran mayoría de las paralarvas colectadas cerca de la superficie fueron pequeñas (cercanas a su talla de eclosión). La afinidad biogeográfica de la mayoría de las especies es tropical-subtropical asociada a un periodo con anomalías positivas de temperatura (2014–2017) cuando ocurrió una onda de calor regional simultánea pero independiente de la Mancha durante 2014 y el evento El Niño 2015-2016. Los pobladores y autoridades del PNCP protegen un área que potencialmente puede ser un hábitat protegido para cefalópodos bentónicos y pelágicos de valor socioeconómico.

CONCLUSIONES

1. La composición de paralarvas del PNCP fue coincidente con la comunidad de especies previamente reportada en el sur del Golfo de California y Costa Occidental de la Península de Baja California lo que remarca al PNCP como una zona transicional entre ambas regiones.
2. La comunidad de paralarvas fue predominantemente tropical asociada a la onda de calor regional del 2014 y "El Niño 2015-2016" y de hábitat oceánico debido a la estrecha plataforma continental del PNCP.
3. La mayor riqueza interanual se observó durante 2014–2015 y estacionalmente durante las primaveras relacionada a la llegada de especies tropicales con el avance de la masa de agua cálida (AST) hacia el norte y la menor en otoño asociada a especies características de la masa de Agua del Golfo de California.

4. Las especies más abundantes y frecuentes no tuvieron un patrón de desove temporal consistente, sin embargo, los picos de desove fueron coincidentes con anomalías positivas del biovolumen de zooplancton.
5. El PNCP es un área núcleo para el desove de argonautas, pulpos y calamares debido a que el 93% de la abundancia de paralarvas recolectadas tuvieron tallas a la eclosión.
6. Las tres asociaciones de paralarvas (CSD-Ab, ARG, Oc) se relacionaron con los grupos del zooplancton dominantes, medianamente abundantes y frecuentes, y raras, respectivamente, asociado a las posibles interacciones alimenticias que se establecen entre estos organismos.

LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza O. & C.L. Sagástegui. 2006. Red de reservas marinas del Golfo de California: Una compilación de los esfuerzos de conservación. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Departamento de Biología Marina. *Greenpeace*, 3: 10-13.
- Aburto-Oropeza, O., B. Erisman, G.R. Galland, I. Mascareñas-Osorio, E. Sala, & E. Ezcurra. 2011. Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PloSOne*, 6(8): e23601.
- Aceves-Medina, G., R. De Silva-Dávila, I. Cruz-Estudillo, R. Durazo & R. Avendaño-Ibarra. 2017. Influence of the oceanographic dynamic in size distribution of cephalopod paralarvae in the southern Mexican Pacific Ocean (rainy seasons 2007 and 2008). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 45(2): 356-369.
- Ahern L.A.M., J. Gómez-Gutiérrez, O. Aburto-Oropeza, R.J. Saldierna-Martínez, A.F. Johnson, A.E. Harada, B. Erisman, D.I. Castro-Arvizú, A.R. Sánchez-Uvera & R.S. Burton, 2018. Using molecular identification of ichthyoplankton to monitor spawning activity in a subtropical no-take Marine Reserve. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 592, 159-179.
- Alejo-Plata, M.C. & S. Herrera-Alejo. 2014. First description of eggs and paralarvae of green octopus *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) under laboratory conditions. *Amer. Malac. Bull.*, 32(1): 132-139.
- Alejo-Plata, M.C., R. García-Guillén & J. Herrera-Galindo. 2012. Paralarvas y juveniles de *Octopus bimaculatus* (Cephalopoda: Octopodidae) en el Pacífico sur de México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 47(2): 359-365.
- Alejo-Plata, M.C., R. García-Guillén & J. Herrera-Galindo. 2013. Paralarvas y juveniles de cefalópodos en el Pacífico sur de México. *Hidrobiológica*, 23(2): 250-264.
- Allison, G.W., J. Lubchenco & M.H Carr. 1998. Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation. *Ecol. Appl.*, 8(1): S79-S92.

- Ambrose, R.F. 1981. Observations on the embryonic development and early post-embryonic behaviour of *Octopus bimaculatus* (Mollusca, Cephalopoda). *The Veliger*. 24, 139–146.
- Anderson, C.I.H. & P.G. Rodhouse. 2001. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable environments. *Fish. Res.*, 54: 133-143.
- Angulo-Campillo, O., G. Aceves-Medina & R. Avedaño-Ibarra. 2011. Holoplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. *Check List*, 7, 337.
- Avendaño-Ibarra R., R., De Silva Dávila, G., Aceves-Medina, H., Urías-Leyva, & G., Vázquez-López. 2009. Distributional atlas of fish larvae of the southern region of the Gulf of California (February-March 2005). *Oceánides*. Atlas CICIMAR No. 16. La Paz, B.C.S., México. I-X + 114 pp. ISBN: 978-607-414-033-0.
- Avendaño-Ibarra R., R., De Silva-Dávila, F. E., Ordóñez-Guillén & G., Vázquez-López. 2010. Composición estacional de larvas de peces frente a Baja California Sur (primavera y otoño de 2003). Pp. 413-431, en: R. Durazo Arvizu & G. Gaxiola Castro (eds.). "Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007". SEMARNAT-INE-CICESE-UABC.
- Banas, P.T., Smith, D.E. & D.C Biggs. 1982. An association between a pelagic octopod, *Argonauta* sp. Linnaeus 1758, and aggregate salps. *Fish. Bull.*, 80: 648–650.
- Beers, J.R. 1976. Volumetric methods. En: Steedman, H.F. (Ed.). *Zooplankton Fixation and Preservation*. Monographs on Oceanographic Methodology. No. 4. UNESCO Press, Paris. 56-60 pp.
- Beltrán-Castro, J.R., Hernández-Trujillo, S., Gómez-Gutiérrez, J., Trasviña-Castro, A., González-Rodríguez, E., & O. Aburto-Oropeza. En proceso. Copepod community structure and biomass during an anomalous warm period 2014–2015 at Cabo Pulmo National Park. *Reg. Stud. Mar. Sci.*
- Birk, M.A., C. Paight & B.A. Seibel. 2016. Observations of multiple pelagic egg masses from small-size jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California. *J. Nat Hist.* 51(43-44): 2569-2584.

- Blanchot, J. & M. Rodier. 1996. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: Results from flow cytometry. *Deep Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap.*, 43 (6): 877-895.
- Boletzky Sv. 1986. Reproductive strategies in cephalopods: variation and flexibility of life history patterns. In: Porchet M, Andries J-C, Dhainaut A (eds) *Advances in invertebrate reproduction*, vol 4. Elsevier, Amsterdam, pp 379–389.
- Bolstad, K.S.R. 2010. Systematics of the Onychoteuthidae Gray, 1847. *Zootaxa*, 2969: 1-186.
- Bower, J.R. 1996. Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago. *Fish Bull.*, 94: 398-411.
- Boyle, P. & P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods ecology and fisheries*. Wiley-Blackwell. ISBN: 978-0-632-06048-1: 464 pp.
- Brinton, E., A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 27: 228-266.
- Camarillo-Coop S. 2006. Variación espacio-temporal de paralarvas de calamares (Cephalopoda: Ommastrephidae) de importancia comercial en la costa occidental de la Península de Baja California. MSc thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, La Paz (Baja California Sur, Mexico), 92 pp.
- Camarillo-Coop, S., C.A. Salinas-Zavala., B.E. Lavaniegos & U. Markaida. 2013. Food in early life stages of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 93 (7): 1903-1910.
- Carrillo-Aguilar, L.A. 2018. Señales interanuales de temperatura superficial de mar y su efecto en la hidrografía en el Parque Nacional Cabo Pulmo. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México 37 pp.
- Castro R., A. Mascarenhas, R. Durazo & C.A. Collins. 2000. Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, Mexico. *Cien. Mar.*, 26(4): 561–583.

- Castro, R., C. A. Collins, T. A. Rago, T. Margolina & L. F Navarro-Olache. 2017. Currents, transport, and thermohaline variability at the entrance to the Gulf of California (19–21 April 2013). *Cien. Mar.*,43(3), 173-190.
- Castro, R., R. Durazo, A. Mascarenhas, C.A. Collins & A. Trasviña. 2006. Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Dep. Sea. Res.*, 1(53):188-200.
- Cavole, L.M., A.M. Demko, R.E. Diner, A. Giddings, I. Koester, C.M.L.S. Pagniello, M.L. Paulsen, A. Ramirez-Valdez, S.M. Schwenck, N.K. Yen, M.E. Zill & P.J.S Franks. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Oceanography*, 29(2): 273–285.
- Chin, T.M., J. Vazquez, E. Armstrong. 2013. A multi-scale, high-resolution analysis of global sea surface temperature. Algorithm Theoretical Basis Document, Version, 1, 13.
- Codiga, D.L. 2011. Unified Tidal Analysis and Prediction Using the UTide Matlab Functions. Technical Report 2011-01. Graduate School of Oceanography, University of Rhode Island, Narragansett, RI. 59 pp.
- Collins C.A., R. Castro & A. Mascarenhas. 2015. Properties of upper ocean fronts associated with water mass boundaries at the entrance to the Gulf of California, November 2004. *Deep-Sea Res. II*, 119: 48–60.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2010. Áreas Naturales Protegidas Federales de México y Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación. Morelia, Michoacán.
- CONANP. 2004. Programa de conservación y manejo reserva de la biósfera Archipiélago de Revillagigedo, SEMARNAT, México D. F., 220 pp
- Conrad, T.A. 1854. Monograph of the genus *Argonauta*, Linne, with descriptions of five new species. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 2, 331–334.
- De la Fuente-Fernández, S. 2011. Análisis conglomerados. Facultad de Ciencias Económicas y Empresariales. UAM. 55 p.

- De Silva-Dávila, R, J. Granados-Amores, R.M. García-Guillén, R. Avendaño-Ibarra, M. E. Hernández-Rivas, G. Aceves-Medina, J. Gómez-Gutiérrez, G.C. Pelayo-Martínez, M.C. Franco-Gordo, A. Olivos-Ortiz & D.S Palacios-Salgado. 2018. *Riqueza de paralarvas de cefalópodos en el Pacífico mexicano*. En: A. Pérez-Morales & M.C. Álvarez-García. Estudios recientes en el Océano Pacífico Mexicano. 249 p.
- De Silva-Dávila, R. & R. Palomares-García. 2002. Distributional patterns of the euphausiid community in Bahía de La Paz, BCS, México. Contributions to the study of the East Pacific crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, pp 109-125.
- De Silva-Dávila, R. 2013. Paralarvas de cefalópodos en el Golfo de California, México. Tesis de Doctorado. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa Sur. 370 pp.
- De Silva-Dávila, R., F.G. Hochberg, A.R. Lindgren & M.C. Franco-Gordo. 2013. Paralarval development, abundance, and distribution of *Pterygioteuthis hoylei* (Cephalopoda: Oegopsida: Pyroteuthidae) in the Gulf of California, México. *Molluscan Res.*, 33(1): 50-64.
- De Silva-Dávila, R., M.C. Franco-Gordo, F.G. Hochberg, E. Godínez-Domínguez, R. Avendaño-Ibarra, J. Gómez-Gutiérrez & C.J. Robinson. 2015. Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 520: 123-141.
- Douglas, M.W., R. Maddox, A.K. Howard & S. Reyes. 1993. The Mexican monsoon. *J. Clim.*, 6: 1665-1677.
- Durazo, R. & T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Prog. Oceanogr.*, 54: 7-31.
- Durazo, R. 2009. Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997–2008. *Prog. Oceanogr.*, 83: 361–368.
- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *J. Geophys. Res. Oceans.*, 120(2): 1173-1196.

- Durazo, R., R. Castro, L.E. Miranda, F. Delgadillo-Hinojosa & A. Mejía-Trejo. 2017. Anomalous hydrographic conditions off the northwestern coast of the Baja California Peninsula during 2013–2016. *Cienc. Mar.*, 43(2): 81–92.
- Ehrhardt, N.M., N.A. Solís, P.S. Jaquemin., C.J. Ortiz., R.P. Ulloa., D.G. González & B.F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Cienc. Pesq.*, 5:63-76.
- Espinosa-Carreón, T.L., P.T. Strub, E. Beier, F. Ocampo-Torres & G. Gaxiola-Castro. 2004. Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *J. Geophys. Res.*, 109(C3): C03039
- FAO. 2003-2017. Perfiles de pesca y Acuicultura por países. México. <http://www.fao.org/biodiversity/asuntos-intersectoriales/areas-protegidas/es/>
- Fernández-Álvarez, F.A., A. Machordom., R. García-Jiménez., C.A. Salinas-Zavala & R. Villanueva. 2018. Predatory flying squids are detritivores during their early planktonic life. *Sci. Rep.* 8: 3440.
- Finn, J.K. 2013. Taxonomy and biology of the argonauts (Cephalopoda: Argonautidae) with particular reference to Australian material. *Molluscan Res.* 33 (3): 143-222.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez, A.E. Filonov, I.E. Tereshchenko & J. Freire. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997-1998 along the central Pacific coast of Mexico. *Progr. Oceanog.*, 63(3): 99-123.
- Franco-Gordo, C., I. Ambriz-Arreola, E.R. Kozak, J. Gómez-Gutiérrez, V. Plascencia-Palomera, E. Godínez-Domínguez & Á. Hinojosa-Larios. 2015. Seasonal succession of zooplankton taxonomic assemblages in coastal surface waters of the Bahía de Navidad, México. *Hidrobiológica*, 23(3): 335-345.
- García-Guillén, R. M., R. De Silva-Dávila & R. Avendaño-Ibarra. (2018). Seasonal changes in paralarval cephalopod communities on the southwest coast of Baja California Sur (spring and autumn 2003). *Cienc. Mar.*, 44(2), 107-123.

- Gell, F.R. & C.M. Roberts. 2003. Benefits beyond boundaries: The fishery effects of marine reserves. *TREE*, 18(9): 448-455.
- Gilly, W.F., C.A. Elliger., C.A. Salinas., S. Camarillo-Coop., G. Bazzino & M. Beman. 2006. Spawning by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the San Pedro Mártir basin, Gulf of California, México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 313: 125-133.
- Gonzales-Peralta, A. (2006) Mass stranding of *Argonauta* spp. (Cephalopoda: Argonautidae) in the Gulf of California, Mexico—abstract only. Cephalopod life cycles, CIAC '06, Hobart, program & abstract book. Hobart.
- Granados-Amores, J., R. De Silva-Dávila, S. Camarillo-Coop, F.G. Hochberg, R. Durazo & R. Avendaño-Ibarra. 2010. Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar, 1996–1999. En: Gaxiola-Castro, G. & R. Durazo (Eds.) Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007. Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California. SEMARNAT-INE-CICESE-UABC, México, D.F., pp. 453-467.
- Guerra, A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. En: Ramos, M.A., J. Alba, X. Bellés, J. González, A. Guerra, E. MacPherson, F. Martín, J. Serrano & J. Templado. (Eds.). Fauna Ibérica. Vol. 1. *Mus. Nac. Cienc. Nat.* CSIC, Madrid. 327 pp.
- Halfar J, L. Godínez-Orta, M. Mutti, J.E. Valdez-Holguín & J.M. Borges. 2004. Nutrient and temperature controls on modern carbonate production: An example from the Gulf of California, Mexico. *Geology*, 32(3): 213–216.
- Harman, R.F. & R.E. Young. 1985. The larvae of ommastrephid squids (Cephalopoda Teuthoidea) from Hawaiian waters. *Vie Milieu*, 35(3/4):211-222.
- Hernández-Muñoz A.T., C. Rodríguez-Jaramillo, A. Mejía-Rebollo & C.A. Salinas-Zavala. 2016. Reproductive strategy in jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835): A new perspective. *Fish. Res.* 173(2): 145–150.
- Hernández-Trujillo, S., 1999. Variability of community structure of copepod related to El Niño 1982-83 and 1987-88 along the west coast of Baja California Peninsula, Mexico. *Fish. Oceanogr.*, 8(4): 284–295.
- Hochberg, F.G., M. Nixon & R.B. Toll.1992. Order Octopoda. In: Sweeney M.J., C.F.E Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke, S.V. Boletzky (eds) “Larval” and

- juvenile cephalopods: a manual for their identification. *Smithson. Contrib. Zool.*, 513:213–279.
- Hoving H.J.T., W.F. Gilly, U. Markaida, K.J. Bernoit-Bird, Z.W. Brown, P. Daniel, J.C. Field, L. Parassenti, B. Liu & B. Campos. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with changing climate. *Glob. Change Biol.* 19(7): 2089–2103.
- ICZN. International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. (4 ed.). International Trust for Zoological Nomenclature, London, xxix + 306 p.
- INEGI. 2000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). XII Censo Regional de Población y Vivienda. Aguascalientes, México.
- Jereb, P. & C.F.E. Roper. 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Myopsid and Oegopsid squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No.4, Vol. 2. Rome, FAO. 605 pp.
- Kappelle, M. 2004. Diccionario de la biodiversidad. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) & Cooperación Española (AECI). Including 5,739 terms. INBio Press, Santo Domingo de Heredia. 247 p.
- Kerstitch, A.N. 1989. Sea of Cortez marine invertebrates: a guide for the Pacific coast, Mexico to Ecuador. Sea Challengers, Monterey, U.S. 115 pp.
- Kramer, D., M. Kalin, E. Stevens, J. Thraillkill & J. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Technical Report NMFS circ.-370. U.S.A. 38 pp.
- Kubota T., A., Miyashima. 1975. Two species of *Argonauta* collected from Suruga Bay (in Japanese). *Collecting and Breeding* 35:128–130
- Kushnir, Y. (1994). Interdecadal variations in North Atlantic sea surface temperature and associated atmospheric conditions. *J. Clim.*, 7(1), 141-157.
- Lalli, C.M. & T.R. Parsons. 1997. *Biological Oceanography: An Introduction*. Pergamon Press. U.S.A. 301 p.

- Laptikhovsky, V. & A. Salman. 2003. On Reproductive Strategies of the Epipelagic Octopods of the Superfamily Argonautoidea (Cephalopoda: Octopoda). *Mar. Biol.*, 142: 321-326.
- Lavaniegos, B.E. & E. González-Navarro. 1999. Cambios en la comunidad de copépodos durante el ENSO 1992-93 en el canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Cienc. Mar.*, 25(2), 239–265.
- Lavín M.F., E. Beier, J. Gómez-Valdés, V.M. Godínez & J. García. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophys. Res. Lett.*, 33(2): L02601.
- Lavín, M. F., E.P. Hernández & C. Cabrera. 2003. Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofis. Int.*,42(3), 363-375.
- Lavín, M.F. & S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*, p. 173-204.
- Lavín, M.F., R. Castro., E. Beier., C. Cabrera., V.M. Godínez & A. Amador-Buenrostro. 2014. Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *J. Geophys. Res.*, 119:4278-4290.
- Levene, H. 1960. Robust tests for equality of variances. In: Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling, (ed.) I. Olkin, S. G. Ghurye, W. Hoeffding, W. G. Madow, & H. B. Mann, 278–292. Menlo Park, CA: Stanford University Press.
- Liu, H., H.A. Nolla & L. Campbell. 1997. *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific Ocean. *Aquat. Microb. Ecol.*, 12: 39-47.
- López-Ibarra, G.A. & R. Palomares-García. 2006. Estructura de la comunidad de copépodos en Bahía Magdalena, México, durante El Niño 1997-1998. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 41(1): 63–76.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

- Mangold, K. 1987. Reproduction. En P.R. Boyle (ed.) Comparative Reviews. Vol. II, 157–200. London, Academic Press.
- Margalef, R. 1982. Ecología. Editorial Omega, Barcelona. 951 pp.
- Marinone, S. G., & Lavín, M. F. (1997). Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California. *Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía*, 3: 113-139.
- Marinone, S.G. 2012. Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 100: 133-141.
- Marliave, J.B. 1981. Neustonic feeding in early larvae of *Octopus dofleini* (Wülker). *The Veliger*, 23: 350–351.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Miller, G., & Spoolman, S. 2009. Principios de Ecología. 5a. Edición. Brooks/Cole Cengage Learning. México.
- Molina-Arenas, E.G. 2018. *Áreas de desove de Doryteuthis opalescens y el complejo Sthenoteuthis-Dosidicus frente a la península de baja california (verano 2014)*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencia Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 66 p.
- Moreno, A., A. Dos Santos, U. Piatkowski, A.M.P. Santos & H. Cabral. 2009. Distribution of cephalopod paralarvae in relation to the regional oceanography of the western Iberia. *J. Plankton Res.*, 31(1): 73-91.
- Nesis, K. N. 1977. The biology of paper nautilus, *Argonauta boettgeri* and *A. hians* (Cephalopoda, Octopoda), in the western Pacific and the seas of the East Indian Archipelago. *Zoologicheskij Zhurnal (Russian zoological journal)*, 56 (7), 1004-1014.
- Nesis, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. Cephalopods life cycle 1: 215-231.
- Nesis, K.N. 1996. Mating, spawning and death in oceanic cephalopods: a review. *Ruthenica*, 6: 23–64.
- Nesis, K.N. 2003. Distribution of Recent Cephalopoda and implications for plio-pleistocene events. 199-224. In: Warnke K., H. Keupp & S.V. Boletzky (Eds.).

- Coleoid cephalopods through time. Proceedings of the International Symposium Coleoid Cephalopods Through Time, September, 2002, Berlin, Germany. 266 pp.
- Nigmatullin, C.M. & U. Markaida. 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 89(4): 789-801.
- Nigmatullin, Ch.M., K.N. Nesis & A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.*, 54: 9-19.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. In P.R. Boyle (ed.) *Cephalopod Life Cycles. Comparative Reviews. Vol. 2.* London, Orlando, Academic Press. Pp 201–220.
- Okubo, S. 1980. Culture of the paralarvae and juveniles of *Octopus dofleini* in an aquarium for 1 year and 2 months. *Shima Marineland Quarterly*, 25, 4–5.
- Okutani, T. & J. McGowan. 1969. Systematics, distribution and abundance of the epiplanktonic squids (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April 1954-March, 1957. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 14: 1-90.
- Oliver, E.C., M.G. Donat, M. T. Burrows, P. J. Moore, D. A. Smale, L. V. Alexander & N. J. Holbrook (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature communications*, 9(1), 1324.
- Palomares-García R., J. Gómez-Gutiérrez & C.J. Robinson. 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *J. Plankton Res.* 35(5):1009-1026.
- Palomares-García, R., J., Gómez-Gutiérrez. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico during El Niño 1983–84. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 43(5): 583–595.
- Parés-Sierra, A., A., Mascarenhas, S.G., Marinone, R., Castro. 2003. Temporal and spatial variation of the surface winds in the Gulf of California. *Geoph. Res. Lett.*, 30(6): 1312.
- Passarella, K.C. & T.L. Hopkins. 1991. Species composition and food habits of the micronektonic cephalopod assemblage in the eastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 49, 638–559.

- Piatkowski, U., W. Welsch & A. Röpke. 1993. Distribution patterns of the early life stages of pelagic cephalopods in three geographically different regions of the Arabian Sea. *Rec. Adv. Fish. Biol.*, 417-431.
- Pliego-Cárdenas, R., F.A. García-Domínguez, B. P. Ceballos-Vázquez, M. Villalejo-Fuerte & M. Arellano-Martínez. 2011. Aspectos reproductivos de *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) en la Isla Espíritu Santo, sur del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.*,37(1), 23-32.
- Portela, E., E. Beier, E.D. Barton, R. Castro, V. Godínez, E. Palacios-Hernández, P.C. Fiedler, L. Sánchez-Velasco & A. Trasviña. 2016. Water masses and circulation in the Tropical Pacific off Central Mexico and surrounding areas. *J. Phys. Oceanogr.*, 46(10): 3069-3081.
- Ramos, J.E., A. Ramos-Rodríguez., G. Bazzino Ferreri., J.A. Kurczyn., D. Rivas & C.A. Salinas-Zavala. 2017. Characterization of the northernmost spawning habitat of *Dosidicus gigas* with implications for its northwards range extension. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 572: 179-192.
- Reyes-Bonilla, H & L.E. Calderón-Aguilera. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol.* 20 (3-4): 347-357.
- Reyes-Bonilla, H. 1993. Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario y de Estudios Superiores de Ensenada, Ensenada, B.C., 169 pp.
- Robinson, C. J. 2016. Evolution of the 2014–2015 sea surface temperature warming in the central west coast of Baja California, Mexico, recorded by remote sensing. *Geophys. Res. Lett.*,43(13), 7066-7071.
- Robinson, C.J, J. Gómez-Gutiérrez, U. Markaida & W.F. Gilly. 2016. Prolonged decline of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California is associated with chronically low wind stress and decreased chlorophyll *a* after El Niño 2009-2010. *Fish. Res.*, 173(2): 128-138.
- Robson, G.C. 1932. A Monograph of the Recent Cephalopoda. 11. The Octopoda. British Museum, London.

- Rocha, F. 2003. Biología, ecología, cultivo y pesquerías de cefalópodos. Instituto de investigaciones marinas (Centro Superior de Investigaciones Científicas). Universidad Austral de Chile. Vigo España. 191 pp.
- Rocha, F., A. Guerra & A.F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.*, 76: 291-304.
- Rocha, F.J., A. Guerra., R. Prego & U. Piatkowski. 1999. Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician water (NW Spain). *J. Plankton Res.*, 21(1): 21-33.
- Roper, C.F.E. & G.L. Voss. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of Cephalopod species. *Mem. Natl. Mus. Victoria*, 44: 49-63.
- Roper, C.F.E., C. Nigmatullin & P. Jereb. 2010. Family Ommastrephidae. Pp. 269-347. En: Jereb, P. & C.F.E. Roper (Eds.). Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Myopsid and Oegopsid Squid. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2. Rome. 605 p.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen. 1984. FAO species catalogue. Cephalopods of the World. United Nations Development Program, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 125 (3): 1-277.
- Rosa, R. & B.A. Seibel. 2010. Voyage of the argonauts in the pelagic realm: physiological and behavioural ecology of the rare paper nautilus, *Argonauta nouryi*. *ICES. J. Mar. Sci.*, 67, 1494–1500.
- Ruelas, J.A. & A., Trasviña. 2017. Hydrography of the entrance to the Gulf of California: The upper limit of the oxygen minimum. *Rev. Biol. Cienc.*, 4(5): 1-21.
- Ruvalcaba-Aroche, E.D., L. Sánchez-Velasco., E. Beier., V.M. Godínez., E.D. Barton & M.R. Pacheco. 2018. Effects of mesoscale structures on the distribution of cephalopod paralarvae in the Gulf of California and adjacent Pacific. *Deep. Sea. Res.*, 131: 62-74.
- Salas, J.J. 1996. El intercambio de agua sobre los umbrales del Golfo de California. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, BC, México, 65 pp.
- Sánchez-Velasco, L., E. Beier, V.M. Godínez, E.D. Barton, E. Santamaria-del-Angel, S.P.A. Jimenez-Rosemberg & S.G. Marinone. 2017. Hydrographic and fish larvae

- distribution during the “Godzilla El Niño 2015–2016” in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *J. Geophys. Res.*, 122(3): 2156-2170.
- Sánchez-Velasco, L., E.D. Ruvalcaba-Aroche, E. Beier, V.M. Godínez, E.D. Barton, N. Díaz-Viloria & M.R. Pacheco 2016. Paralarvae of the complex *Sthenoteuthis oualaniensis-Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern limit of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean (April 2012). *J. Geophys. Res.*, C., 121(3): 1998-2015.
- Sarmiento, F.O. 2000. Diccionario de Ecología: Paisajes, Conservación y Desarrollo Sustentable para Latinoamérica. UNU/ CLACS/ NSF/ AMA/ CAF/ ABYA/ YALA/ CEPEIGE. Quito, Editorial ABYA-YALA. 226 p.
- Shannon, C.E., & Weaver, W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. Urbana, IL: The University of Illinois Press, 1-117.
- Shapiro, S.S. & M.B. Wilk. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples), *Biometrika*, 52: 591–611.
- Shea, E.K. & M. Vecchione. 2010. Ontogenic changes in diel vertical migration patterns compared with known allometric changes in three mesopelagic squid species suggest an expanded definition of a paralarvae. *ICES. J. Mar. Sci.*, 67(7): 1436–1443.
- Shimura, T., J. Yamamoto., Y. Kamei & Y. Sakurai. 2005. Possible spawning by the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* at Yamato Rise, Sea of Japan. *Phuket Mar. Biol. Cent. Res. Bull.*, 66: 267-273.
- Smith, P.E. & S.L. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospección de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO. Doc. Tec. Pesca, 175 pp.
- Staaf, D. J., R. I. Ruiz-Cooley, C. Elliger, Z. Lebaric, B. Campos, U. Markaida, & W. F. Gilly. (2010). Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 418, 165-178.
- Staaf, D.J., L.D. Zeidberg & W.F. Gilly. 2011. Effects of temperature on embryonic development of the Humboldt squid *Dosidicus gigas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 441: 165-175.

- Staaf, D.J., S. Camarillo-Coop, S.H.D. Haddock, A.C. Nyack, J. Payne, C.A. Salinas-Zavala, B.A. Seibel, L. Trueblood, C. Widmer & W.F. Gilly. 2008. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 88: 759–770.
- Stukel, M.R. & M.R. Landry. 2010. Contribution of picophytoplankton to carbon export in the equatorial Pacific: A reassessment of food web flux inferences from inverse models. *Limnol. Oceanogr.*, 55(6): 2669-2685.
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke & S.V. Boletzky. 1992. “Larval” and juvenile cephalopods: A manual for their identification. *Smith. Contrib. Zool.*, 513: 1-282.
- Tafur R, P. Villegas, M. Rabí & C. Yamashiro. 2001. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters. *Fish. Res.*, 54: 33-50.
- Torres-Alavés, A., T., Cavazos, C., Turrent. 2014. Land-sea thermal contrast and intensity of the North American monsoon under climate change conditions. *J. Clim.*, 27: 4566-4580.
- Torres-Hernández, M.Y. 2017. *Estructuras de mesoescala y pulsos de clorofila en la entrada al Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. Instituto Politécnico Nacional. 53 p.
- Trasviña-Castro, A, O., Aburto-Oropeza, E., Ezcurra, O. Zaytsev. 2012. Observaciones de corrientes en el Parque Nacional de Cabo Pulmo, Baja California Sur: mediciones Eulerianas en verano, otoño e inicios del invierno. *GEOS*: 32: 323-341.
- Ulate, K., C. Sánchez, A. Sánchez-Rodríguez, D. Alonso, O. Aburto-Oropeza & L. Huato-Soberani. 2016. Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Mar. Biol. Res.*, 12(4): 389-401.

- Vecchione, M. 1999. Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. *Fish. Bull.*, 97: 1025-1030.
- Vidal, E.A.G. & M. Haimovici. 1998. Feeding and the possible role of the proboscis and mucus cover in the ingestion of microorganisms by rhynchoteuthion paralarvae (cephalopoda: ommastrephidae). *Bull. Mar. Sci.*, 63(2): 305-316.
- Vidal, E.A.G., R. Villanueva, J.P. Andrade, I.G. Gleadall, J. s, N. Koueta, C. Rosas, S. Segawa, B. Grasse, R.M. Franco-Santos, C.B. Albertin, C. Caamal-Monsreal, M.E. Chimal, E. Edsinger-Gonzales, P. Gallardo, C. Le Pabic, C. Pascual, K. Roumbedakis, J. Wood. 2014. Cephalopod Culture: Current Status of Main Biological Models and Research Priorities. *Adv. Mar. Biol.*, 67: 1-98.
- Villanueva, R. 1994. Decapod crab zoeae as food for rearing cephalopod paralarvae. *Aquaculture*, 128, 143–152.
- Villanueva, R., & M. D. Norman. 2008. Biology of the planktonic stages of benthic octopuses. In: *Oceanography and Marine Biology*. CRC Press. Pp. 111-208.
- Villarroel, J.C., M.A. Vega & E. Acuña. 2001. Cefalópodos recolectados en la pesquería de crustáceos de la zona norte y centro-sur de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 36(1): 83-97.
- Vincent, W.F. 2009. Cyanobacteria. In: G.E. Likens (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters*. 226-232. Oxford: Academic Press. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/B978012370626-3.00127-7> .
- Yatsu, A., R. Tafur & C. Maravi. 1999. Embryos and rhynchoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. *Fish. Sci.*, 65(6): 904-908.
- Young, R.E. & J. Hirota. 1990. Description of *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae with evidence for spawning in Hawaiian waters. *Pacif. Sci.*, 44: 71-80.
- Young, R.E. & J. Hirota. 1998. Review of the ecology of *Sthenoteuthis oualaniensis* near the Hawaiian Archipelago. Pp. 131-143. In: Okutani, T. (Ed.) *Contributed papers to international symposium on large pelagic squids*. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokio. 269 pp.

- Young, R.E. & R.F. Harman. 1988. "Larva", "paralarvae" and "subadult" in cephalopod terminology. *Malacología*, 29(1): 201-207.
- Zaba, K.D. & D.L. Rudnick. 2016. The 2014–2015 warming anomaly in the Southern California Current System observed by underwater gliders. *Geophys. Res. Lett.* 43(3): 1241–1248.
- Zamudio, L., P. Hogan & E.J. Metzger. 2008. Summer generation of the Southern Gulf of California eddy train. *J. Geophys. Res.*, 113(C06020) <https://doi.org/10.1029/2007JC004467>
- Zaragoza N., A. Quetglas & A. Moreno. 2015. Identification guide for cephalopod paralarvae from the Mediterranean Sea. ICES Coop. Res. Rep., 324: 91 pp.
- Zeidberg, L.D. & B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104: 12948–12950.
- Zeidberg, L.D., J.L. Butler., D. Ramon., A. Cossio., K.L. Stierhoff & A. Henry. 2012. Estimation of spawning habitats of market squid (*Doryteuthis opalescens*) from field surveys of egg off Central and Southern California. *Mar. Ecol.*, 33: 326-336.