



La modificación del ecosistema marino reflejada en las poblaciones de las especies de calamares *Dosidicus gigas*, *Illex coindetii*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* y *Onykia ingens*

Dinámica y función de los calamares en los ecosistemas

Marine ecosystem change in the squid populations of *Dosidicus gigas*, *Illex coindetii*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* and *Onykia ingens*

Dynamic and function of squid species in the ecosystems

Rigoberto Rosas Luis

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) i a través del Dipòsit Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) y a través del Repositorio Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service and by the UB Digital Repository (diposit.ub.edu) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

**LA MODIFICACIÓN DEL ECOSISTEMA MARINO
REFLEJADA EN LAS POBLACIONES DE LAS ESPECIES
DE CALAMARES *Dosidicus gigas*, *Illex coindetii*, *Illex
argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* y *Onykia ingens***
Dinámica y función de los calamares en los ecosistemas



Tesis Doctoral en Ciencias del Mar

Rigoberto Rosas Luis

Universitat de Barcelona
Institut de Ciències del Mar, CSIC
Barcelona, 2013



**LA MODIFICACIÓN DEL ECOSISTEMA MARINO REFLEJADA EN
LAS POBLACIONES DE LAS ESPECIES DE CALAMARES *Dosidicus
gigas, Illex coindetii, Illex argentinus, Todarodes sagittatus, Doryteuthis gahi*
y *Onykia ingens***

Dinámica y función de los calamares en los ecosistemas

**MARINE ECOSYSTEM CHANGE IN THE SQUID POPULATIONS OF
Dosidicus gigas, Illex coindetii, Illex argentinus, Todarodes sagittatus,
*Doryteuthis gahi and Onykia ingens***

Dynamic and function of squid species in the ecosystems

Tesis Doctoral presentada por

Rigoberto Rosas Luis

Bajo la dirección de los Doctores

Dra. Pilar Sánchez Zalacain, Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona, Barcelona España

Dr. Cesar A. Salinas Zavala, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz,
México

PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR DE LA FACULTAD DE GEOLOGÍA

UNIVERSITAT DE BARCELONA

Barcelona, octubre 2013



UNIVERSITAT DE BARCELONA



LA MODIFICACIÓN DEL ECOSISTEMA MARINO REFLEJADA EN LAS POBLACIONES DE LAS ESPECIES DE CALAMARES *Dosidicus gigas*, *Illex coindetii*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* y *Onykia ingens*

Dinámica y función de los calamares en los ecosistemas

MARINE ECOSYSTEM CHANGE IN THE SQUID POPULATIONS OF *Dosidicus gigas*, *Illex coindetii*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* and *Onykia ingens*

Dynamic and function of squid species in the ecosystems

Tesis Doctoral presentada por

Rigoberto Rosas Luis

PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR DE LA FACULTAD DE GEOLOGÍA

UNIVERSITAT DE BARCELONA

Visto bueno de los directores de tesis

Dra. Pilar Sánchez Zalacain, Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona, Barcelona España

Dr. Cesar A. Salinas Zavala, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, México

y tutor

Dr. Miquel Canals Artigas

Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines

Facultat de Geologia UB

Barcelona, octubre 2013

RESUMEN

La interacción entre las especies y las variables ambientales como la temperatura superficial del mar (TSM), la salinidad, la productividad primaria (Clorofila *a*) y las variaciones de la biomasa del zooplancton fueron evaluadas para conocer el impacto que estas pueden ocasionar en las poblaciones de las especies de calamares. *I. argentinus* y *D. gigas* fueron las dos especies utilizadas para este análisis debido a la disponibilidad de datos. Ambas especies pertenecen a la familia Ommastrephidae y son abundantes en los ecosistemas y de importancia comercial para el sector pesquero. Las variables ambientales fueron integradas y comparadas por medio de análisis de series temporales, lo que definió la tendencia y los ciclos que componen a todas las series. El análisis permitió eliminar del estudio a los datos de salinidad ya que no presentaron ningún cambio expresado en las anomalías a lo largo de la serie desde 1970 hasta el 2010. Sin embargo, sí se observó una tendencia positiva en las series de anomalías de la TSM y la presencia de cambios ambientales que se pueden definir en estacionales (verano-invierno), interanuales (El Niño-La Niña) e interdecadales (periodos fríos y cálidos). Estos cambios fueron directamente relacionados con el incremento y disminución de Clorofila *a* y del zooplancton cuyas series reflejaron una tendencia acoplada a los eventos interanuales de El Niño y La Niña. El calentamiento gradual de las masas de agua de cada ciclo en la TSM y la disponibilidad de nutrientes dieron como resultado una disminución en la productividad primaria. Los años que presentaron tendencias negativas fueron 1990-1992, 1994-1996 y finales de 1997-2000 periodos que se corresponden con el fenómeno El Niño caracterizado por el incremento de la TSM.

No se encontró relación entre las variaciones en TSM con las poblaciones del calamar *D. gigas*. En este trabajo se utilizaron las estimaciones de biomasa y capturas de esta especie para correlacionar con las variables ambientales y al igual que otros autores se observó que la variación de la TSM no afecta el desarrollo de la población, debido a la dinámica y plasticidad de este organismo para habitar en diferentes profundidades en periodos de 24 horas. En el caso del calamar argentino *I. argentinus* se observó una relación positiva con el incremento de la TSM en la porción sur del área de estudio y esta se justifica con la migración de este organismo a la región sur durante los periodos cálidos. Si bien la TSM puede modificar la estructura del ecosistema, sus efectos en poblaciones de organismos dinámicos y plásticos como estas especies de calamares se verán reflejados en las relaciones tróficas principalmente

en la concentración de recursos alimentarios. En este sentido se puede describir una trama trófica afectada por la TSM y sus efectos reflejados en los organismos de niveles tróficos altos en función a la disponibilidad de alimento, por lo que se podría esperar que el efecto de la variación de la TSM se refleje en los meses u años posteriores a cada fenómeno de variación en la TSM, para *D. gigas* el período fue estimado en un año.

En consecuencia sí existe una relación directa entre la productividad primaria y la TSM, así como con las comunidades zooplanctónicas. Se puede observar como resultado de la variación de la TSM una reestructuración de las comunidades en el ecosistema y sobretodo cambios en las relaciones tróficas (relación depredador-presa) que directamente afectan a las poblaciones de calamares, ya que son especies voraces capaces de alimentarse de cualquier recurso, incluyendo especies de organismos del zooplancton. En el análisis de los datos de biomasa de *D. gigas* y clorofila *a* se encontró correlación positiva entre ambas con un año de desfase y esta relación se debe principalmente al espectro trófico de esta especie que se alimenta en gran medida de organismos consumidores primarios como peces mictófidios y el zooplancton.

Existe evidencia sobre las relaciones depredador presa de las especies de calamares y se observó que en las especies *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus* y *O. ingens* el grupo de presas más importante corresponde a la familia Myctophidae, con más de dos especies reportadas en la dieta de cada especie de calamar. Los mictófidios son un grupo de peces que se considera abundante en todos los océanos por lo que su importancia para el desarrollo de las poblaciones en los ecosistemas se incrementa. Además de los peces mictófidios existen otras especies presa que son consideradas clave para describir el desarrollo de las poblaciones de calamar y están son importantes debido a la interacción en la columna de agua. *D. gigas* en particular se ha relacionado con incrementos en biomasa de *P. planipes* en el océano Pacífico norte y con *V. lucetia* en el océano Pacífico sur, mientras que *I. coindetii* y *T. sagittatus* con el crustáceo *Pasiphaea multidentata* en el noroeste del Mar Mediterráneo, para *I. argentinus* y *O. ingens* el mictófidio *Gymnoscopelus* sp., y para *D. gahi* el grupo de los eufáusidos (*Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp. y *Thysanoessa* sp.).

Las relaciones tróficas entre estas especies de calamares y sus presas son evidentes durante el día y la noche ya que las migraciones verticales refuerzan la depredación en aguas profundas durante el día y cerca de la superficie durante la noche. Para detectar estas relaciones se

realizaron cruceros científicos de evaluación de recursos pelágicos y calamar en el océano Pacífico Sur en Perú y se detectó que las capturas de *D. gigas* coinciden con la detección de la señal de los peces mesopelágicos por métodos hidroacústicos. Los resultados de las estimaciones hidroacústicas sugieren una relación muy cercana entre este depredador y su presa, la cual fue identificada como el pez mesopelágico *V. lucetia*. *D. gigas* se alimentó principalmente de este recurso tanto en el día como en la noche en esta región, hecho que ya se había documentado para la región norte del océano Pacífico pero con una presa diferente la langostilla *Pleuroncodes planipes*.

Algunas especies presa suelen ser compartidas entre diferentes especies de calamar, esto se pudo contrastar en el océano Atlántico sur con *I. argentinus*, *O. ingens* y *D. gahi*, tres especies de calamar que han sido encontradas en la misma región. Nuestros resultados demostraron que tres especies presa son comunes para los tres calamares, estas son el calamar *D. gahi*, el grupo de eufáusidos y el pez *Salilota australis*. Y al igual que en otras especies de calamares la importancia de estas presas radica en la abundancia y disponibilidad ya que estas presas generalmente forman densos grupos o cardúmenes que facilitan su depredación. En un análisis similar pero en el noroeste del Mar Mediterráneo con *I. coindetii* y *T. sagittatus* se observó que para ambas especies las presas comunes fueron *P. multidentata* y los anfípodos *Anchilomera blossevillei* y *Phronima sedentaria*.

En forma general se observó que la TSM cambió a partir de 1999 con la disminución de los valores máximos de las series analizadas, lo cual resultó en la reestructuración de las relaciones tróficas, y los efectos se observan directamente en las poblaciones de las presas potenciales de estas especies de calamar, que pueden afectar su abundancia y distribución. Estos efectos fueron detectados con los análisis de ecología trófica que permitieron identificar las presas claves, ya que las especies de calamares abordadas en este estudio son capaces de utilizar un espectro trófico amplio pero que se enfocó a las presas más abundantes y disponibles en el ecosistema.

ABSTRACT

The interactions, between species and environmental variables such as sea surface temperature (SST), salinity, primary production (Chlorophyll *a*) and variations of biomass estimates of zooplankton, were evaluated in order to know the impact that the environmental variables can produce in the squid species. *I. argentinus* and *D. gigas* squid species were used as models because of the availability of fishery and biomass data. Both species are Ommastrephids squids and they are abundant in the ocean, also they are important resources in the fishery activity. The environmental variables were tested using time series analysis, defining the trend and cycles, this analysis eliminated the set data of salinity, because no change was observed in the time series. We observed a positive trend in the SST series and changes along the series were observed. These changes were identified as seasonal (summer-winter), interannual (El Niño-La Niña) and interdecadal (cold and warm periods). El Niño and La Niña events were related with the positive and negative tendency of the chlorophyll *a* and zooplankton. The gradual warming of the water masses in everyone cycle of the SST and the availability of nutrients produced a decrease in the primary production that was represented during 1990-1992, 1994-1996 and at the end of 1997 to 2000. These periods correspond to the El Niño event characterized by an increase in the SST.

No relation was found between the SST and *D. gigas* populations. We used the biomass estimates and catches of *D. gigas* to relate with the environmental variables, and as other authors we observed that the SST variability did not have effects on the development of this squid, a result of the dynamic and plasticity of this species. In the other hand, *I. argentinus* squid was positive related with the SST in the south part of the Patagonian shelf, result related to the migration from the Brazilian waters to the south distribution area when good conditions are resulted of the water warming. It is clear that the SST can modify the ecosystem structure, but the effects in biological populations, such as the dynamic squid species, are represented in the trophic relationships mainly by the concentration of feeding resources of these predators. In this way we can describe a trophic web affected by the SST and the effects reflected in the organisms with low trophic level and then to high levels according to the availability of food, so that the effects of the SST variability can be reflected in these squid *D. gigas* and *I. argentinus* populations with months or a year of delay, we determinate that the effects can be observed with a year delay.

As a result of the interaction between the primary production, the SST and the zooplankton populations we observed a restructuring of the ecosystem community and also we observed changes in the trophic relationships with predators, which directly have effects on the squid populations due to they can feed on different prey resources inclusive zooplankton species. In the analysis of the *D. gigas* biomass and chlorophyll *a*, we found a positive correlation when a year delay was applied, and that can be a result of the trophic habits of this squid which feed on preys that are mainly primary consumer, and even of zooplankton species.

The evidence of trophic habits in *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, *D. gahi* and *O. ingens* show that the main prey in the diet is the myctophid fish group, which is represented by more than two species. The myctophid fish are considered as a wide distribution and high abundance in the ocean so that they are important for predators. Other fish species were important in the feeding habits and they were considered as key for the development of squid populations. *D. gigas* in particular was related with the increase of *Pleuroncodes planipes* in the North Pacific Ocean and with *V. lucetia* in the South, while *I. coindetii* and *T. sagittatus* were related with the crustacean *Pasiphaea multidentata* in the Northwestern Mediterranean. *I. argentinus* and *O. ingens* were related to the myctophid *Gymnoscopelus* sp., and *D. gahi* with the euphausiids *Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp. and *Thysanessa* sp.

The trophic relationships between these squid species and their preys are evident during night and daytime because the vertical migrations, which enforce the predation on these feeding resources in deeper waters during day and near to the surface water during night. In order to know these relations, research cruises were performed in the south Pacific off Peru and we detected coincidences between the acoustical signals of *D. gigas* with the mesopelagic fish. Even the acoustical results showed a close relation between predator and prey, in this case we detected that *V. lucetia* was the main prey for *D. gigas*, because *D. gigas* fed on this fish during day and even night, this behavior had been observed between *D. gigas* and *P. planipes* in the North Pacific Ocean.

Some prey species can be used by different squid species, and we observed this interaction in the South Atlantic Ocean, because of *I. argentinus*, *O. ingens* and *D. gahi* were found in the same area and they fed on *D. gahi*, euphausiids and the fish *Salilota australis*. The importance of these prey are according to their availability for predators and abundance, due to they form

patches of high abundance in the column water. In the same analysis in the northwestern Mediterranean with *I. coindetii* and *T. sagittatus* we found that both species preyed on *P. multidentata* and the amphipods *Anchilomera blossevillei* and *Phronima sedentaria*.

Generally we observed that the SST changed during 1999 and a decrease in the maximum values in the time series was observed. As a result we got a restructure of the trophic relationships, and mainly in the prey populations, which were potential preys of our squid species. The ecosystem restructuring and the good conditions during warming events were the main vehicles that these squid species used to move and change their distribution and abundance. And finally the trophic ecology permitted us to identify the key preys in the wide trophic habits of the six squids of this study.

Resum

La interacció entre les espècies i les variables ambientals com la temperatura superficial del mar (TSM), salinitat, productivitat primària (Clorofil·la a) i les estimacions de la biomassa del zooplàncton foren avaluades per conèixer l' impacte que aquestes poden ocasionar dins les poblacions de les espècies de calamars. *I. argentinus* i *D. gigas* han estat les dues espècies utilitzades per aquesta anàlisi degut a la disponibilitat de les seves dades. Ambdues espècies pertanyen a la família Ommastrephidae i són tant abundants als ecosistemes com importants comercialment pel sector pesquer. Les variables ambientals foren integrades i comparades mitjançant unes anàlisi de sèries de temps i han definit la tendència i els cicles que componen totes les sèries. L' anàlisi va permetre eliminar de l' estudi les dades de salinitat ja que no van presentar cap canvi expressat dins les anomalies al llarg de la sèrie desde 1970 fins el 2010, tot i així es va observar una tendència positiva a les sèries d' anomalies de la TSM i la presència de canvis ambientals que es poden definir en estacionals (estiu-hivern), interanuals (El Niño-La Niña) i interdecadals (períodes freds i càlids). Aquests canvis van ser directament relacionats amb l' increment i disminució de Clorofil·la a i el zooplàncton, les sèries de les quals van reflexar una tendència acoblada als events interanuals de El Niño i La Niña. L' escalfament gradual de les masses d' aigua de cada cicle a la TSM i la disponibilitat de nutrients van donar com a resultat una disminució en la productivitat primària. Els anys que varen presentar tendències negatives varen ser 1990-1992, 1994-1996 i finals de 1997-2000, períodes que es corresponen amb el fenomen de El Niño caracteritzat per l' increment de la TSM.

No es va trobar relació entre les variacions de TSM i les poblacions de calamar *D. gigas*. En aquest treball es van utilitzar les estimacions de biomassa i captures d' aquesta espècie per correlacionar-les amb les variables ambientals i, com d' altres autors ho han fet, es va observar que la variació de la TSM no afecta al desenvolupament de la població a causa de la dinàmica i plasticitat d' aquest organisme per habitar en diferents profunditats en períodes de 24 hores. En el cas del calamar argentí *I. argentinus* es va observar una relació positiva amb l' increment de la TSM a la porció sur de l' àrea d' estudi, i aquesta es justifica amb la migració d' aquest organisme a la regió sur durant els períodes càlids. Si bé la TSM pot modificar l' estructura de l' ecosistema, els seus efectes dins les poblacions d' organismes dinàmics i plàstics, com ho són aquestes espècies de calamars, es veuran majorment reflectits a les

relacions tròfiques, principalment en la concentració de recursos alimentaris. En aquest sentit es pot descriure una trama tròfica afectada per la TSM i els seus efectes reflectits en els organismes de nivells tròfics alts en funció a la disponibilitat d' aliment, pel que es podria esperar que l' efecte de la variació de la TSM es reflecteixi dins els mesos o anys posteriors a cada fenòmen de variació en la TSM, per *D. gigas* el període estimat va ser d' un any.

En conseqüència si existeix una relació directe entre la productivitat primària i la TSM, així com amb les comunitats zooplantòniques, es pot observar com a resultat de la variació de la TSM una reestructuració de les comunitats dins l' ecosistema i sobretot canvis en les relacions tròfiques (relació depredador-presa) que directament afecten a les poblacions de calamars, ja que són espècies voraces capaces d' alimentar-se de qualsevol recurs incloent-hi espècies d' organismes consumidors primaris com els peixos mictòfids i el zooplàncton.

Existeix una evidència sobre les relacions depredador presa de les espècies de calamars i es va observar que en les espècies *D.gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus* i *O. ingens* el grup de preses majorment representat correspon a la família Myctophidae amb més de dues espècies reportades a la dieta de cada espècie de calamar. Els mictòfids són un grup de peixos considerat abundant a tots els oceans, pel que la seva importància pel desenvolupament de les poblacions dins els ecosistemes s' incrementa. A part dels peixos mictòfids es donen altres espècies presa que són considerades clau pel desenvolupament de les poblacions de calamar i són importants degut a la interacció en la columna d' aigua. *D. gigas* en particular s' ha relacionat amb increments en biomassa de *P. planipes* l' oceà Pacífic nord i amb *V. lucetia* a l' oceà Pacífic sud., mentre que *I. coindetii* i *T. sagittatus* amb el crustàci *Pasiphaea multidentata* al nord del Mar Mediterrani, per *I. argentinus* i *O. ingens* el mictòfid *Gymnoscopelus* sp., i per *D. gahi* el grup del eufàusids (*Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp. i *Thysanoessa* sp.).

Les relacions tròfiques entre aquestes espècies de calamars i les seves preses són evidents durant el dia i la nit ja que les migracions verticals reforcen la depredació en aigües profundes durant el dia i prop de la superfície durant la nit. Per detectar aquestes relacions es van realitzar creuers científics d' avaluació de recursos pel·làgics i calamar a l' oceà Pacífic Sud Perú i es va detectar que les captures de *D. gigas* coincideixen amb la detecció de la senyal dels peixos mesopel·làgics mitjançant mètodes hidroacústics. Els resultats de les estimacions hidroacústiques suggereixen una relació molt propera entre aquest depredador i la seva presa,

la qual va ser identificada com a peix mesopel·làgic *V. lucetia*. *D. gigas* es va alimentar principalment d'aquest recurs tant de dia com de nit dins aquesta regió, fet que ja es va documentar per la regió nord de l'oceà Pacífic però amb una presa diferent, la llagosteta *Pleuroncodes planipes*.

Algunes espècies presa acostumen a ser compartides entre diferents espècies de calamar, això es va poder contrastar a l'oceà Atlàntic sud amb *I. argentinus*, *O. ingens* i *D. gahi*, tres espècies de calamar que han estat trobades a la mateixa regió. Els nostres resultats van demostrar que tres espècies presa són comunes pels tres calamars, aquestes són el calamar *D. gahi*, el grup dels eufàusids i el peix *Salilota australis*. I de la mateixa manera que en altres espècies de calamars, la importància d'aquestes preses radica en l'abundància y disponibilitat, ja que aquestes preses generalment formen densos emplastres que faciliten la seva depredació. En una anàlisi similar però al nord-est del Mar Mediterrani amb *I. coindetii* i *T. sagittatus* s'observà que per ambdues espècies les preses comuns varen ser *P. multidentata* i els amfípodes *Anchilomera blossevillei* i *Phronima sedentaria*.

De forma general s'observà que la TSM va canviar a partir de 1999 amb la disminució dels valors màxims de les sèries analitzades, la qual cosa va esdevenir en la reestructuració de les relacions tròfiques, i els efectes s'observen directament a les poblacions de les preses potencials d'aquestes espècies de calamar, que poden afectar tant la seva abundància com la seva distribució. Aquests efectes foren detectats mitjançant les anàlisi d'ecologia tròfica que van permetre identificar les preses clau, ja que les espècies de calamars abordades en aquest estudi són capaces d'utilitzar un espectre tròfic ampli, però enfocat a les preses més abundants i disponibles dins l'ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Lo primero que viene a mi mente es agradecer a la persona que me dio la vida, mi madre Paz Luis Cortes, gracias por apoyar a este loco biólogo marino en todas sus aventuras y en la mayor de todas, mi formación doctoral. A toda mi familia y hermanos; Gerardo, Ma. de los Ángeles, Miguel, José y Carlos, con sus palabras de aliento y perseverancia me impulsaron y dieron fuerzas para hacer un buen trabajo.

Mi primera experiencia en el mundo de la ciencia fue a los 16 años en el Colegio de Ciencias y Humanidades cuando me invitaron a participar en un grupo de química para aislar ácido acetil salicílico. Después de varios años estoy agradecido a los profesores que me han impulsado a continuar en este camino de descubrimiento; mi profesora de física Erika Rencillas quien fue mi primer orientador en Biología Marina y a quien estoy sumamente agradecido ya que sin su ayuda nunca hubiera podido continuar mi camino hacia el mar, el Dr. Cesar Augusto Salinas Zavala quien me aceptó como miembro de su grupo de investigación y quien me instruyó en el mundo de los calamares en México, te estoy muy agradecido por todas las charlas y cervezas que me ayudaron a crear mi proyecto doctoral, a la Dra. Carmen Yamashiro y Dr. Marco Espino del IMARPE por su apoyo y orientación en el mundo de los calamares del Pacífico Sur, la Dra. Dana Isela Arizmendi Rodríguez quien con sus palabras me ayudó a superar etapas difíciles en este proceso, y finalmente a la Dra. Pilar Sánchez del ICM-CSIC por su confianza y apoyo al recibirme como estudiante doctoral en esta parte del Mar Mediterráneo.

Esta etapa de mi preparación profesional me permitió conocer a mucha gente que ahora son mis amigos y a los que les agradezco los momentos de desastres que me ayudaron a desconectarme de mis calamares; Christian Guiriguet en el mundo de los cortometrajes y la bicicleta, Alfredo Montalvo y Miren Sequerra con las charlas sobre lo importante que es el tiempo y los mágicos momentos de vivir. Mariela Gross, Martha Vázquez, Paula Belmar, Xisca Manresa, Montserrat Esparó y Jordi Batalla mis hermanos adoptados en Barcelona con esos desayunos, comidas y cenas discutiendo sobre el futuro y los amores, gracias por estar aquí. La peña escaladora tanto en la Foixarda como en la montaña, otra de mis pasiones en la vida. La familia Pablos; Janet Castillo, José Luis Pablos, Ricardo Castillo y Ricardo Pablos, mi familia en estas tierras, gracias por todo el apoyo en buenos y malos momentos.

Espero no olvidar a nadie y si lo he hecho es sin querer, en mi defensa diré que es por el estrés de terminar la tesis. Gracias a todos por apoyarme y darme fuerzas para llevar a correcta conclusión mi doctorado.

RECONOCIMIENTOS

Este doctorado no hubiera sido posible sin el apoyo, en orden cronológico.

Dr. Miquel Canals de la Universitat de Barcelona quien me orientó en todo el proceso para integrarme en el mundo estudiantil y científico de Barcelona.

El Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología México por medio de la beca de posgrado al extranjero No. 201348, sin este apoyo las posibilidades de hacer el doctorado hubiera sido nulas.

Al Instituto de Ciencias del Mar y a la Dra. Pilar Sánchez y el Dr. Roguer Villanueva del ICM por darme todas las facilidades de desarrollar las ideas que se plantean en esta tesis doctoral.

A los investigadores del proyecto Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California, el Dr. José Gómez, al Dr. Gilberto Gaxiola Castro y al Dr. Reginaldo Durazo por permitirme hacer uso de los datos de tantas campañas oceanográficas.

Al Instituto del Mar del Perú, a la Dra. Carmen Yamashiro, al Dr. Marco Espino y al Dr. Ramiro Castillo quienes fueron los contactos claves para poder hacer las colaboraciones y discutir la dinámica de *Dosidicus gigas*.

Al Dr. José Luis del Río del Instituto Español de Oceanografía con quien aborde la problemática de *Illex argentinus*.

Quiero reconocer el apoyo recibido de los colaboradores M. C. Ana R. Alegre Norsa, el Dr. Rodolfo M. Cornejo Urbina, Ricardo Tafur Jiménez y el Dr. Julio M. Portela quienes formaron parte de investigaciones y discusiones de las problemáticas en las que están inmersas las especies de calamares de este proyecto doctoral.

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	v
RESUM.....	ix
AGRADECIMIENTOS	xiii
RECONOCIMIENTOS	xv
ÍNDICE	xvii
PRESENTACIÓN DE LA TESIS.....	xx
CAPITULO I: INTRODUCCIÓN	1
LA SUCESIÓN ECOLÓGICA COMO PROCESO EN EL DESARROLLO DE LOS ECOSISTEMAS	3
CALAMARES EN LOS ECOSISTEMAS	3
PRINCIPALES ESPECIES DE CALAMARES EN LOS OCÉANOS.....	7
<i>DOSIDICUS GIGAS, ILLEX ARGENTINUS, ILLEX COINDETII, TODARODES SAGITTATUS, DORYTEUTHIS GAHI Y ONYKIA INGENS EN LAS REDES TRÓFICAS DE LOS ECOSISTEMAS</i>	11
<i>Dosidicus gigas</i>	11
<i>Illex argentinus</i>	15
<i>Illex coindetii</i>	17
<i>Todarodes sagittatus</i>	19
<i>Doryteuthis gahi</i>	21
<i>Onykia ingens</i>	23
ÁREAS DE ESTUDIO.....	25
Sistemas de Corrientes: México	26
Sistemas de corrientes: Perú	29
Sistemas de corrientes: Patagonia	31
Sistema de corrientes: Mar Mediterráneo Noroccidental	32
OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	35
Objetivos específicos.....	35
MATERIALES Y METODOS.....	37
VARIABILIDAD AMBIENTAL.....	37
Series históricas de TSM, S y Cl.....	37
Selección y estandarización de las series.....	41
Validación de los valores de temperatura en las diferentes fuentes (IMECOCAL y NC-CIB).....	43
Anomalías, transformación, estandarización y análisis espectral de las series de TSM, S, Cl a y Zooplanctón.....	44
Análisis de regresión lineal mutiple.....	47
ECOLOGÍA TRÓFICA.....	49
Análisis de contenidos estomacales.....	49
INTERACCIÓN DE PREDADOR PRESA <i>DOSIDICUS GIGAS</i> Y <i>VINCIGUERRIA LUCETIA</i>	51
Datos acústicos.....	51
Consumo de <i>V. lucetia</i> por <i>D. gigas</i>	52
	xvii

CAPITULO II: RESULTADOS.....	53
VARIABILIDAD AMBIENTAL.....	54
Inside of the relationships of two Ommastrephid squids, the jumbo squid <i>Dosidicus gigas</i> and the short-finned squid <i>Illex argentinus</i> , with the environmental variability....	55
ABSTRACT.....	56
Resumen.....	56
INTRODUCTION.....	57
METHOD.....	58
RESULTS.....	64
Anomalies and trends in the SST, Chl and Zoo cycles.....	64
Catch and biomass	67
Relationships between <i>D. gigas</i> and <i>I. argentinus</i> catches and biomass and the factors SST, Chl and Zoo.....	69
DISCUSSION.....	70
Anomalies and trends in the SST, Chl and Zoo cycles.....	70
Catches and biomass	71
Relationships between <i>D. gigas</i> and <i>I. argentinus</i> catches and biomass and the factors SST, Chl and Zoo.....	73
ACKNOWLEDGEMENTS.....	74
RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS.....	75
Trophic habits of the Ommastrephid squid <i>Illex coindetii</i> and <i>Todarodes sagittatus</i> in the Northwestern Mediterranean Sea.....	76
Abstract.....	76
Resumen.....	77
INTRODUCTION.....	77
MATERIAL AND METHOD.....	78
RESULTS.....	80
Stomach fullness.....	80
Diet.....	81
Fish.....	81
Crustaceans.....	82
Molluscs.....	82
Diet by size interval.....	87
Common prey items in <i>I. coindetii</i> and <i>T. sagittatus</i>	88
DISCUSSION.....	90
ACKNOWLEDGEMENTS.....	92
Feeding habits and trophic interactions of <i>Doryteuthis gahi</i> , <i>Illex argentinus</i> and <i>Onykia ingens</i> with the marine ecosystem off the Patagonian Shelf.....	93
ABSTRACT.....	94
Resumen.....	94
INTRODUCTION	95
MATERIAL AND METHOD.....	96
RESULTS.....	99
Stomach fullness.....	99

Diet.....	103
<i>Doryteuthis gahi</i> diet.....	103
<i>Illex argentinus</i> diet.....	103
<i>Onykia ingens</i> diet.....	104
Diet by size range	104
Common prey item in <i>D. gahi</i> , <i>I. argentinus</i> and <i>O. ingens</i>	104
DISCUSSION.....	108
ACKNOWLEDGEMENTS.....	110
Trophic relationships between the jumbo squid (<i>Dosidicus gigas</i>) and the lightfish (<i>Vinciguerria lucetia</i>) in the Humboldt Current System off Peru.....	111
ABSTRACT.....	112
Resumen.....	112
INTRODUCTION.....	113
MATERIAL AND METHODS.....	115
Biological data.....	115
Acoustic data.....	117
Consumption of <i>V. lucetia</i>	120
RESULTS.....	121
Diet description.....	121
Acoustic observation of distribution patterns between <i>D. gigas</i> and <i>V. lucetia</i>	124
Consumption of <i>V. lucetia</i> by <i>D. gigas</i>	124
DISCUSSION.....	126
ACKNOWLEDGEMENTS.....	128
CAPITULO III: DISCUSIÓN GENERAL.....	129
VARIABILIDAD AMBIENTAL EN LAS POBLACIONES DE <i>D. GIGAS</i> Y <i>I. ARGENTINUS</i>	131
RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS.....	133
CAPITULO IV: CONCLUSIONES.....	139
VARIABILIDAD AMBIENTAL EN LAS POBLACIONES DE <i>D. GIGAS</i> Y <i>I. ARGENTINUS</i>	141
RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS.....	142
CONCLUSIONES POR OBJETIVOS PLANTEADOS.....	145
CAPITULO V: BIBLIOGRAFÍA.....	147
ANEXO 1: ABREVIATURAS.....	169
ABREVIATURAS ESPAÑOL.....	171
ENGLISH ABBREVIATIONS.....	173
ANEXO 2: LISTADO DE ESPECIES	175
ANEXO 3: PUBLICACIONES	179

PRESENTACIÓN DE LA TESIS

Dentro de la investigación desarrollada en esta tesis doctoral se hace notar la importancia que representa la ecología trófica en el estudio de los ecosistemas y las interacciones que las poblaciones de calamares pueden mantener con otras especies y variables ambientales. Para poder contrastar estas ideas fue necesario identificar las relaciones entre variables ambientales y las poblaciones de calamares, así como determinar que especies son las de mayor importancia en el estudio de los ecosistemas marinos.

La tesis se encuentra organizada en una introducción donde se explica la importancia de los cefalópodos y las especies de calamares en el océano y la justificación de esta investigación, la descripción de las especies y sus principales áreas de captura; un apartado de objetivos y premisas; la descripción general de la metodología aplicada; los resultados, divididos en dos secciones: la primera referida a las relaciones entre la evolución de las poblaciones de dos especies de calamares y las variables físicas (se presenta la información del artículo sometido a revisión), y el segundo donde se abordan las relaciones tróficas y la interacción en los ecosistemas (se presenta la información de tres artículos de los cuales dos han sido publicados y uno más se encuentra aceptado para su publicación con revisión menor); finalmente se encuentra una discusión general de los resultados y las conclusiones finales del trabajo doctoral.

Para concluir con la estructura de la tesis en forma anexa se presentan tres trabajos que fueron publicados. El primero es una divulgación científica citada en la introducción de la tesis y los dos restantes corresponden a los trabajos publicados por revistas científicas indexadas (Science Citation Index).

CAPITULO I:

INTRODUCCIÓN

LA SUCESIÓN ECOLÓGICA COMO PROCESO EN EL DESARROLLO DE LOS ECOSISTEMAS

Durante el proceso de desarrollo de un ecosistema cabe esperar que se produzcan cambios sutiles en el patrón de funcionamiento de las cadenas alimenticias. En las primeras fases, es debido a la poca diversidad y a que las relaciones alimenticias suelen ser simples y lineales. Es más, la utilización heterótrofa de la producción neta se realiza sobre todo vía cadenas alimenticias originadas en los productores primarios. Por el contrario, en los niveles de mayor madurez, las cadenas se convierten en redes complejas, en las que la mayor parte de la energía de origen biológico es transportada por rutas de tipo detritico. La mayor parte de lo consumido proviene del detritus, a través de mecanismos lentos y complejos que incluyen interacciones entre animales y microorganismos de las que aún se tiene poco conocimiento. El tiempo que requiere una sucesión ininterrumpida facilita el establecimiento de asociaciones muy íntimas y de adaptaciones recíprocas entre animales y productores, entre las que destacan el control por realimentación entre plantas y herbívoros, y la presión de los depredadores sobre los herbívoros. Estos mecanismos permiten a la comunidad biológica mantener una estructura orgánica compleja y de gran tamaño, que mitiga las perturbaciones del entorno físico. Una situación de estrés agudo o cambios demasiado rápidos producidos por fuerzas externas o internas pueden destruir estos mecanismos de protección y permitir crecimientos acelerados de ciertas especies.

CALAMARES EN LOS ECOSISTEMAS*

*Información publicada como: Rosas-Luis R. 2012. Calamares dominan el océano y los mares mexicanos. *Biodiversitas*, 100: 11-16

Las especies de calamares, dentro del grupo de los cefalópodos, se han considerado como organismos de importancia comercial y ecológica debido a la plasticidad específica y dinámica poblacional dentro de los ecosistemas. Algunas especies de calamares presentan adaptaciones a los diferentes ámbitos marinos, entre estas adaptaciones se encuentra que los calamares del genero *Lolliguncula* pueden vivir y reproducirse en aguas con salinidades de 17‰, algunas otras del Mar Rojo y las costas del sur de la península Ibérica en hábitats con salinidades mayores a 37‰, y en el Mar de Marmara en salinidades entre 25 y 18 ‰ (Pierce *et al.*, 2010). La plasticidad de estos organismos los llevó a colonizar prácticamente

toda el área marina, se les encuentra desde la zona intermareal hasta más de 5000 m de profundidad. Esta amplia distribución en la columna de agua propicia que se realicen migraciones verticales que han sido documentadas en varias familias, los calamares Ommastréfidos, en especial *Dosidicus gigas* realizan migraciones verticales que van desde los 20m hasta más de 1000 metros durante la noche y de los 600 m a más de 1000m durante el día (Gilly *et al.*, 2006). La abundancia de los calamares depende del tipo de especie, pero se ha planteado que esta varía de acuerdo al hábitat y la estacionalidad (Haimovici & Álvarez-Pérez, 1990; Jackson *et al.*, 1998; Quetglas & Morales-Nin, 2004; Arkhipkin *et al.*, 2006; Bazzino *et al.*, 2007), pudiendo encontrar pequeños grupos de calamares de apenas unas docenas de individuos a grupos gigantescos de especies oceánicas o neríticas con millones de individuos como lo observado en *Illex argentinus* en el Atlántico Sur la Patagonia.

De manera general se ha propuesto que la biomasa de este grupo está incrementándose por efecto de la disminución de los depredadores (Caddy & Rodhouse, 1998) y si se considera que los calamares son un grupo intermedio en la red alimenticia y que los cambios en abundancia de las especies intermedias pueden influir tanto en el tamaño como en la distribución de las poblaciones de sus depredadores (Caddy & Rodhouse, 1998) en el flujo de energía y biomasa en el ecosistema debido a las interacciones inter e intraespecíficas (Diehl, 1992) y en el control de los flujos y transferencia de energía que afectan la diversidad en el ecosistema, se puede hacer referencia a que los calamares podrían ser un indicador de los cambios que el ecosistema está sufriendo. Su abundancia y amplia distribución los colocan como organismos ecológicamente muy importantes; son presa de un gran número de especies de peces, mamíferos marinos, aves e incluso de ellos mismos (canibalismo); y como depredadores son organismos voraces capaces de atacar una gran variedad de presas. En general la distribución se encuentra definida por la abundancia y localización de las presas, por lo que los cambios en las abundancias de estas pueden definirnos patrones de distribución y nos permitirán predecir cuál será el funcionamiento de las poblaciones de calamares en el futuro, a la vez es importante evaluar cuáles son las consecuencias que la pesca ha traído a los depredadores de calamares, ya que su abundancia y distribución han cambiado en las últimas décadas. Las especies *D. gigas* y *I. argentinus* se han visto beneficiadas con la disminución en su depredación, ya que su rango en distribución y abundancia ha incrementado, reflejándose en un aumento en la depredación y una mayor variación en sus presas (Fig. 1).

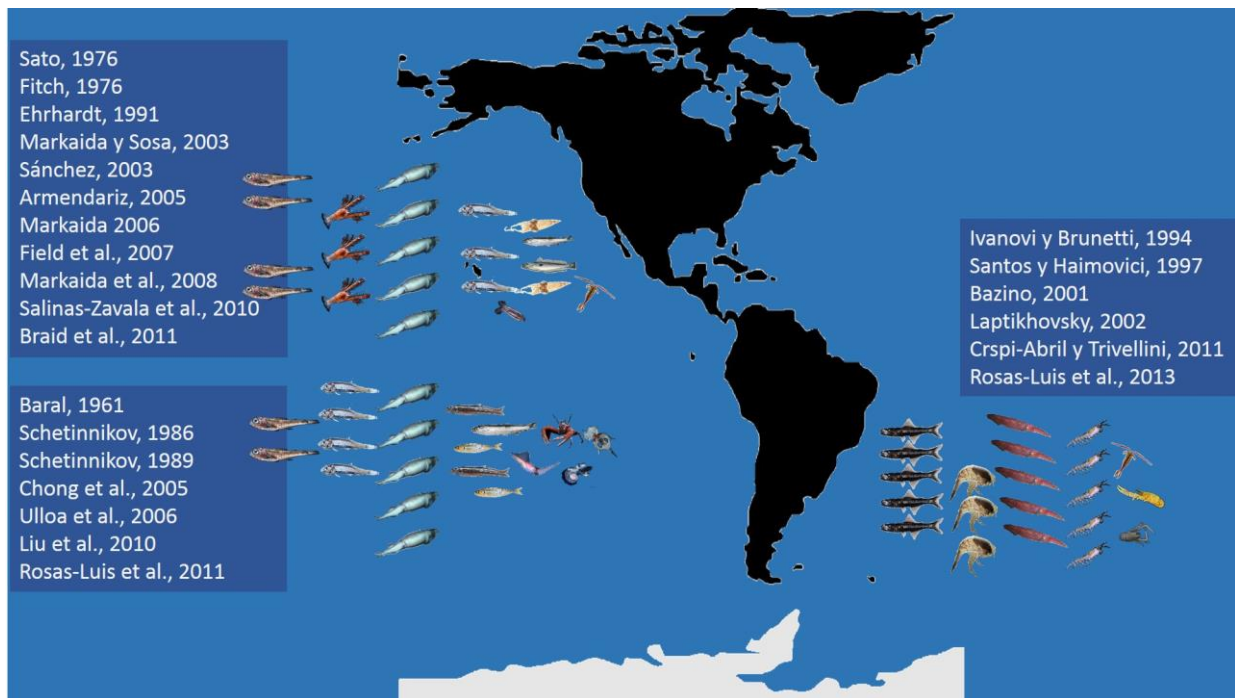


Figura 1.- Alimentación de *D. gigas* en el Océano Pacífico (Peces Mictófidios, langostilla pelágica, calamares, peces demersales, otros) y *I. argentinus* en el Atlántico Sur. (Peces Mictófidios, anfípodos *Themisto gaudichaudi*, calamares, eufaúsidos, otros).

Analizando las capturas de cefalópodos durante todo el tiempo que han sido sujetos de pesca se observa un incremento considerable a través del tiempo. Para poder entender este fenómeno algunos autores como Caddy & Rodhouse en 1998 propusieron que la disminución en la biomasa de los depredadores es uno de los principales factores que están provocando que la biomasa de los cefalópodos se incremente, provocando una reestructuración de las redes y sistemas tróficos a nivel global, debido a las relaciones depredador-presa existentes entre las poblaciones. Este cambio en los ecosistemas puede darse si un grupo sale del equilibrio desencadenando efectos positivos y negativos en los otros grupos, y su principal causa es la disminución en la depredación (Rinaldi, 1994; Heikkila, 1997), y como ya se ha observado que a nivel mundial la población de depredadores tope está en declive (Caddy & Rodhouse, 1998) es posible esperar que sus presas, principalmente calamares, se vean beneficiadas incrementando y expandiendo su distribución y biomasa y lograr un mayor tamaño.

Reconociendo que existe la evidencia en el aumento de la biomasa y distribución de las especies de calamares en el ecosistema y que los estudios se han enfocado en determinar relaciones directas entre las series temporales de temperatura y salinidad y el decremento de los depredadores tope, se propone este trabajo doctoral que enfocó sus objetivos en describir la relación que puede existir entre algunas otras variables ambientales y biológicas como lo son la clorofila *a*, la biomasa zooplanctónica y sobre todo las relaciones depredador presa.

Para poder obtener los resultados deseados se presenta la tesis en dos apartados referentes el primero a las correlaciones entre series temporales de temperatura superficial del mar, salinidad, clorofila *a*, zooplancton, con las capturas y estimaciones de biomasa de dos especies de calamares ommastreífidos *D. gigas* y *I. argentinus*.

El segundo apartado de resultados se enfoca en determinar la ecología trófica de seis especies de calamares (*D.gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, *D. gahi* y *O. ingens*) que se pueden considerar de importancia para el desarrollo de los ecosistemas y de las actividades pesqueras en el océano. Como se verá en esta tesis la ecología trófica es un complemento idóneo para entender la evolución de las poblaciones de calamares que al ser organismos dinámicos y de gran adaptabilidad pueden responder de forma diferente a las variaciones ambientales a las que son expuestos.

PRINCIPALES ESPECIES DE CALAMARES EN LOS OCÉANOS

Existen más de 300 especies de calamares del Orden Teuthida, que corresponden a 28 familias oceánicas distribuidas en todas las latitudes y en todos los ambientes marinos registrados (Jereb *et al.*, 2010). Alrededor de la década de 1970 los calamares eran considerados como organismos secundarios y de poca relevancia en las investigaciones marinas, ya que no representaban impacto en las pesquerías o en los censos de la vida marina (Fig. 3). A partir de 1980, cuando las poblaciones de los principales recursos pesqueros y de los grandes depredadores experimentan un declive importante, los calamares comienzan a ser reconocidos en la investigación de los océanos. Desde esa fecha los reportes de avistamiento de calamares en todo el planeta se incrementan y en las regiones pesqueras como México, Perú, Argentina, Sudáfrica y el Mar Mediterráneo se reportan capturas altas (Fig. 3).

El interés por los calamares a nivel global fue reforzado con la aparición de ejemplares de diferentes formas y sobre todo tallas. El calamar gigante más grande registrado fue uno de la especie *Architeuthis dux* (Kraken), con una longitud total de 22 metros, en las aguas del océano Atlántico (Guerra *et al.*, 2006). Sin embargo éste no es el único representante gigante en las aguas oceánicas, existen al menos 11 especies más de calamares gigantes entre las que se encuentran *Mesonychoteuthis hamiltoni* (9 m), *Onykia robusta* (5 m), *Dosidicus gigas* (5 m), *Ommastrephes bartramii*, *Taningia danae*, *Onykia ingens*, *Kondakovia longimana*, *Thysanoteuthis rhombus* y *Onykia* sp. (2 m), *Todarodes sagittatus* (1.5 m).

Las capturas de calamares han representado un incremento substancial a partir de la década de los 70's incluyendo 12 especies de las familias, Ommastrephidae y Loliginidae (Fig. 2). Del total de capturas identificadas el 46% corresponde a *I. argentinus* y *Todarodes pacificus*, 24% se puede atribuir a otros Ommastréfidos principalmente *D. gigas*, y el resto a otros calamares entre los que destaca *Doryteuthis gahi*, especie que a partir del 2002 ha reportado capturas elevadas (FAO, 2012).

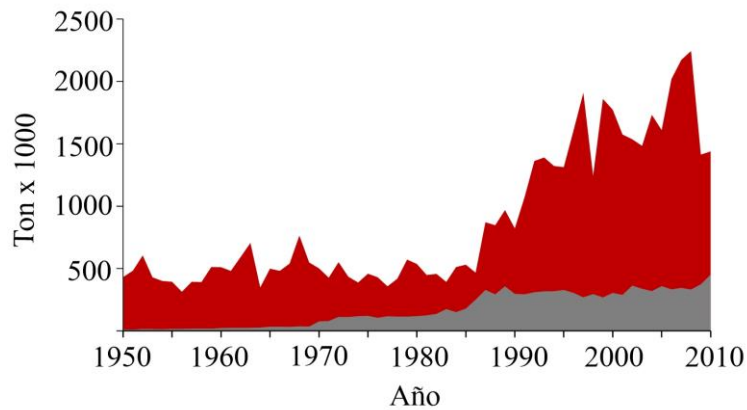


Figura 2.- Histórico de las capturas de las familias Ommastrephidae en rojo y Loliginidae en gris.

Las once principales especies que sostienen las capturas se encuentran distribuidas en diferentes regiones geográficas comprendidas en todos los océanos, desde las aguas más frías de ambos polos hasta las aguas cálidas de los trópicos, incluyendo el Mar Mediterráneo y el Mar del Norte, (Figura 3 y 4).

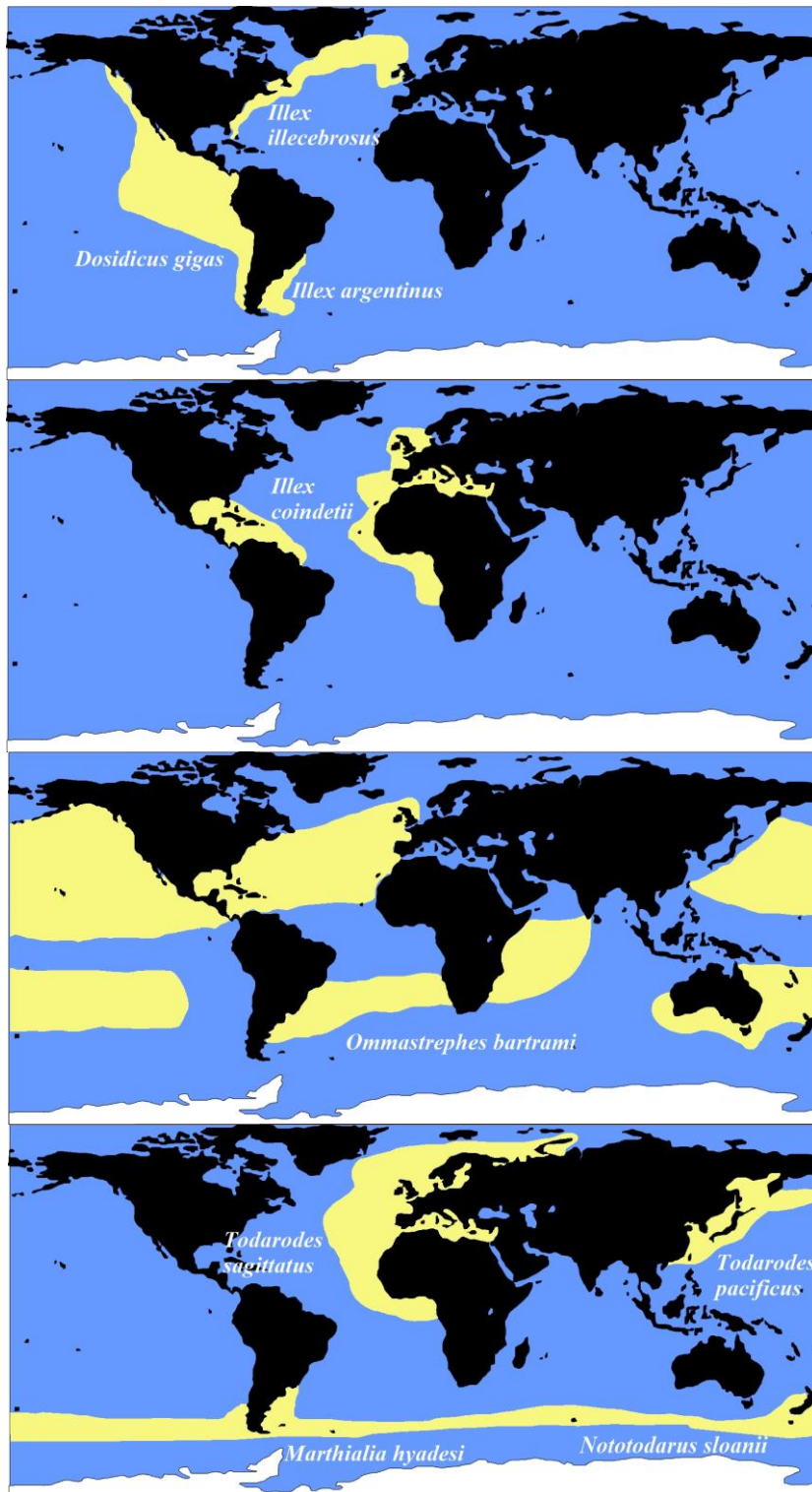


Figura 3.- Distribución de las principales especies de la familia Ommastrephidae reportadas en las capturas mundiales.

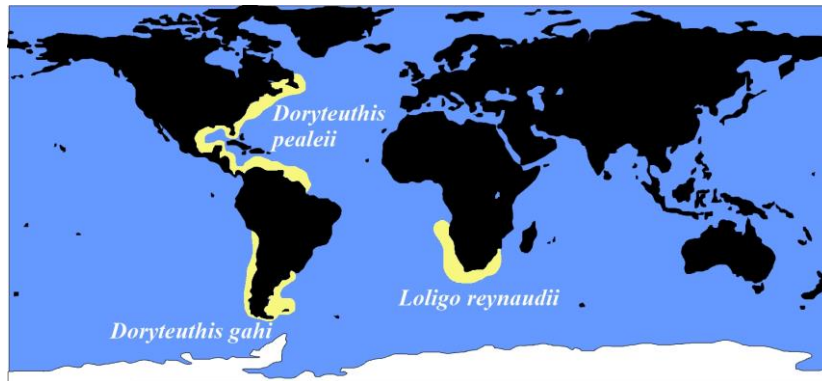


Figura 4.- Distribución de las principales especies de la familia Loliginidae reportadas en las capturas mundiales.

Según FAO, 2012, dentro de la familia Ommastrephidae, en el océano Pacífico, *D. gigas* y *T. pacificus* son las dos principales especies, en el océano Atlántico las especies *Illex illecebrosus*, *Illex coindetii*, *I. argentinus* y *T. sagittatus* son las de mayor importancia. *O. bartramii*, *Martyalia hyadesi* y *Nototodarus sloanii* son las otras especies de Ommastréfidos que se encuentra presentes en las capturas. Los calamares loliginidos de mayor importancia son las especies *D. gahi*, *D. pealeii* y *Loligo reynaudii*. Estas especies de calamar han incrementado su presencia en las capturas a partir de la década de los 90's, y para el año 2002 ya se consideraron de importancia comercial para el sector pesquero. La familia Onychoteuthidae ha registrado presencia en las capturas a partir del año 2005 y las dos especies representadas son *O. ingens* en el Atlántico sur y *O. robusta* en el Pacífico norte, de estas dos especies *O. ingens* es la única que se ha mantenido en las estadísticas pesqueras.

DOSIDICUS GIGAS, *ILLEX ARGENTINUS*, *ILLEX COINDETHI*, *TODARODES SAGITTATUS*, *DORYTEUTHIS GAHI* Y *ONYKIA INGENS* EN LAS REDES TRÓFICAS DE LOS ECOSISTEMAS

Dosidicus gigas

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

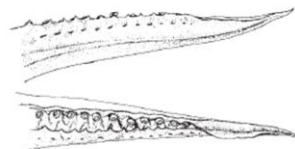
Familia: Ommastrephidae

Género: *Dosidicus*

Especie: *Dosidicus gigas*

(D'Orbigny 1835)

Brazo hectocotilizado



Ventosas tentaculares

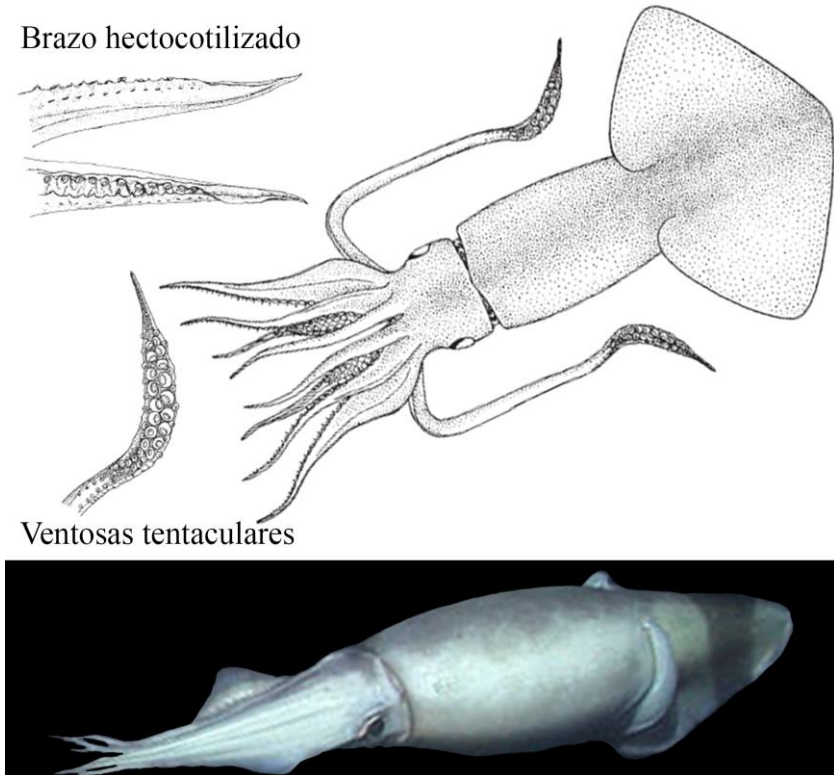


Figura 5.- *Dosidicus gigas*

Dosidicus gigas es considerado como un organismo ecológicamente muy importante; es presa de un gran número de especies de peces, mamíferos marinos, aves e incluso de ellos mismos; y como depredadores son organismos voraces capaces de atacar una gran variedad de presas lo que lo ha clasificado como consumidor secundario preferentemente carnívoro. Su espectro trófico está compuesto principalmente por tres grandes grupos: 1) Peces. Sardina *Sardinops caeruleus*, anchoveta *Engraulis mordax* y macarela *Scomber japonicus* (Klett 1981; Ehrhardt *et al.*, 1986), mictófidios, engráulidos y carángidos, este grupo puede representar hasta un 30% del total de la dieta (Markaida *et al.*, 2008); 2) Moluscos bentónicos y planctónicos y se ha observado un comportamiento de canibalismo (atacan a individuos enfermos, lesionados o de

menor tamaño) que aparentemente aumenta con la talla del calamar (Klett 1984; Ehrhardt *et al.*, 1986; Markaida-Aburto, 2001); y 3) Crustáceos, pequeñas larvas y organismos planctónicos como eufáusidos, langostilla (*Pleuroncodes planipes*) (Ehrhardt *et al.*, 1986; Markaida, 2006), y en menor grado bentos. La materia orgánica no identificada también puede constituir una parte importante (13 al 66%) del contenido estomacal, dada su alta tasa de digestión (Markaida, 2006, Markaida *et al.*, 2008).

Debido a su alta dinámica requiere por lo menos cuatro veces más alimento que otros animales marinos. Se alimenta durante la noche de mictófidios que forman grandes agregaciones en la superficie durante sus migraciones (Markaida, 2006, Rosas-Luis *et al.*, 2011) y durante el día se han observado alimentándose de langostilla (*P. planipes*) en las costas del Pacífico Norte (Salinas-Zavala *et al.*, 2011). La preferencia por ciertas presas ha provocado que su distribución se asocie con la de los recursos pelágicos menores como la anchoveta en Chile, Perú, en la costa oeste de Baja California y con sardinas y macarelas en el Golfo de California. En las zonas intermedias del Golfo de California, el componente principal de su dieta son peces batipelágicos, particularmente mictófidios que por su talla (20 cm) y la formación de grandes cardúmenes en las zonas profundas resultan presa fácil (Ehrhardt *et al.*, 1986).

Dosidicus gigas es parte importante en la dieta de consumidores terciarios y cuaternarios de la cadena trófica como son los peces pelágicos mayores y medianos, algunos tiburones, lobos marinos, delfines y cachalotes entre otros (Jaquet & Gendron, 2002). El movimiento de cachalotes *Physeter macrocephalus* se ha relacionado con la abundancia de calamar gigante (Jaquet & Gendron, 2002; Jaquet *et al.*, 2003), y se estima que el cachalote tiene una preferencia entre el 70% y 90% en cuanto al consumo de calamar gigante (Jaquet *et al.*, 2003). Durante las décadas de 1950 y 1970 el consumo en biomasa de cefalópodos a nivel mundial por parte de los mamíferos marinos se estimó en 60 a 70 millones de toneladas por año (Caddy & Rodhouse, 1998). En la dieta de peces pelágicos mayores como el marlín rayado *Tetrapturus audax* y el marlín azul *Makaira mazara* (Abitia-Cárdenas *et al.*, 2002) el calamar gigante es el tercer componente en importancia (7.7%); para el pez vela *Istiophorus platypterus* puede llegar a ser el principal componente en la dieta durante la temporada de mayo a julio cuando el calamar es más abundante (Rosas-Aloya *et al.*, 2002). Con respecto a los tiburones, en investigaciones recientes, se ha encontrado que es parte importante en su dieta, por ejemplo en contenidos estomacales del tiburón martillo *Sphyrna lewini* se

encontraron como principales presas, peces y cefalópodos *D. gigas*, *Abraliopsis affinis*, *Onychoteuthis banksii*. El tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* se alimenta en Punta Lobos (costa occidental de Baja California Sur) de calamar gigante en un 37.5% (Andrade-González, 2005).

Illex argentinus

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

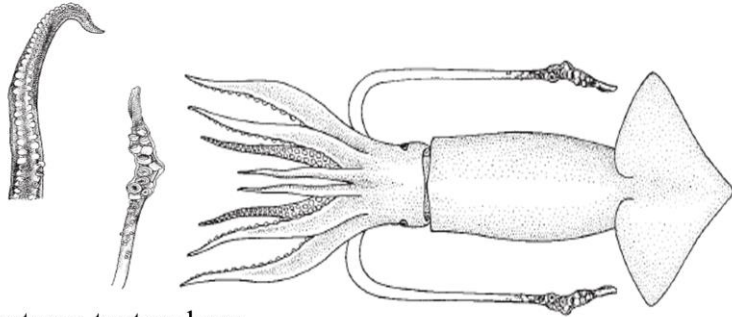
Familia: Ommastrephidae

Género: *Illex*

Especie: *Illex argentinus*

(Castellanos, 1960)

Hectocotilo



Ventosas tentaculares



Figura 6.- *Illex argentinus*.

Illex argentinus al igual que otros calamares ommastréfid, ha sido considerado como especie de importancia en los ecosistemas marinos del suroeste del océano Atlántico (Beddington *et al.*, 1990; Rodhouse & Nigmatullin, 1996). Se han publicado reportes que describen su espectro trófico prácticamente en toda el área de distribución (Ivanovic & Brunetti, 1994, Santos & Haimovici, 1997, Arkhipkin & Middlenton, 2002, Ivanovic, 2010), describiendo una dieta compuesta por peces mictófidos (34% de la dieta), este grupo es representado principalmente por ocho especies que cambian de acuerdo a la distribución latitudinal. *I. argentinus* se alimenta de mictófidos del género *Gymnoscopelus* y *Protomyctophum* en la parte sur de su distribución mientras que en el norte se alimenta de *Diaphus*. Entre otros grupos de su dieta destacan los anfípodos, copépodos y eufáusidos que están mayoritariamente representados en el área sur (39% de la dieta), los cefalópodos quienes están representados en la dieta de este calamar en toda el área de su distribución y que comprenden el 27% de su dieta y son más importantes en la porción norte siendo las especies de calamar *D. gahi* y *I. argentinus* las más importantes. Como especie presa *I. argentinus* es

un importante eslabón en las redes tróficas ya que es vehículo de transporte de energía entre los niveles bajos y altos de la cadena trófica ocupando un nivel trófico intermedio alto (3.95). Esta ubicación en la red trófica lo convierte en uno de los principales depredadores de peces demersales, crustáceos y cefalópodos y una buena presa para pelágicos menores y mayores, mamíferos marinos y aves.

Illex coindetii

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

Familia: Ommastrephidae

Género: *Illex*

Especie: *Illex argentinus*

(Verany, 1839)

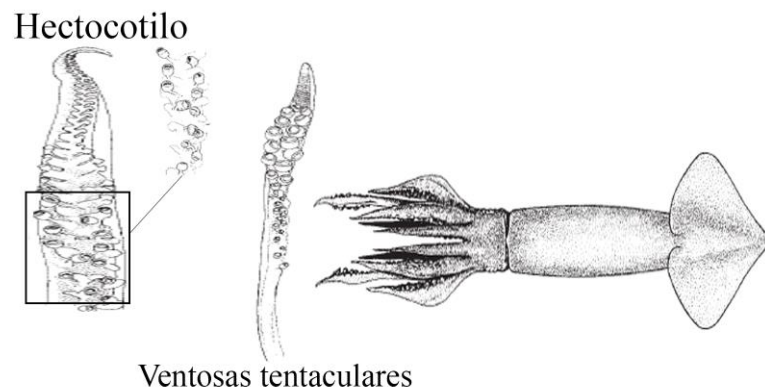


Figura 7.- *Illex coindetii*

Illex coindetii (Verany, 1839) es una especie de la familia Ommastrephidae que se encuentra distribuida en el océano Nort-Atlántico, Mar Mediterráneo y citada como especie que habita las costas escocesas, el Mar del Norte, el canal de La Mancha, el Mar de Irlanda, Caribe, Golfo de México, las costas de Florida, las costas de Galicia y la costa oeste de Francia (Gonzales *et al.*, 1996). Su distribución ha permitido hacer comparaciones entre esta especie y otros depredadores como la merluza *Merluccius merluccius* (Rasero *et al.*, 1996), y se ha postulado que al interactuar como depredadores de las mismas presas un cambio en abundancia de alguna de ellas puede favorecer a la otra. En este sentido las interacciones interespecificas en los ecosistemas pueden verse modificadas de acuerdo a otras variables como pueden ser las ambientales. Estudios que han tratado de ligar las abundancias de esta especie con factores oceanográficos, como los afloramientos, han obtenido como resultado un relación negativa con las abundancias anuales, sin embargo si se corresponden con los máximos reproductivos (Gonzales *et al.*, 1996).

Illex coindetii basa su dieta principalmente en el pez *Micromesistius poutassou*, el cual es una de las especies de mayor abundancia en el Atlántico Norte así como en otros peces mictófidios *Maurolicus muelleri*, eufáusidos, y copépodos (Sánchez, 1982, Sánchez *et al.*, 1998). Sus hábitos alimenticios presentan una amplia variación a lo largo del año, relacionada con la abundancia de sus probables presas. Ocupa un nivel intermedio en las redes tróficas de los ecosistemas, siendo una de las principales presas de peces pelágicos, mamíferos marinos y aves. Estas relaciones tróficas lo colocan como especie de importancia en el desarrollo del ecosistema (Petric *et al.*, 2011).

Todarodes sagittatus

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

Familia: Ommastrephidae

Género: *Todarodes*

Especie: *Todarodes sagittatus*

(Verany, 1839)

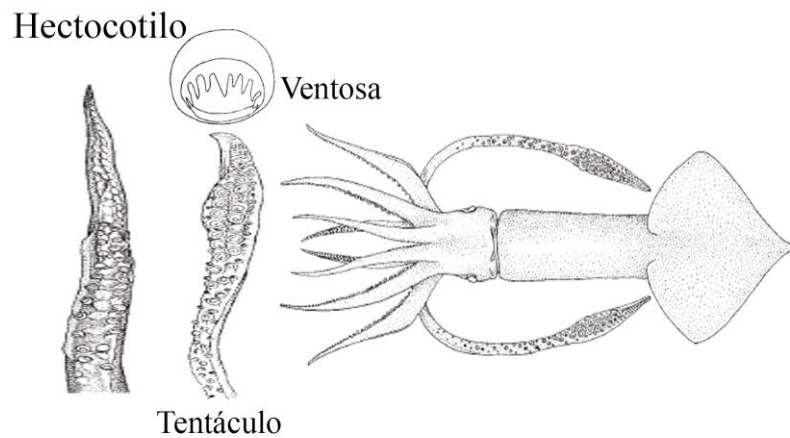


Figura 8.- *Todarodes sagittatus*.

Esta especie de calamar ommastréfido fue descrita por Lamarck en 1798 y es común encontrarlo en el nordeste del océano Atlántico desde Guinea y las Islas Canarias hasta el Mar de Barents, incluyendo el Mar Mediterráneo (Lordan *et al.*, 2001, Quetglas & Morales-Nin, 2004). Al igual que otras especies de calamares, *T. sagittatus* se encuentra tanto en el ambiente pelágico hasta los 2500 metros de profundidad como cerca de las aguas poco profundas de la plataforma continental (Arkhipkin *et al.*, 1999). Las mayores abundancias de este organismo se han localizado entre los 150-400 metros de profundidad. Los ejemplares de esta especie pueden alcanzar tallas de hasta 650 mm de longitud de manto. Longitud que pueden alcanzar en un año y medio que es la edad máxima registrada (Arkhipkin *et al.*, 1999), lo que lo convierte en un organismo de rápido crecimiento y temprana madurez.

Todarodes sagittatus es considerado como un depredador oportunista, consumidor de peces, crustáceos y otros cefalópodos, aunque la dieta es dominada principalmente por especies pelágicas (Breiby & Jobling, 1985). Ocupa una posición clave en las redes tróficas de las

regiones árticas en el Atlántico nororiental. Los peces se han reportado como los principales componentes en la dieta de esta especie, aunque al igual que otros ommastréfidos, *T. sagittatus* puede cambiar su dieta de acuerdo a la abundancia de las especies presa (Quetglas *et al.*, 1999). Los peces *M. muelleri*, *M. poutassou* y *Argentina* sp. se han reportado como las presas más importantes en la depredación de *T. sagittatus* (Lordan *et al.*, 2001), mientras que en los crustáceos *Plesionika* spp., *Aristeus antennatus*, *Pasiphaea* spp., y en los cefalópodos *Histioteuthis* sp., *O. banksi*, *Ancistroteuthis lichtensteinii* y otros ommastréfidos han sido mencionados como las principales presas de esta especie. Como presa *T. sagittatus* se ha considerado de importancia para los niveles tróficos superiores ya que es depredado por peces pelágicos mayores, aves, y mamíferos marinos.

La población de *T. sagittatus* puede ser sujeta a explotación comercial cuando se concentran en grandes grupos de alimentación (Nigmatullin, 1989), sin embargo esta depende de la estacionalidad anual y de los ciclos de migración que la especie realiza en los periodos reproductivos. La presencia y abundancia de este recurso en las costas ha sido relacionada con la extensa migración geográfica desde las islas Azores, y a la migración batimétrica. Al igual que otras especies de calamares, la abundancia de *T. sagittatus* puede ser afectada por cambios ambientales y principalmente se ha observado que la temperatura modifica la tasa de crecimiento larval y de los ejemplares juveniles de la especie (Quetglas & Morales, 2004).

Doryteuthis gahi

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

Familia: Loliginidae

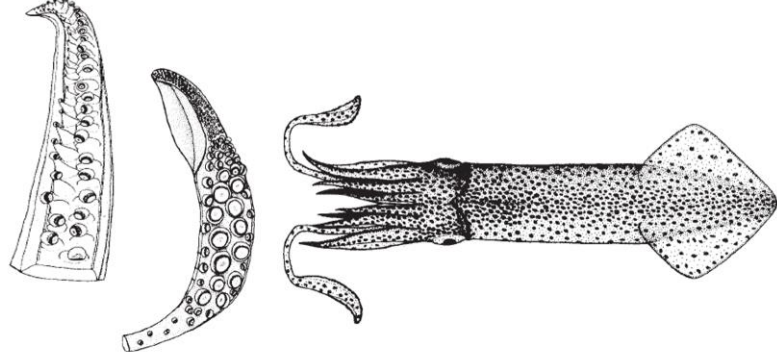
Género: *Doryteuthis*

Especie: *Doryteuthis*

(*Amerigo*) *gahi*

(D'Orbigny, 1835)

Hectocotilo



Ventosas tentaculares



Figura 9.- *Doryteuthis gahi*.

Esta especie de calamar pertenece a la familia Loliginidae descrita por primera vez por d'Orbigny en 1835, y es la que tolera las aguas más frías dentro de la familia ya que se encuentra distribuida en aguas derivadas de las masas subsuperficiales subantárticas (Arkhipkin & Middleton, 2002). Al igual que las especies de ommastréfidos previamente descritas, *D. gahi* realiza migraciones dentro de la plataforma continental, siendo los juveniles y adultos los que se introducen en áreas más oceánicas. Es una especie anual en la que se han registrado dos periodos de desove, uno en otoño y otro en primavera, sin modificar las zonas utilizadas para el desove. La longitud dorsal del manto máxima que se ha reportado es de 19 cm correspondiente a hembras maduras. Los calamares más grandes se agrupan en aguas intermedias entre los 200 y 300 metros de profundidad.

A diferencia de los calamares ommastréfidos, *D. gahi* es una especie de menor talla que se alimenta principalmente de eufaúsidos (*Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp. y *Thysanoessa* sp.) y anfípodos (*Primmo* sp.), en segundo lugar de cefalópodos (*D. gahi* y *Histioteuthis* sp.), en

tercer lugar peces como *Salilota australis* y en menor grado de tenóforos y medusas (Guerra *et al.*, 1991, Rosas-Luis *et al.*, 2013). La menor talla de estos calamares los convierte en presas potenciales para una gran cantidad de organismos. Se han reportado como presas de aves, mamíferos marinos, peces he incluso de otros calamares como *I. argentinus* y *O. ingens*.

Doryteuthis gahi es la segunda especie en importancia comercial en el océano Atlántico suroriental y se ha registrado en las capturas desde 1983. A partir de 1987 se estableció una pesca dirigida y se ha regulado su explotación hasta la actualidad (Bruneti, 1988, Agnew &1998, Agnew *et al.*, 2000, McAllister *et al.*, 2004).

Onykia ingens

Reino: Animalia

Filo: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Orden: Teuthida

Familia: Onychoteuthidae

Género: *Onykia*

Especie: *Onykia ingens*

(Smith, 1881)

Ganchos tentaculares

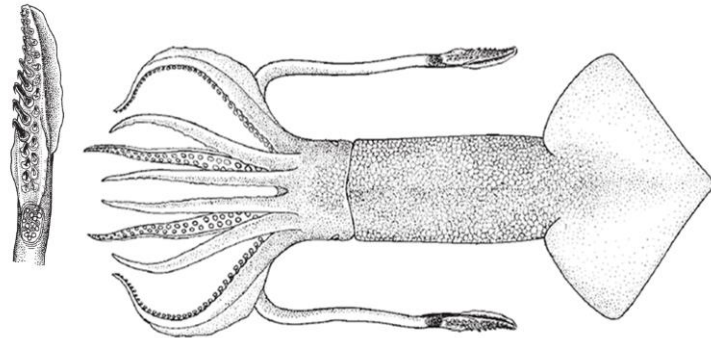


Figura 10.- *Onykia ingens*.

Onykia ingens es una especie de la familia Onychoteuthidae que se ha relacionado con los fondos marinos de la plataforma continental alrededor de los 200 metros, habitando los océanos meridionales con una distribución circumpolar en la región subantártica. Se han sugerido migraciones verticales en base a hembras maduras capturadas a mayor profundidad (740 metros) que los juveniles. Se considera a *O. ingens* como un desovante terminal por lo que la migración a aguas más profundas y frías permitiría el mantenimiento del tejido de las hembras después del desove (Jakson *et al.*, 1998).

Es una especie considerada importante en los ecosistemas ya que es abundante en la región batipelágica, aunque también es encontrada alrededor de las islas Falklands/Malvinas en aguas más superficiales (Phillips *et al.*, 2003). Es utilizada como alimento por varios depredadores como mamíferos marinos y aves (Jackson, 1995, Clarke, 1996). Entre estos depredadores destacan el pingüino rey *Aptenodytes patagonicus*, los albatros *Diomedea exulans*, *Diomedea epomophora*, *Diomedea bulleri*, el pingüino ojo amarillo *Megadyptes*

antipodes, los pingüinos *Eudyptes chrysocome*, *Eudyptes pachyrhynchus*, el pingüino azul *Eudyptula minor*, la foca elefante del sur *Mirounga leonina*, el cachalote *P. macrocephalus*, la ballena piloto *Globicephalus melaena*, y los peces *Hoplostethus atlanticus*, *Macroronus novaezelandiae*, *Micromesistius australis*, *Paranotothenia microlepidota*, el pez emperador *Lampris immaculatus* (Clarke, 1980, 1985, 1986, West & Inber, 1986, Rosecchi *et al.*, 1988, Cooper *et al.*, 1990, Imber, 1992, Green & Burton, 1993). En estudios ecotróficos de ejemplares grandes de *O. ingens* se ha reportado que los peces mictófidios son las principales presas, y esta tendencia se debe a que los organismos más pequeños depredan crustáceos y cefalópodos y en etapas juveniles-adultas cambian a una alimentación basada mayoritariamente por peces y cefalópodos (Jackson *et al.*, 1998, Phillips *et al.*, 2001, Phillips *et al.*, 2003, Rosas-Luis *et al.*, 2013). Las principales especies de peces que depreda este calamar en tallas adultas son *Gymnoscopelus nicholsi* y *S. australis*, en tallas menores depreda a los eufaúsidos *Euphausia lucens*, la munida *Munida gregaria*, el anfípodo *T. gaudichaudii*, y el calamar *D. gahi* (Rosas-Luis *et al.*, 2013). Esta diversidad de depredadores y presas enfatiza la importancia de *O. ingens* en las redes tróficas de los ecosistemas del sur.

A nivel pesquero *O. ingens* en la última década ha sido colectado como captura incidental por la flota comercial en los océanos del sur, quienes han capturado ejemplares de tallas grandes.

ÁREAS DE ESTUDIO

Las especies de calamar que fueron seleccionadas en el presente trabajo han sido explotadas comercialmente durante varias décadas, a excepción de *O. ingens* la cual solo ha sido capturada incidentalmente a partir del año 2005. En la figura 11 se muestra la distribución de las seis especies de calamares y se enmarcan las áreas pesqueras que fueron analizadas en el presente trabajo. Los países enmarcados dentro de la distribución de las especies mantienen una industria pesquera sobre estos recursos, sin embargo también se reporta la actividad pesquera de otros países como España, Estonia, Japón, Corea, Taiwán y China en la zona libre después de las 200 millas náuticas tanto en el océano Pacífico como en el Atlántico.

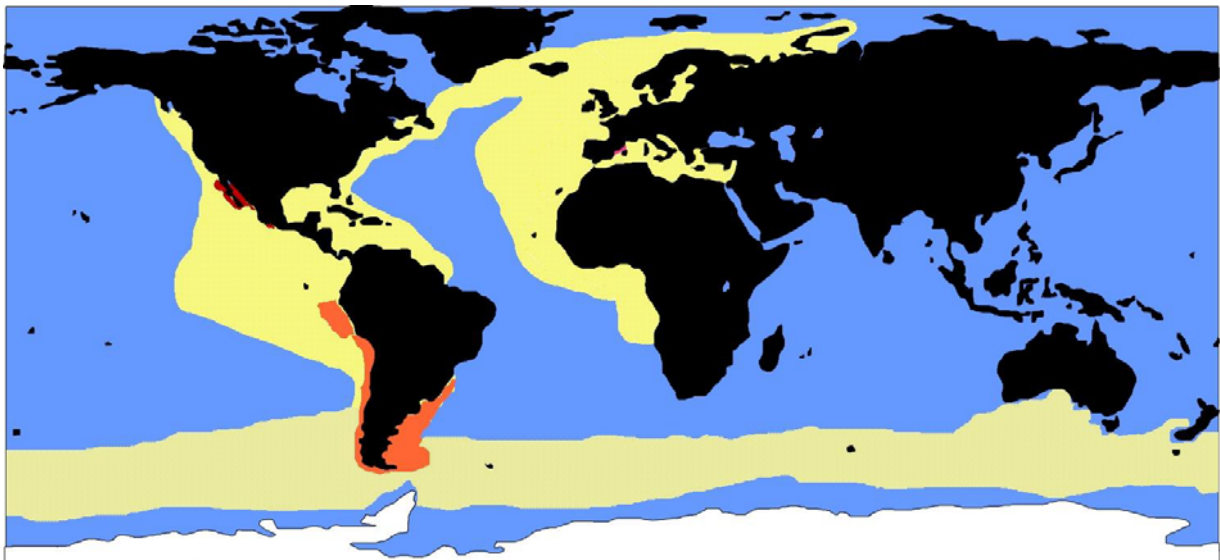


Figura 11.- Distribución total de *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, y *D. gahi* en amarillo y *O. ingens* en amarillo con puntos negros. En rojo se representa el área de pesca de *D. gigas* en México, en color naranja pesca de *D. gigas*, *D. gahi*, *I. argentinus* y *O. ingens* en Perú, Chile y Argentina, y por último en rosa una porción del área de pesca de *I. coindetii* y *T. sagittatus* en el Mediterráneo Occidental.

Sistemas de Corrientes: México

La Corriente de California en su porción sur se encuentra afectando a la costa oeste de la Península de Baja California, en la porción noroccidental de México entre los 23° y 32° latitud norte y entre los 120° y 110° longitud oeste (Fig. 11.1). La región fue monitoreada por las investigaciones de la Cooperativa de Investigaciones Pesqueras de los Estados Unidos (CalCOFI) desde 1960 hasta inicios de 1970, actualmente es monitoreada como parte del proyecto Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL) desarrollado a partir de septiembre de 1997.

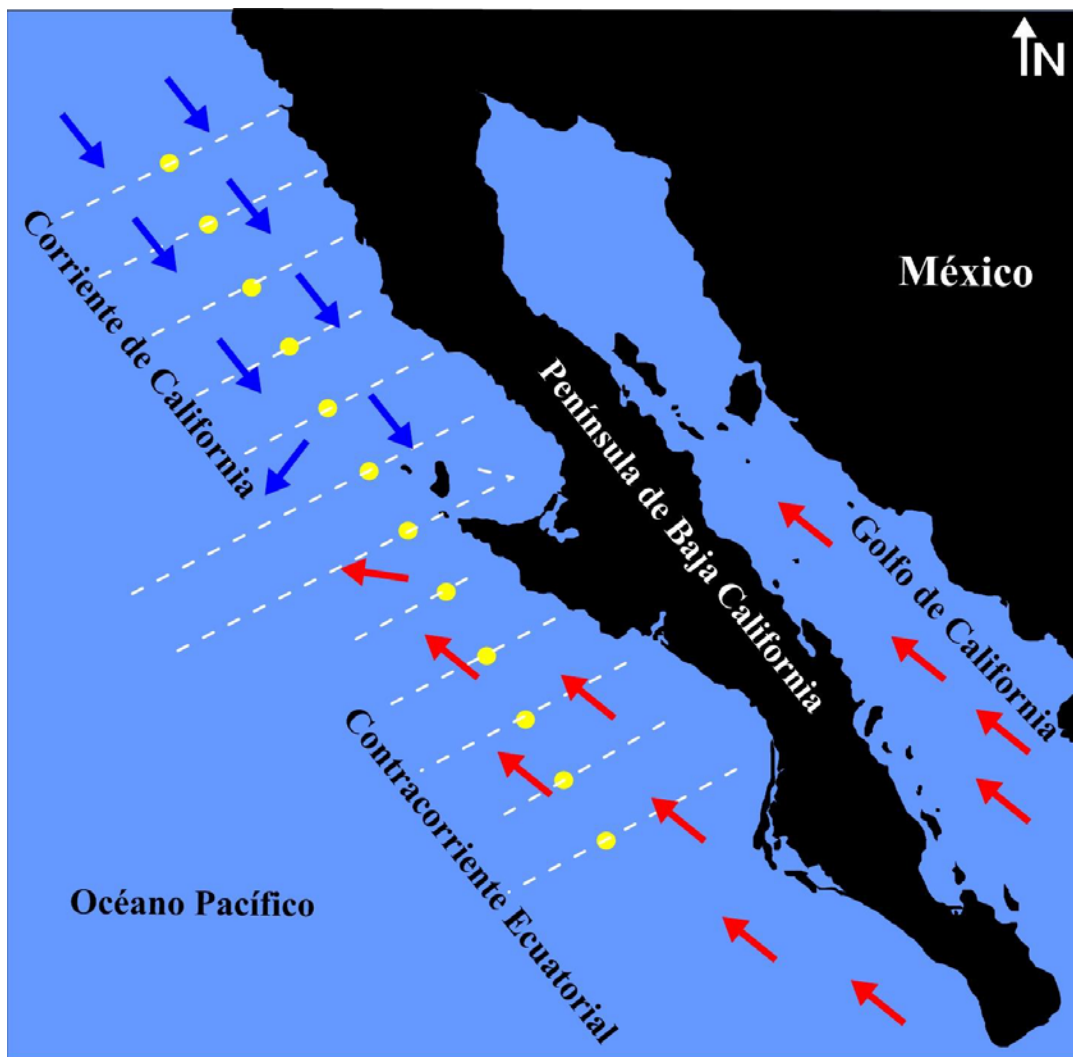


Figura 11.1.- Costa Occidental de la península de Baja California. Línea continua-plan de estaciones Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California. Puntos amarillos son las estaciones del plan general de crucero (línea blanca) de las cuales se obtuvieron los datos de oceanografía física y química. Flechas azules representan masas de agua fría de la Corriente de California y rojas masas de agua cálida de la Corriente Ecuatorial.

El Sistema de la Corriente de California (SCC) Presenta variaciones estacionales al Norte reguladas por afloramientos costeros de aguas subsuperficiales. Al sur las variaciones estacionales se deben a la influencia de las masas de agua ecuatorial. El comportamiento de las surgencias en la zona está acoplado a dos temporadas de cambios climatológicos. En la porción central del SCC la temporada de surgencias costeras se presenta de marzo a septiembre, cuando los vientos del noroeste se intensifican, asociados a un incremento de la circulación oceánica hacia el sur; mientras que en los meses de octubre a febrero desaparecen y domina el efecto del agua oceánica (Sverdrup & Fleming 1941; Álvarez-Santamaría 1994; Hickey, 1979; Lynn & Simpson, 1987).

Las propiedades del agua del SCC son atribuidas a la presencia de cuatro masas de agua que están definidas por su temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes. 1.- Agua Subártica del Pacífico (ASP), el Agua Subtropical Superficial (AStS), el Agua de Transición (Atr) y el Agua del Pacífico Ecuatorial (APE) (Lynn & Simpson, 1987; Vélez-Muñoz, 1981; Gómez-Valdés & Vélez-Muñoz, 1982; Durazo & Baumgartner 2002). Presenta temperaturas superficiales entre 18°C y 28°C, salinidades entre 33.8‰ y 34.4‰ y alto contenido de oxígeno disuelto (Kind'yushev, 1970; Roden 1971; Hickey, 1979; Lynn & Simpson, 1987).

El SCC es sensible a los cambios climáticos interanuales, especialmente a los cambios asociados con el fenómeno de El Niño y La Niña (Bograd *et al.*, 2001). Los efectos de El Niño dentro del SCC incluyen un calentamiento anómalo del agua superficial, incremento en la salinidad, disminución de las surgencias costeras e incremento del nivel medio del mar (Durazo & Baumgartner, 2002). Esto debido a la composición propia por más de un tipo de corriente, ya que el SCC es integrado por: la Corriente de California (CC), la Contracorriente Costera (IC; por sus siglas en inglés), a menudo referida como la Corriente de Davidson al norte de Punta Concepción, y la Contracorriente Subsuperficial (CU) sobre la plataforma continental (Hickey, 1979; Lynn & Simpson, 1987).

El SCC es una de las corrientes superficiales limítrofes orientales (Carr, 2002) presenta un flujo permanente hacia el Ecuador que se forma a los 48° de latitud norte y representa la extensión sur de la Corriente de las Aleutianas (Sverdrup *et al.*, 1942). Tiene una anchura de 700 a 1000 km y presenta un flujo superficial (0-300 m) con una velocidad promedio de 25 cm/s (Reid *et al.*, 1963) que puede llegar hasta 50 cm/s. Cerca de los 25° N la Corriente de California comienza a girar hacia el oeste y sus aguas llegan a formar parte del flujo de la

Corriente Nor-Ecuatorial. La frontera sur del SCC es particularmente compleja debido a la mezcla de aguas más cálidas y salinas.

Sistemas de corrientes: Perú

La región comprendida frente a las costas de Perú se relaciona generalmente con aguas frías de la Corriente de Humboldt (CH), sin embargo en la porción norte en la frontera con el Ecuador la zona presenta la convergencia con aguas cálidas de la Corriente de Ecuador (CE) (Fig. 11.2).



Figura 11.2.- Costa de Perú influenciada por masas de agua cálida del norte de la Corriente Ecuatorial (Flechas rojas) y masas de agua fría del sur de la Corriente de Humboldt (Flechas azules). . Puntos amarillos estaciones de muestreo para los datos de oceanografía física y química del Instituto del Mar del Perú.

La incursión de aguas ecuatoriales provoca un incremento considerable de la temperatura y una evidente disminución de la salinidad, tanto a nivel superficial como en la columna de agua. El incremento en la temperatura puede ser del orden de hasta 6 °C, mientras que la salinidad varía entre 34.3 y 34.7 ups (Morón *et al.*, 1999, Morón, 2000).

El calentamiento de las aguas da lugar a una profundización y dispersión de las isotermas, por lo que no hay formación de termoclina, asimismo provoca la profundización de las aguas costeras frías, por lo que el afloramiento costero y su alta productividad se ve restringido. El afloramiento costero se extiende a lo largo de la costa de Perú entre los 5°S y 18°S con un impacto de aproximadamente 100 km costa-océano, generando condiciones frías (aproximadamente 16°C) y una termoclina somera entre los 20-50 m de profundidad mantenida por una capa de Ekman somera (Halpern, 2002). Una alta productividad caracteriza a la zona, con altas concentraciones de clorofila principalmente cerca a la costa, y con una mayor extensión entre los 11°-15° S.

Estas características en los sistemas de corrientes del Perú son los responsables de una alta producción marina que se ve reflejada en el mantenimiento de las pesquerías más importantes del mundo lo cual no se explicaría solo por sus niveles de productividad primaria, sino que intervienen otros factores como lo es la alta variabilidad del sistema la cual podría estar regulando el funcionamiento y la estructura de estos ecosistemas.

Sistemas de corrientes: Patagonia

La plataforma patagónica, que abarca profundidades de entre 0 y 200m, se extiende aproximadamente entre los paralelos 34° y 54° y se encuentra en la zona de confluencia de dos grandes corrientes oceánicas, por la región norte es influenciada por masas de agua cálida de la corriente de Brasil con una temperatura media entre los 18 °C y 20 °C y con un límite inferior en los 600 metros de profundidad, y por la región sur la corriente de Falklands/Malvinas que se caracteriza por ser de tipo subártico, fría y salina y que fluye hacia el Norte con una temperatura media superficial de 6 °C (Garlozi & Bianchi, 1987).

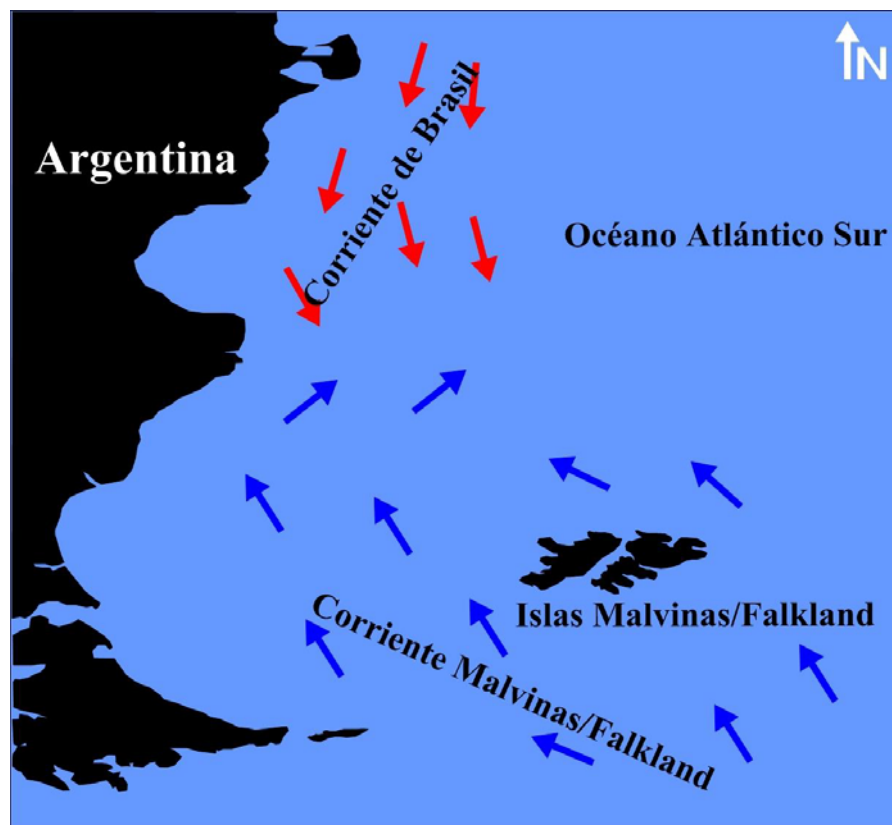


Figura 11.3.- Área de confluencia entre la corriente cálida de Brasil (Flechas rojas) y la corriente fría de Falklands/Malvinas (flechas azules) en el océano Atlántico sur.

Ambas corrientes se encuentran en el talud patagónico aproximadamente a 38° de latitud sur, como consecuencia de este choque de masas de agua se da lugar a un frente de mezcla complejo con una longitud aproximada de 1500 km a lo largo de la costa argentina, lo que intensifica la producción primaria (Portela *et al.*, 2010).

Sistema de corrientes: Mar Mediterráneo Noroccidental

El Mar Mediterráneo es uno de los cuerpos de agua más importantes en el océano Atlántico y el flujo dentro del mismo es afectado principalmente por la temperatura y las variaciones en la salinidad. La porción noroccidental se caracteriza por la circulación costera relativamente estable (Fig. 11.3).

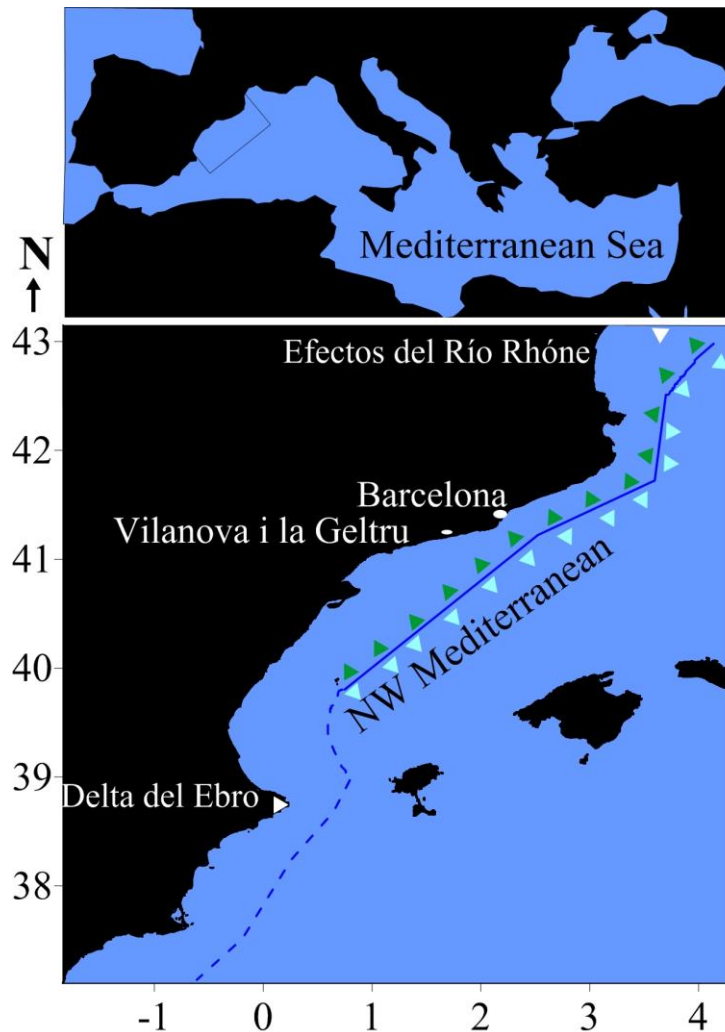


Figura 11.4.- Noroccidente del Mar Mediterráneo, influenciado por los aportes de los Ríos Rhône y Ebro. La línea azul representa el frente de transición entre la zona oceánica (menor producción primaria en azul) y costera (mayor productividad en verde).

Las aguas superficiales entre los 80 y 0 m de profundidad de esta región son afectadas por periodos de tres y cinco años reflejados en la temperatura superficial del mar y que son relacionados con el intercambio de calor entre la atmósfera y el océano, mientras que aguas de

mayor profundidad son afectadas por el flujo de agua caliente a otras profundidades (Salat y Pascual, 2007). La región se encuentra caracterizada por la permanencia de un frente transicional que separa las aguas costeras con salinidades más altas de las aguas del mar abierto y que es dominada por la corriente que fluye del noroeste al suroeste paralela a la costa (Salat, 1995). Otro factor que determina la dinámica de este sistema es la presencia de gradientes de salinidad que son afectados por los aportes de agua dulce proveniente en el norte del río Rhône y en el sur por el río Ebro, además de los periodos de lluvia durante otoño y invierno que favorecen o afectan la formación de masas de agua profunda y superficial que interactúan por medio de procesos de cascada y promoviendo la intensificación de la circulación entre diferentes profundidades (González-Pola *et al.*, 2007, Salat *et al.*, 2007). Los efectos del frente de circulación se han relacionado con la distribución de poblaciones planctónicas, dispersión de larvas de peces y como límite entre la dispersión de especies oceánicas y costeras (Sabatés *et al.*, 2004, Olivar *et al.*, 2007)

La productividad primaria reflejada en las estimaciones de clorofila *a* han mostrado una amplia variabilidad en tiempo y espacio relacionada a procesos de mesoescala (Velásquez, 1997). Generalmente se ha observado que la variabilidad de la productividad primaria es respuesta directa del aporte de agua continental (Gordoa *et al.*, 2008).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general del presente estudio fue determinar el cambio ecológico por medio de procesos físicos, químicos y biológicos en los océanos, considerando a los calamares como especies clave. Para ello se determinaron los procesos físico-químicos que afectan directamente el cambio en biomasa y distribución de los calamares en el océano, el factor ecológico que lo ha promovido y en que especies se han reflejado. Las especies sujeto de estudio fueron *Dosidicus gigas*, *Illex argentinus*, *Illex coindetii*, *Todarodes sagittatus*, *Doryteuthis gahi* y *Onikya ingens* y sus relaciones tróficas.

Objetivos específicos

*.- Determinar que especies del orden Teuthida pueden considerarse en estudios de variabilidad ambiental.

*.- Determinar cuáles son los procesos físico-químicos que afectan directamente el cambio en biomasa y distribución de estas especies.

*.- Determinar si existe y cuál es la causa biológica que ha promovido el cambio en el desarrollo de estas poblaciones.

*.- Identificar las repercusiones que se han tenido con el cambio en las poblaciones de estas especies y sus presas: si la distribución a aumentado y su abundancia también, ¿Cómo se sostiene este cambio?, ¿a qué grupo se está impactando en mayor intensidad?.

Para ello se consideró que las características morfológicas de las especies de calamares, su dinámica, su plasticidad, su adaptación al medio y su distribución prácticamente en cualquier nicho marino, les han permitido responder a los cambios en el medio, lo que ha resultado en la reestructuración de los ecosistemas en el océano.

Consideraciones particulares:

- 1.- Que la disminución en depredación y los cambios ambientales reflejados en la modificación de la temperatura superficial del mar, la salinidad y las estimaciones de productividad primaria (clorofila *a*), han favorecido el desarrollo de estas especies, y
- 2.- Que las relaciones tróficas en las especies son el principal factor que ha determinado su desarrollo.

Por lo que el momento de explosión o decremento de la especie X de calamar se puede detectar en un incremento o disminución de la presa preferencial.

MATERIALES Y METODOS

VARIABILIDAD AMBIENTAL

Series históricas de TSM, S y Cla

El proyecto doctoral plantea la colaboración entre diferentes instituciones de investigación en México, Perú, Argentina y España. A continuación se presenta una relación de las aportaciones en materia de bases de datos sobre variables de oceanografía física, química y biológica, así como las series de captura y/o estimaciones de biomasa de los cefalópodos en cada área estudiada.

México

Dr. Gilberto Gaxiola Castro	Proyecto IMECOCAL CICESE, Oceanografía Química.
Dr. Reginaldo Durazo	UABC, Oceanografía física.
Dra. Bertha Lavaniegos	Proyecto IMECOCAL CICESE, Biología del Zooplancton.
Dr. Cesar A. Salinas Zavala	CIBNOR, Serie capturas de calamar.
Técnico Carlos Pacheco	CIBNOR, Series de temperatura por método satelital

Perú

Don. Godofredo Cañote Santamarina	Director ejecutivo del IMARPE
Blgo. Renato Guevara Carrasco	Dirección científica IMARPE
Dra. Carmen Yamashiro	Invertebrados Marinos, pesca de calamar gigante <i>D. gigas</i> y otros calamares.
Dr. Martin Salazar, Dr. Ramiro Castillo	Estimación de Biomasa por el método hidroacústico.
Blga. Patricia Ayón	Estimación de biomasas de zooplancton.

Ing. Luis Pizarro, Ing. Noel Domínguez	Oceanografía física (Temperatura y salinidad)
Ing. Julio O. Morón, Dra. Michelle Graco	Oceanografía Química (clorofila a)
Blga. Verónica C. Blascovik Huayta	Ecología trófica

Argentina-España

Dr. José Luis del Río	Instituto Español de Oceanografía, recursos pesqueros plataforma patagónica internacional e Islas Falklands/Malvinas
-----------------------	--

Las colaboraciones que se obtuvieron con los diferentes investigadores, obedecen a actividades pesqueras y de monitoreo de variables ambientales que interesan para el desarrollo del tema doctoral propuesto. Las series de datos corresponden a:

- *.- Temperatura y salinidad superficial del mar en la porción sur de la Corriente de California, específicamente en la estación .45 de la red de monitoreo IMECOCAL.
- *.- Serie de concentraciones de Clorofila *a* a diez metros de profundidad de la red IMECOCAL.
- *.- Estimación de biomasa zooplanctónica en el área comprendida en la red de estaciones de monitoreo del proyecto IMECOCAL (1998-2010)
- *.- Serie histórica de capturas de los principales recursos pesqueros que intervienen en la dinámica ecológica del calamar gigante *D. gigas* en el litoral mexicano.
- *.- Serie histórica de capturas de calamar gigante *D. gigas* en el litoral mexicano.
- *.- Temperatura y salinidad superficial del mar en la corriente de Humboldt porción Perú entre las 50 y 80 millas náuticas de la costa.
- *.- Serie de concentraciones de Clorofila *a* a diez metros de profundidad y entre las 50 y 80 millas de la costa del mar del Perú.
- *.- Estimación de biomasa zooplanctónica en la corriente de Humboldt de Perú (1998-2010)
- *.- Serie histórica de capturas de calamar gigante *D. gigas* en la corriente de Humboldt Perú.

*.- Serie de estimación de biomasa por el método hidroacústico en la corriente de Humboldt Perú (*Vinciguerria lucetia*, *D. gigas*, *Pleuroncodes monodon*, sardina, anchoveta y merluza).

*.- Serie histórica de capturas de los principales recursos pesqueros que intervienen en la dinámica ecológica del calamar *Illex coindetii* y *Todarodes sagittatus* en Mar Mediterráneo noroccidental.

*.- Matrices de dieta y estudios de ecología trófica de *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, *D. gahi* y *O. ingens*.

Metodología de obtención de datos del programa CalCOFI disponible en

<http://calcofi.org/references/ccmethods.html>

Metodología de obtención de datos del programa IMECOCAL disponible en

<http://imecocal.cicese.mx/metodologia.html>

Metodología de obtención de datos del programa de monitoreo del IMARPE disponible en

http://www.imarpe.pe/imarpe/index.php?id_seccion=I0108010502000000000000

Selección y estandarización de las series

Con base en los datos obtenidos en cada uno de los países mencionados se eligieron áreas donde la presencia de calamar fue importante para las pesquerías. Estas áreas fueron la porción central del Golfo de California, la porción sur de la corriente de California, Paita e Ilo en Perú y la plataforma continental de Argentina (Figura 11).

Las series de temporales que corresponden a la corriente de California porción sur (México) para las variables Temperatura, Salinidad y Clorofila *a* se desarrollaron desde 1949 y hasta 2010. Los datos desde 1949 hasta noviembre de 1981 fueron obtenidos de la base de datos del programa CalCOFI, para ello se utilizó una red de 2 grados de tamaño obteniendo todos los datos que se encontraran inmersos en la misma y que corresponden con el área de distribución de *D. gigas* en la Corriente de California México. Para todas las áreas en México, Perú y Argentina la serie de TSM de diciembre de 1981 y hasta septiembre de 1997, fueron calculados por medio del programa NCCIB que se basa en estimaciones por medio de imágenes satelitales y el método de Reynolds (Reynolds *et al.*, 2002; Pacheco-Ayub & Bautista-Romero, 2003). Los datos a partir de octubre de 1997 y hasta el 2010 fueron obtenidos del programa IMECOCAL.

Para completar la serie y mostrar la tendencia y evolución de los datos de TSM 1949-2010 se obtuvieron los valores promedio de 5 meses posteriores y 5 anteriores del mes calculado. Posteriormente en cada serie de datos se obtuvo el ciclo anual, la variación estacional a lo largo del periodo y por último la evolución de la tendencia anual en las tres variables.

Los valores de las series de Cl *a* de las áreas en Perú fueron obtenidos por IMARPE por medio de los monitoreos oceanográficos y pesqueros que realiza anualmente, los datos fueron centrados a las veinte millas de distancia de la costa utilizando un área de 0.5 grados de diámetro. Los valores de Cl *a* correspondientes a la plataforma continental de Argentina fueron estimados a partir de los trabajos de Rivas *et al.*, (2006).

Las series de estimaciones de biomasa del zooplancton en México fueron obtenidas para la estación .45 del programa IMECOCAL a partir de 1998-2010. En Perú los datos provienen del IMARPE y se extienden desde 1977-2010. Los mismos valores para Argentina fueron obtenidos de los trabajos de Sabatini & Alvares, (2001) y Sabatini *et al.*, (2004), y transformados de acuerdo a Tranter, (1959).

Las series de captura fueron desarrolladas desde 1980 y hasta el 2010. Las series de captura de *D. gigas* en México fueron obtenidas del Anuario Estadístico de Pesca http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca, en Perú de la Agencia de Producción del Ministerio de la Producción y del IMARPE, mientras que las series para *I. argentinus* provienen de la subagencia de Pesca y Acuicultura MAGyP <http://www.siaa.gov.ar/index.php/series-por-tema/pesca>. Las series de estimaciones de biomasa fueron obtenidos en México de los trabajos de Klet, (1984), Ehrhardt *et al.*, (2001), del IMARPE en Perú y de los trabajos de Villasante & Sumalia, (2010) para Argentina.

Validación de los valores de temperatura en las diferentes fuentes (IMECOCAL y NC-CIB)

Se realizó un análisis estadístico t de Student a los datos reportados por los cruceros oceanográficos IMECCOAL desde 1998 hasta 2008 y a los obtenidos por el programa NC-CIB, con la finalidad de probar si existen diferencias entre los valores promedio mensuales de cada serie y en base a ello validar su utilidad a lo largo de la serie desde 1969. Los resultados mostraron que no existen diferencias significativas ($t = -0.69$, $p = 0.24$) por lo que se agruparon en una sola serie (Fig. 11.5).

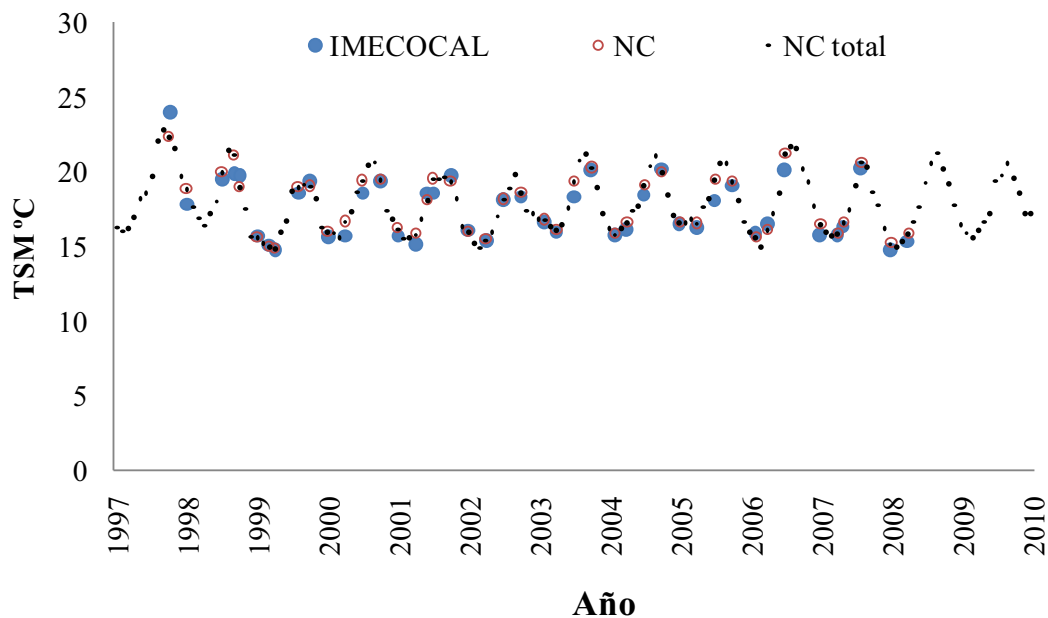


Figura 11.5.- comparación entre los valores promedio de la TSM insitu del programa IMECCOAL y los obtenidos por el método de Reynolds de imágenes satelitales.

Anomalías, transformación, estandarización y análisis espectral de las series de TSM, S, Cl α y Zooplancton

Después de eliminar el componente estacional por medio de los promedios anuales, se obtuvieron las anomalías de la serie utilizando para ellos el promedio general, obteniendo como resultado la modelación de las anomalías de tipo aditiva, esto es:

$$X(t) = T(t) + A(t), \text{ donde } T \text{ es la tendencia de la serie y } A(t) \text{ es ruido blanco.}$$

Y que obedeció a una tendencia lineal del tipo :

$$T(t) = a + b(t)$$

Que fué calculada para cada valor desde $t=1$ y extraída de los anomalías reales.

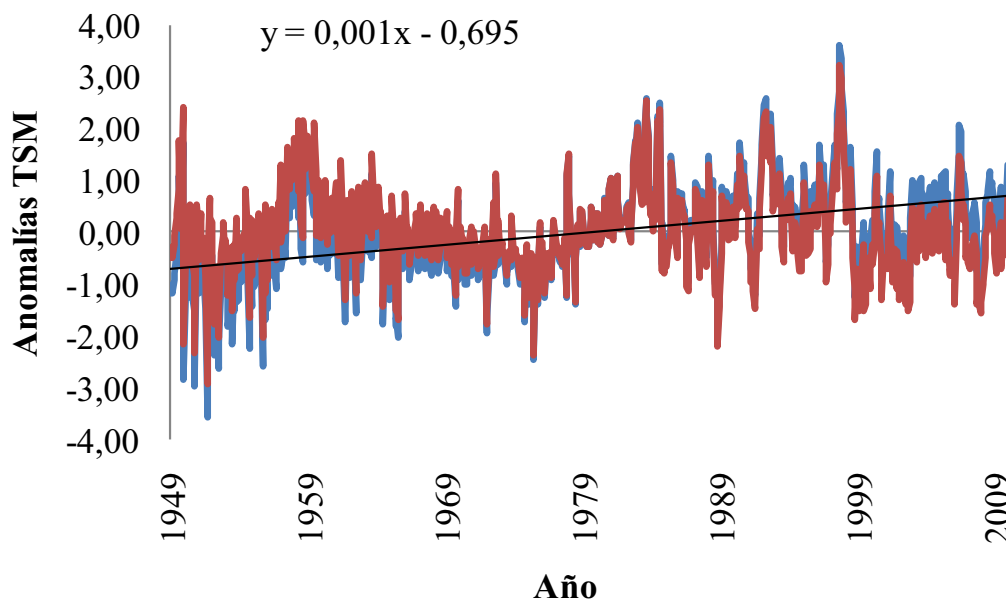


Figura 11.6.- Ejemplo de la tendencia observada en la serie de TSM de la Corriente de California. Tendencia en la línea negra, anomalías reales en color azul y anomalías sin tendencia en rojo.

La serie de anomalías de la TSM transformada sin tendencia fue estandarizada, esto es:

$$X_s = \frac{(X_t - \bar{x})}{s} \quad \text{Donde: } x \text{ es la media y } s \text{ la desviación estándar.}$$

Posteriormente la serie fue suavizada utilizando el promedio móvil de 12 términos. Esto es:

$$X_s = \frac{1/2 X_s(t-6) + X_s(t-5) + \dots + X_s(t+5) + 1/2 X_s(t+6)}{12}, \quad 7 \leq t \leq n-6$$

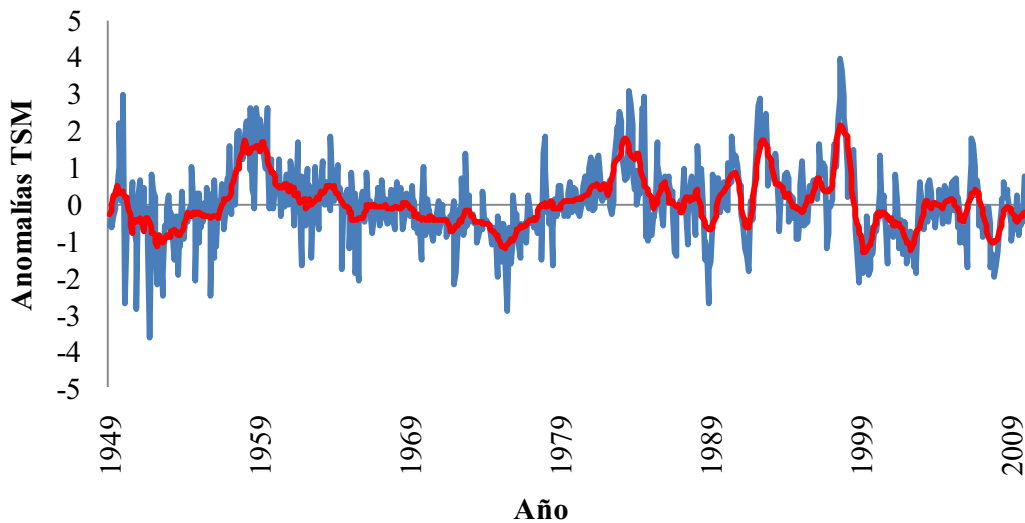


Figura 11.7.- Estandarización y suavizado de las series de TSM Corriente de California México

La series de TSM resultado del suavizado, fueron sometidas al análisis espectral usando para ello el software STATISTICA 8.0 Time series analysis/Forecasting. Este análisis permitió identificar las frecuencias en años que están presentes en las series. El espectro es una herramienta fundamental para entender la estacionalidad en las series y determinar su periodo. El método se basa en términos de funciones senoidales (seno y coseno), lo que se conoce como series de Fourier, el espectro es denominado como la representación de las amplitudes, en el eje de las Y, que constituyen los diferentes términos de la serie para toda la gama de frecuencias (eje de las X) (Storch & Zwiers, 1999). De cada serie se eligieron las 5 principales frecuencias en el espectrograma para modelar las anomalías.

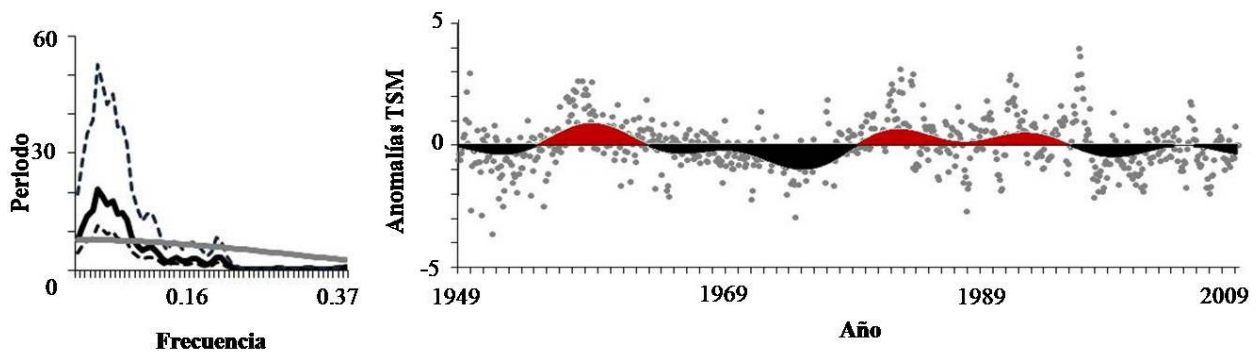


Figura 11.8.- Espectrograma y modelado de las anomalías de la TSM de la Corriente de California. Líneas punteadas del espectrograma corresponden a los límites de confianza de la frecuencia (línea negra), la línea gris corresponde a la prueba de hipótesis para validar las frecuencias para el modelado de la serie. Área negra y roja del grafico derecho corresponden al modelado de las anomalías y en gris las anomalías.

Análisis de regresión lineal múltiple

Después de hacer este análisis se detectó que las series de salinidad no describían ciclos que permitieran su utilización para la comparación con las series de capturas y biomasa, por lo que se decidió no utilizarlas. Se relacionaron cada una de las series restantes con los valores de captura y biomasa de las especies *D. gigas* y *I. argentinus* en el periodo 1980-2010 usando regresiones lineales múltiples RLM. Las RLMs fueron realizadas usando un desfase de un año y sin desfase y se les aplicó un análisis de varianza a cada comparación para conocer comprobar los resultados con una significancia de 5 y 10%. Los análisis de RLM fueron aplicados solo a tres áreas debido a la disponibilidad de datos para comparar. En México se usaron los datos de captura total, y los valores TSM, Cl a y Zooplancton de la porción sur de la Corriente de California con la finalidad de observar movimientos latitudinales de los recursos. Para Perú se utilizaron los valores de captura y estimaciones de biomasa, así como los de TSM, Cl a y zooplancton de Ilo y Paita, mientras que en Argentina se utilizó la captura total y las estimaciones de biomasa así como la TSM, Cl a y zooplancton de la parte central de la plataforma continental, todo esto con el único objetivo de mostrar gráficamente las posibles relaciones entre estas variables.

Las gráficas que describen las relaciones entre las variables fueron construidas por medio del método de Kriging el cual es considerado como un método flexible de rejilla para producir imágenes en SURFER.

ECOLOGÍA TRÓFICA

Análisis de contenidos estomacales

Se obtuvieron muestras para conocer los hábitos alimenticios de *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, *D. gahi* y *O. ingens*. Las muestras para determinar los hábitos alimenticios de *D. gigas* en la corriente de Humboldt fueron obtenidas y analizadas por el IMARPE y correspondieron a tres cruceros de evaluación pesquera en el B/O BIC Humboldt y B/O José Olaya Balandra en los meses de junio y julio 2007 y noviembre-diciembre 2008.

Las muestras para los hábitos alimenticios de *I. coindetii* y *T. sagittatus* corresponden a ejemplares obtenidos en los puertos pesqueros de Barcelona y Vilanova i la Geltrú Noreste del Mar Mediterráneo en los meses de octubre- noviembre 2010, julio 2011 y marzo, mayo-julio 2012 (Proyecto CALOCEAN del ICM Barcelona). Los calamares fueron colectados al momento en que los barcos pesqueros arribaron al puerto y se transportaron congelados al laboratorio de disección del Instituto de Ciencias del Mar en Barcelona para su posterior análisis.

Las muestras que corresponden a *I. argentinus*, *O. ingens* y *D. gahi* fueron obtenidas de las capturas comerciales de los barcos Españoles, C/V Costa do Cabo y C/V Playa Pesmar 1, que operan en las aguas internacionales de la plataforma Patagónica y las Islas Falklands/Malvinas durante los meses de marzo y abril 2012. Las muestras fueron congeladas a -20°C y enviadas al ICM para su posterior análisis.

Todos los calamares fueron medidos (longitud dorsal del manto LM), pesados y se les asignó el sexo siguiendo la clasificación propuesta por Lipinski & Underhill (1995), el contenido de cada estómago se pesó con una precisión de 0.01 g, y se le asignó un índice de llenado visual subjetivo: 0, vacío; 1, restos escasos; 2, medio lleno; 3, casi lleno; y 4, completamente lleno (Breiby & Joblin, 1985).

Se calculó el peso relativo del contenido estomacal respecto al peso corporal de cada calamar mediante:

$$\%PC = PE/(PT-PE)*100$$
 donde: *PE* es el peso del estómago, *PT* el peso total del calamar.

El contenido estomacal se vació sobre una caja de Petri o un tamiz de luz de malla de 0.5 mm, incluyendo el contenido del ciego y el intestino, y la muestra se lavó con agua para retener restos útiles para la identificación y se eliminó el resto.

Se identificaron, separaron y pesaron los grupos de presas más conspicuos. Las muestras se observaron con una lupa binocular con 60 y 120 aumentos sobre fondo negro y blanco. Para la identificación de cada grupo taxonómico se utilizaron diferentes fuentes bibliográficas. Para otolitos de peces Fitch & Brownell, (1968), Smale *et al.*, (1995), García-Godos (2001), Lombarte *et al.*, (2006), Tuset *et al.*, (2008). Para cefalópodos se utilizaron las guías de identificación de Newel (1963), Wolff, (1982); Wolff, (1984); Clarke, (1986), Alamo & Valdivieso (1987), Xavier & Cherel (2009). Los crustáceos se identificaron con las guías de Zariquiey-Álvarez (1968), Méndez, (1981), Mauchline (1984), Anonym (1988), y Boschi *et al.*, (1992).

Para la cuantificación de la participación de las distintas presas en el contenido estomacal se emplearon los métodos de frecuencia de ocurrencia, numérico y gravimétrico de acuerdo con Cailliet, (1977).

Frecuencia de ocurrencia (%FO): El porcentaje de calamares que se alimenta de una determinada presa.

Número (%N): El porcentaje del número de individuos de una determinada presa respecto al total de individuos presa.

Peso (%P): El porcentaje en peso de una determinada presa respecto al total de presas.

Así mismo se empleó el índice de importancia relativa (IIR): Calculado a partir de los tres métodos anteriores (Pinkas *et al.*, 1971):

$$IIR = (\%N + \%P)(\%FO)$$

La diferencia en frecuencia de presas entre agrupaciones de calamares se analizó construyendo tablas de contingencia $R \times C$ niveles en las que se calculó el estadístico G (Crow, 1982),

$$G = 2 * \sum_{i,j} X_{ij} \ln(X_{ij} / (X_i X_j / N))$$

donde X_{ij} es el número de presas de la categoría i ingeridas por los calamares de la categoría j , X_i es el número de presas de la categoría i ingeridas por todos los calamares, X_j es el número de presas totales ingeridas por la categoría de calamares j , y N es el número de presas totales ingeridas por todos los calamares. Este estadístico tiene una distribución χ^2 de $(H-1)(C-1)$ grados de libertad.

INTERACCIÓN DEPREDADOR PRESA *DOSIDICUS GIGAS* Y *VINCIGUERRIA LUCETIA*

Datos acústicos

La columna de agua fue estudiada a una profundidad de hasta 500 m, por medio de frecuencias Simrad EK60 de una ecosonda de 38 y 120 kHz que transmitió la señal al calibrador estándar (Foote et al., 1987). Los datos fueron procesados usando Echoview (Simmonds & MacLennan, 2005).

La estimación acústica de peces mesopelágicos se basó en un umbral de -70dB para minimizar el ruido que se puede ocasionar por otros peces no mesopelágicos. En complemento a la estimación acústica se realizaron muestreos biológicos en los que se capturaron e identificaron los componentes a nivel especie. Con este método se logró diferenciar entre organismos capturados a diferentes profundidades y separar a los diferentes componentes de acuerdo a su señal acústica. Los muestreos y estimaciones acústicas se realizaron a profundidades de 5 y 220 m durante la noche y 5-500 m durante el día.

Los coeficientes de retroinspección del área muestreada (S_A) fueron calculados por cada celda donde estuvieron presentes los peces mesopelágicos (S_{A+}), lo cual se considera como el índice de densidad de peces. La expresión para calcularlo es la siguiente:

$$Biomasa = C \cdot A \langle S_A \rangle$$

$$C = C_i / (1000 \sigma_{Kg})$$

$$\sigma_{Kg} = 4\pi 10^{TS_{Kg}/10}$$

$$TS_{Kg} = TS - 10 \log (\langle w \rangle / 1000)$$

V. lucetia: TS= 20 Log L-79.06 (dB), L: 3.5 to 6.5 cm. (Gutiérrez & Herrera 1998)

D. gigas: TS= 20 Log L-92.82 (dB), L: 65.5 to 93.5 cm (Castillo & Gonzales 2000)

D. gigas: TS= 20 Log L-86.17 (dB), L: 22 to 38 cm (Castillo & Gonzales 2000)

Donde:

TS es la fuerza de blanco específica por especie.

$\langle S_A \rangle$ El promedio de los coeficientes náuticos del área de dispersión (m^2/nm), media ecointegrada de la línea isoparitoral.

A , el área isoparitoral (nm^2)

σ_{Kg} : sección acústica retrodispersada (kg).

C_i : Constante instrumental de la ecosonda.

$\langle w \rangle$: peso promedio de las especies (g).

L: longitud del cuerpo de la especie blanco.

C: constante acústica.

Consumo de *V. lucetia* por *D. gigas*

Para estimar el consumo (Q_i) se utilizaron tres parámetros: 1.- la biomasa del depredador (b_j); 2.- la relación consumo biomasa de el depredador ($(Q/B)_j$) (tomada de Alarcón-Muños *et al.*, 2008) y 3.- la composición (DC_{ij}) de la presa (i) en la dieta del depredador (j). La expresión para calcularla es la siguiente:

$$Q_i = \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ij}$$

CAPITULO II:

RESULTADOS

VARIABILIDAD AMBIENTAL

Resumen

Este apartado se refiere a las relaciones que existen entre las poblaciones de dos especies de calamares ommastréfidos *Dosidicus gigas* y *Illex argentinus* con las series temporales de la temperatura superficial del mar, clorofila *a* y las estimaciones de biomasa zooplanctónica. Generalmente se tiene la presunción de que la temperatura es el principal factor que determina la evolución de las poblaciones biológicas, sin embargo en este apartado se observa que esta variable puede afectar directamente a las poblaciones de organismos productores primarios y a los integrantes del zooplancton, y no así a los organismos juveniles y adultos de ambas especies de calamar.

En este sentido se puede observar que en ambas especies la distribución y abundancia de presas potenciales es uno de los principales factores que determinan la localización y en algunos casos migraciones horizontales y verticales en el ecosistema. Esto se puede observar en las relaciones que se encontraron entre las series temporales del zooplancton y las capturas y biomásas de ambas especies que respondieron negativa o positivamente cuando se aplicó un análisis de desfase de un año y se obtuvieron las correlaciones entre ellas.

La información de este apartado es discutida ampliamente en el artículo “Inside of the relationships of two Ommastrephid squids, the jumbo squid *Dosidicus gigas* and the short-finned squid *Illex argentinus*, with the environmental variability”, a continuación se presenta esta información en el formato que fue enviado para su publicación.

VARIABILIDAD AMBIENTAL

(Caso de estudio *Dosidicus gigas* e *Illex argentinus*)

Inside of the relationships of two Ommastrephid squids, the jumbo squid *Dosidicus gigas* and the short-finned squid *Illex argentinus*, with the environmental variability^a

Rigoberto Rosas-Luis¹, Cesar Augusto Salinas-Zavala², Gilberto Gaxiola-Castro³, Reginaldo Durazo⁴, Carmen Yamashiro⁵, Marco Espino⁵, Michell Graco⁵, Patricia Ayon⁵, Pilar Sánchez¹

1.- Instituto de Ciencias del Mar, CSIC, Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, 08003 Barcelona, Spain.

2.- Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Mar Bermejo 195, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz B.C.S. Mexico.

3.- CICESE. Departamento de Oceanografía Biológica Carretera Tijuana Ensenada No. 3918. Zona Playitas Ensenada, Baja California, Mexico.

4.- Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, km 106 carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada Baja California Mexico.

5.- Instituto del Mar del Perú. Esquina Gamarra con General Valle s/n, Chucuito, Callao Peru.

^a La versión de este apartado ha sido sometida y esta en revisión para su publicación como: Rosas-Luis R., C. A. Salinas-Zavala, G. Gaxiola-Castro, R. Durazo, C. Yamashiro, M. Espino, M. Graco, P. Ayon & P. Sánchez. Inside of the relationships of two Ommastrephid squids, the jumbo squid *Dosidicus gigas* and the short-finned squid *Illex argentinus*, with the environmental variability. (Journal of the Marine Association of the United Kingdom)

ABSTRACT

Catches and biomass estimates of *Dosidicus gigas* and *Illex argentinus* in the Pacific Ocean off Mexico and Peru and in the South Atlantic Ocean off Argentina were correlated with the sea surface temperature (SST), chlorophyll *a* (Cla) and zooplankton biomass (Zoo) estimates. We observed a negative relationship between the *D. gigas* biomass estimates and the SST in Peru, and a positive relationship for *I. argentinus* in the South Atlantic Ocean. Cla showed a positive relationship with *D. gigas* and a negative relationship with *I. argentinus*. Zoo showed a positive relationship with the two squid species when a delay of one year was applied. These relationships seem to be affected by the oceanographic conditions of each area and the ability of these squid species to respond to marine changes.

Resumen

Las capturas y estimaciones de biomasa de *Dosidicus gigas* en el océano Pacífico en México y Perú y *Illex argentinus* en la parte sur del océano Atlántico fueron correlacionadas con la temperatura superficial del mar (TSM), las estimaciones de clorofila *a* (Cla) y la biomasa estimada del zooplancton (Zoo). Como resultados observamos una relación negativa entre la estimación de biomasa de *D. gigas* y la TSM en Perú, y una relación positiva con *I. argentinus* en la parte sur del océano Atlántico. La Cla mostró una relación positiva con *D. gigas* y negativa con *I. argentinus*. El Zoo mostró relaciones positivas con las dos especies de calamar cuando se aplicó un retraso de un año en el análisis. Estas relaciones aparentemente son afectadas por las condiciones oceanográficas de cada área y la habilidad de estas especies de calamar para responder a los cambios en el medio marino.

INTRODUCTION

Variation in abundance and distribution of marine organisms and their possible relationships to changes in physical parameters have been studied in recent decades. Research has focused on species that are common to marine currents, such as those in California, Mexico, Peru and southwest Africa where high productivity is associated with upwelling events (Glynn, 1988; McGowan *et al.*, 1998; Lluch-Belda *et al.*, 1991). These large regions generally contain small areas that have high biological production in contrast to adjacent water masses, and this production is maintained in the area and is exported to other ecosystems (Arreguín-Sánchez, 2000).

The regions selected for this study are considered key areas for the development of jumbo squid *Dosidicus gigas* fisheries in the Pacific Ocean (Mexico and Peru) and *Illex argentinus* in the South Atlantic Ocean (Argentina). Mexican waters can be divided into three geographic areas characterized by different environmental conditions that promote the development of marine populations. The northern region begins at the limit of the temperate conditions of the California Current System and contains the subtropical area (Lluch-Belda *et al.*, 1991). The Gulf of California is considered a basin of evaporation that catches heat from the atmosphere and loses moisture, which promotes the flux of cold and less-saline water from the Pacific Ocean and results in enrichment that is optimum for high productivity (Lluch-Belda *et al.*, 1991, Lluch-Cota, 2000). In the south, the Gulf of Tehuantepec is characterized by intense winds that promote upwelling events during winter and modify the oxygen minimum layer (Ortega-García *et al.*, 2000). Peruvian waters can also be divided into different areas. The northern part, off Paita, which is the main fishing area for *D. gigas*, is directly influenced by cold waters from the Humboldt current and warm waters associated with the Surface Tropical and Equatorial Waters (Morón, 2000; Espino & Yamashiro, 2012), which determine the weather in the region. This area is considered the transition zone between tropical and cold waters (Waluda *et al.*, 2006; Taylor *et al.*, 2008). The southern part, off Ilo, is influenced by cold water from the Magallanic region and upwelling events promoted by the rise of the continental shelf (Moron, 2000). As in the Pacific Ocean, oceanographic conditions also promote enrichment in the South Atlantic Ocean, determining areas of biological importance. The South Atlantic Ocean is dominated by the convergence of the warmer south-flowing Brazil current and the colder north-flowing Falkland-Malvinas Current. The Brazil Current is warm, salty and relatively oligotrophic (Guerra *et al.*, 2011). These conditions cause the

convergence with the Falkland Current to generate a strong thermohaline front. This cold and nutrient-rich front flows northward along the Patagonian continental slope promoting high biological productivity (Sabatini & Alvarez-Colombo, 2001; Waluda *et al.*, 2001, Portela *et al.*, 2010).

Enrichment events are generally influenced by the upwelling of cold, rich, subsurface water to the surface, which leads to high primary production (Lluch-Cota, 2000). They therefore are considered to support the biomass of plankton, fish, marine mammal and bird. Consequently, changes in the intensity, location and periodicity of these events can modify the ecosystem structure that is related to variability in squid populations (Lluch-Belda *et al.*, 1991; Garate & Pacheco, 2004). We described the ecosystem and inferred changes in the population of the jumbo squid *D. gigas* and the short-finned squid *I. argentinus* in the Pacific Ocean and the South Atlantic Ocean using the sea surface temperature SST, primary production (chlorophyll a) and primary consumers (zooplankton Zoo) as factors for determining the periodicity and intensity of enrichment events. We also considered the trophic relationships in relation to the primary production to primary consumers as well as higher trophic levels in the ecosystem.

METHOD

We selected areas where the presence of squid was important to the fisheries, the Gulf of California, the California Current in Mexican waters, Paita and Ilo in Peru and the Patagonian shelf in Argentina (Fig. 1). We extracted the monthly and annual means of SST, chlorophyll and zooplankton biomass. Mean values of SST in area 1 (115°W-27.3°N, 112.45°W-25.5°N, 114.7°W-24.32°N, 116.15°W-26.64°N) were extracted from the data set of CALCOFI – California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations- for the period 1949-1981 <http://calcofi.org/data.html> and IMECOCAL –Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California – for the period 1982-2010. For area 4 (81.55°W-3.50°S, 80.50°W-8.00°S, 82.5°W-6.0°S, 82.5°W-4.39°S) these factors were obtained from IMARPE –Instituto del Mar del Peru-, and for areas 2, 3, 5, 6, 7 and 8 (2°x2°) they were obtained from the CIBNC program, 1981-2010, developed by Pacheco-Ayub & Bautista-Romero, (2003), chlorophyll data Chl to 10 m deep and zooplankton estimates were obtained from the .45 stations of the IMECOCAL program 1998-2010 (Mexico), IMARPE 1977-2010 (Peru), Rivas *et al.*, (2006) (Chl Argentina) and Sabatini & Alvares, (2001), Sabatini *et al.*, (2004) (Zoo Argentina, transformed according to Tranter, 1959).

Squid catches series from 1980 to 2010 were obtained from the CIBNOR and the Annual Fisheries Report in Mexico (Anuario Estadístico de Pesca http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca), the Production Agency (Ministerio de la Producción) and IMARPE in Peru, and Bruneti (1988) and the Subagency of Fisheries and Aquaculture MAGyP in Argentina <http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/pesca>. Squid biomass estimates were taken from Klet (1984), Ehrhardt *et al.*, (1986), Morales-Bojórquez *et al.*, (1997), Hernández *et al.*, (1998) and Morales-Bojórquez *et al.*, (2001) in Mexico, IMARPE in Peru and Villasante & Sumalia (2010) in Argentina.

Values of each series were averaged into 12 monthly-means (i.e. the seasonal cycle) that were subtracted from the original series to compute monthly anomalies (Fig, 2a, b and c). Anomalies were calculated as deviations from this cycle, and then a spectral analysis was applied (Storch & Zwiers, 1999) to detrend and standardize the time series. The main frequencies of the periodogram that modeled the SST were extracted using Fast Fourier Transform and smoothing with a 12 term spectral window (running average). We related each series to catches and squid biomass from 1980 to 2010 using multiple linear regressions (MLR) (the period 1980-2010 was selected due to the availability of data sets). Comparisons were made using one and two years delay and an analysis of variance was applied to each comparison to test the relationship using significance levels of 5 and 10%.

We plotted the modeled SST and the squid catches by area to show the trends of each series. Multiple linear regression MLR was applied only to three of the eight areas due to the availability of squid catch data and biomass estimates, which were available by country or a specific region. In Mexico we used the total time series of catch, SST, Chl and Zoo values. We decided to use the SST, Chl and Zoo values obtained for the California Current Mexico, in order to explain possible causes for the movements in the area. The total catch, biomass, SST, Chl and Zoo values for the Humboldt Current off Peru and the northern region off Paita were used in the correlation. In the South Atlantic Ocean (Argentina) the total catches and biomass estimates were from Argentina and the SST, Chl and Zoo from the central part of the Patagonian Shelf. Cycles of SST/Chl and SST/Zoo were plotted using the Kriging method which is a very flexible gridding method and produces visually appealing maps in SURFER 8.0.



Figure 1.- The main fishing areas for *D. gigas* in North Pacific ocean (1- San Quintin and Cedros Island complex influenced by the California Current system, 2- Gulf of California influenced by the North Equatorial Current, and 3- Gulf of Tehuantepec influenced by the Equatorial Counter current), and the South Pacific ocean (4- Paita Peru influenced by the Humboldt current system and the Equatorial current system, and 5- Ilo Peru directly influenced by the Humboldt current system). The fishing areas for *I. argentimus* in the South Atlantic ocean (6-Santa Cruz Argentina influenced by the Falkland Current, 7- San Antonio Rio Negro Argentina influenced by the Falkland current and Brazil Current, and 8-Mar del Plata Argentina influenced by the Brazil Current).

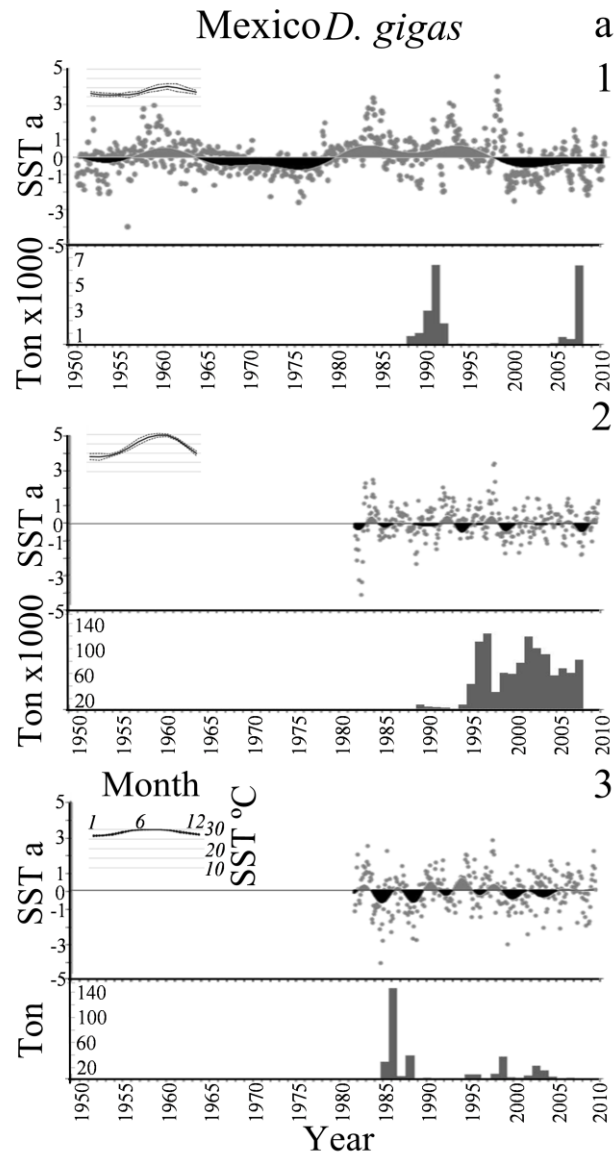


Figure 2a.- Historical catches of *D. gigas* in Mexico (historical catches in black bars), the SST anomalies modeled, and the annual variation of the SST by area. (North Pacific ocean: 1- San Quintin and Cedros Island complex, 2- Gulf of California, and 3- Gulf of Tehuantepec)

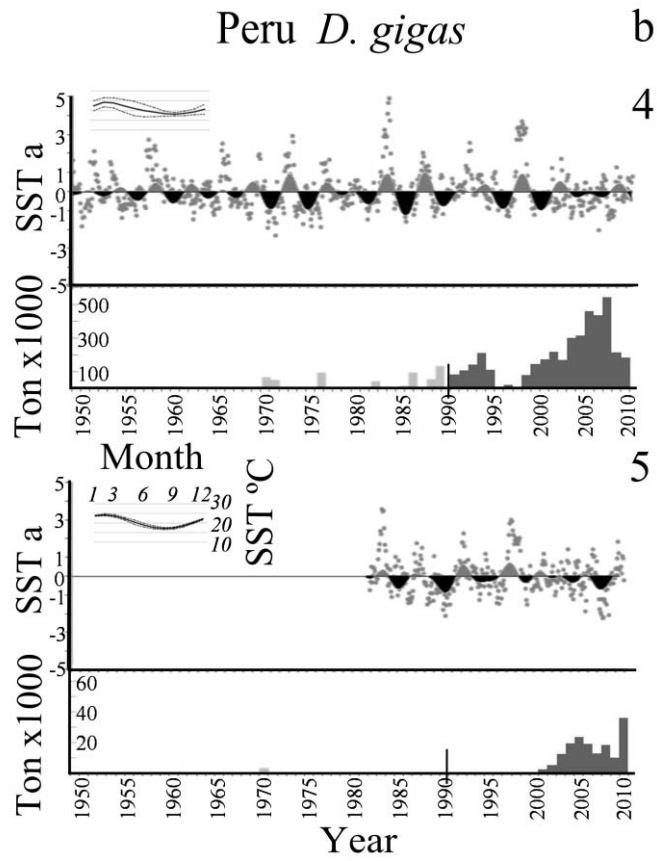


Figure 2b.- Historical catches of *D. gigas* in Peru (historical catches in black bars, gray bars represent fishing with low catches, less than 1000 tons), the SST anomalies modeled, and the annual variation in the SST by area. (South Pacific Ocean: 4- Paita and 5- Ilo Peru)

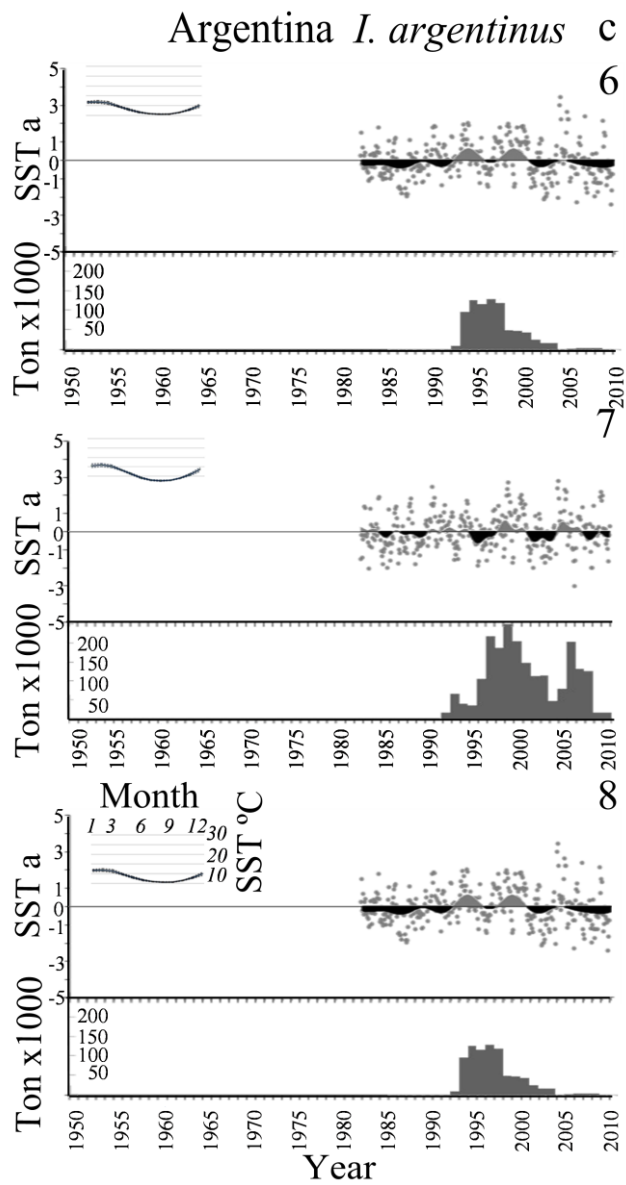


Figure 2c.- Historical catches of *I. argentinus* in Argentina (historical catches in black bars), the SST anomalies modeled, and the annual variation in the SST by area. (South Atlantic Ocean: 6-Santa Cruz, 7- San Antonio Rio Negro and 8-Mar del Plata, Argentina)

RESULTS

Anomalies and trends in the SST, Chl and Zoo cycles

The SST anomaly analysis on the west coast of Baja California Peninsula was influenced by the California Current and the Equatorial Current, and showed short (3-5 years, El Niño-La Niña events) and long (around 20 years) periodicity in warm and cold periods (Fig. 2a), while in the central Gulf of California and the Gulf of Tehuantepec the SST dynamic was apparently only affected by short periods (4-6 years)(Fig. 2a). The influence of short periods was also observed in the Peruvian series (Fig. 2b), in which a constant fluctuation between warm and cold events was observed in the time series for the period from 1949 to 2010. In the South Atlantic Ocean (Fig. 2c) the warm and cold conditions were strongly evidenced by short time periods and they were enforced by a long period of around 10 years. The high variability in the SST time series of the California Current off Mexico and the Humboldt Current off Peru was evident and organized in long periods (17-20 years) before 1965 and between 1980 and 1995; this high variation generally corresponded to warm events as opposed to cold events.

The Chl series for the California Current Mexico (Fig. 3) showed lower primary production during 1997 and 1998. The values were positive from 1998 to 2003 and 2006 to 2009. In the Humboldt Current in Peru, the anomalies showed a similar trend: during the periods 1990-1992 and 1994-1996 the values were mainly negative, and totally negative from 1997 to 1998. After 1998 the values became positive intensified in cold events. As a long data series is not available for the South Atlantic Ocean, we only observed a predominance of negative anomalies from 1997 to 2000 in the area.

Figure 4 shows the anomalies of zooplankton volumes. In the California Current, the Zoo estimates started in 1998, in Peru the series is longer as it began in 1977, and in the South Atlantic Ocean data is available from 1991 to 2000. We detected a change from negative to positive values before 2003 in the California Current. In the Humboldt Current the values were similar between the northern and southern areas, we observed negative anomalies before 1989 and positive after this year. These positive values decreased between 1995 and 1998 in summer and spring. A change from positive to negative values in the California and Humboldt Currents at the end of 1997 was observed in the South Atlantic Ocean; however, the negative values were predominant during 1998. A period of positive values from 1992 to 1997 was observed in the three areas.

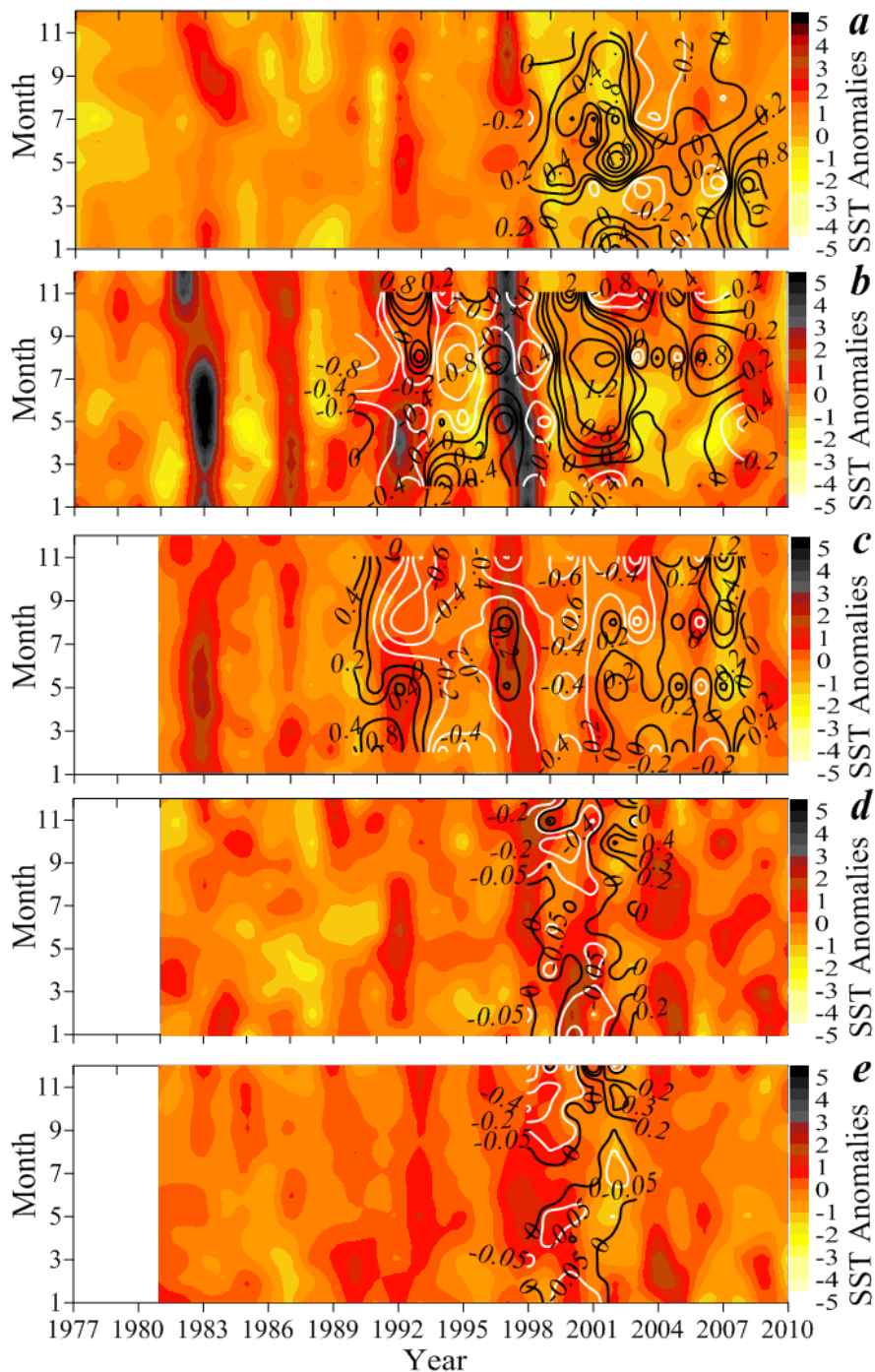


Figure 3.- SST Anomalies (°C) and chlorophyll a anomalies (mg m⁻³) in the north area of IMECOCAL region (a), Paita (b) Ilo (c), Mar del Plata (d), and Southern Patagonia Area 6-7 Argentina (e). The lines represent anomalies of chlorophyll a, the black lines are positive anomalies and the white lines are negative anomalies.

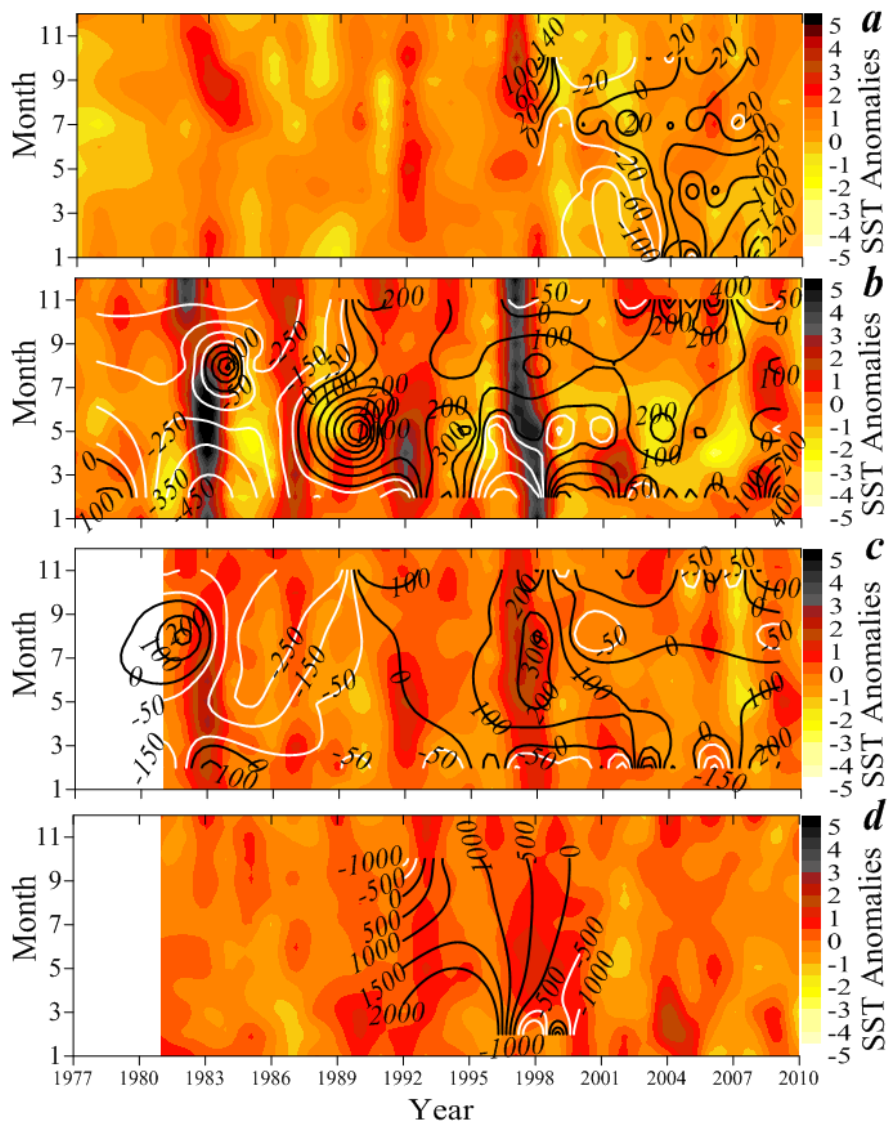


Figure 4.- SST Anomalies (°C) and volumes of Zooplankton anomalies (ml/1000 m⁻³) in the north area of IMECOCAL region (a), Paita (b), Ilo (c), Southern Patagonia Argentina (d). The lines represent anomalies of zooplankton, the black lines are positive anomalies and the white lines are negative anomalies.

Catch and biomass

The catch series of *D. gigas* in Mexico and Peru and *I. argentinus* in the South Atlantic Ocean showed similar trends. The three areas showed lower catches before 1990 and a constant increase after this year (Fig. 5). In Mexico, catch data are available for the Gulf of Tehuantepec between 1985 and 1989 and for the California Current between 1989 and 1993, after these years the catches decreased and practically disappeared, as we can observe in the California Current where the presence of *D. gigas* in catches was detected until 2005 (Fig. 2a). The main *D. gigas* fishery in Mexico is based in the Gulf of California and began in 1970. In 1995 the fishery increased its catches from 10,000 to 50,000 tons, and catches have not decreased from 50,000 tons per year. Catches of the same species, *D. gigas*, in the Humboldt Current were lower before 1990, in 1996 they decreased again and then increased in 2000 (Fig. 2b). In the north part of the Humboldt Current the presence of *D. gigas* in the fishery activity has been constant since 1970, unlike in the southern part where *D. gigas* was present in 1970 but then disappeared. It reappeared in 2001 and began to show a significant presence in catches (Fig. 2b).

The squid *I. argentinus* in the South Atlantic Ocean was present in the fishery catches from 1973 to 1984, after this time and until 1991 the catches were not important (Figs. 2c and 5). In 1991 a large increase in catches was observed and more than 50,000 tons of squid was captured in the area. This increase has been maintained and the catches have not decreased from 50,000 tons per year. *I. argentinus* has always been represented in catches taken in the central part of the Patagonian Shelf, and it is in this area where the largest values in Argentina are obtained. In the northern part (Mar del Plata) the presence of *I. argentinus* was similar to that in the central part, but the values were lower. In the southern part the presence was important in the period between 1993 and 2004.

Several biomass estimate methods have been implemented over the last three decades, for this reason the time series are represented from 1980 to 2010 (Fig. 5). Mexico was the area with fewest biomass estimates. They were performed at different times and reached values of more than 100,000 tons. The biomass estimates for the Humboldt Current and the South Atlantic Ocean were better represented. In Peru the time series started in 1998 with an increase in tons each year, and showed a separation in 2005 when the biomass estimates decreased to 500,000 tons. Values in the north and south of Peru varied (Fig. 5, B1). There was an interchange of low biomass in the south and high in the north from 1999 to 2001 and vice versa in 2006-

2008. In Argentina, the lowest biomass estimates were made for 1995, 2004 and 2009, with values less than 300,000 tons, which separated the series into high abundance periods of this organism in the area.

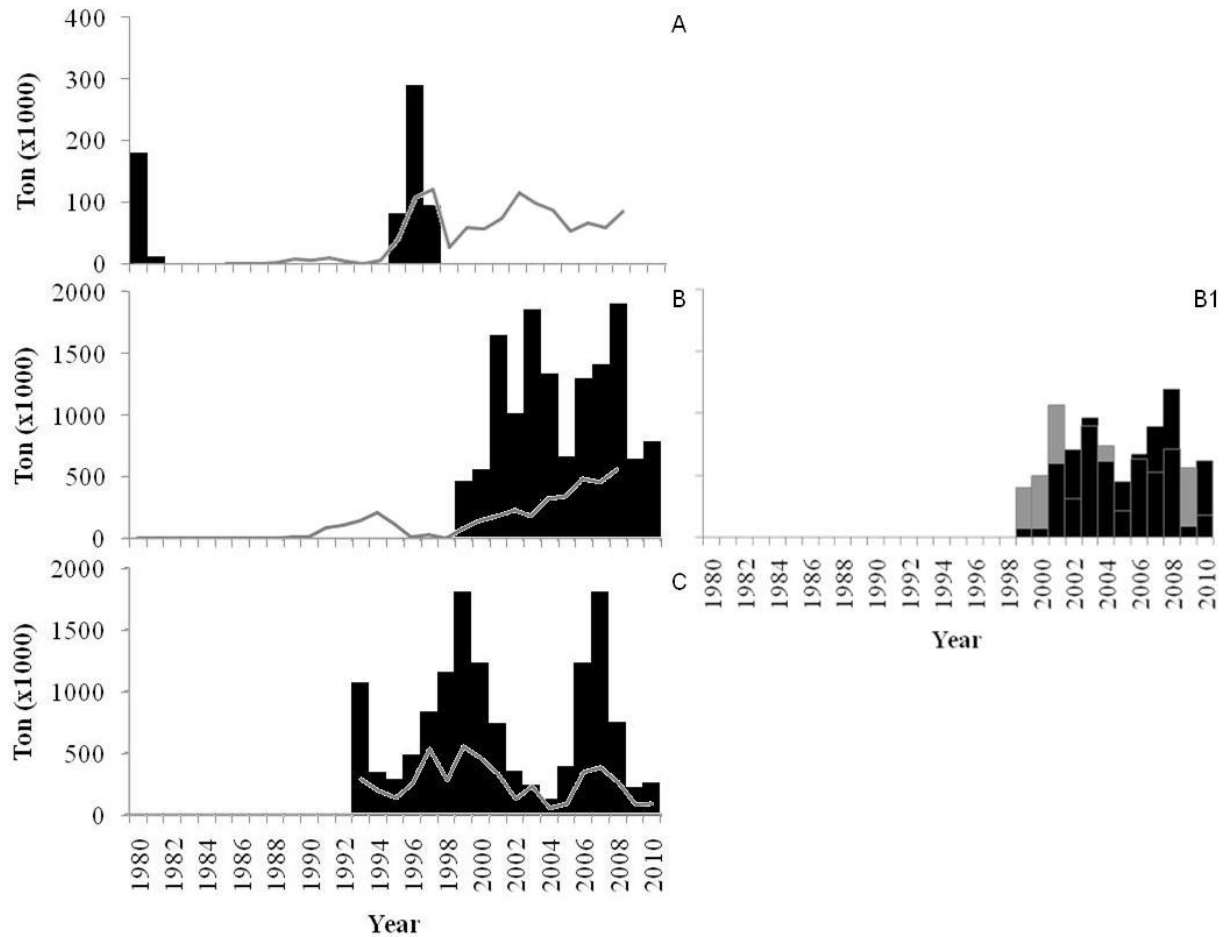


Figure 5.- Squid biomass estimates (black bars) and fishery captures (gray line). A).- Mexico, B).- Peru, and C).- Argentina. B1 biomass estimates from the northern (Paita, gray bars) and southern part (Ilo, black bars) of Peru.

Relationships between *D. gigas* and *I. argentinus* catches and biomass and the factors SST, Chl and Zoo

The delay analysis between the variables showed that the SST was negatively correlated with the Chl (California current $r=-0.63$, $R^2=0.39$, $F=8.62$, $p=0.01$; Argentina $r=-0.86$, $R^2=0.74$, $F=8.62$, $p=0.02$), and the r values were negative with delay of one year in the California Current ($r=-0.39$, $R^2=0.15$, $F=4.78$, $p=0.04$). In the Humboldt Current the negative values for a one year delay and positive for a two year delay were not significant ($p=0.85$). In reference to the zooplankton, the r values were positive and not significant in the California Current without delay ($r=0.46$, $R^2=0.21$, $F=2.44$, $p=0.15$). The correlations were not significant in the Humboldt Current and the South Atlantic Ocean ($p=0.31$, 0.43 respectively). Catches and biomass of *D. gigas* in the California and Humboldt Currents were negatively correlated with SST when a year delay was applied to the series ($r=-0.38$, $R^2=0.15$, $F=3.79$, $p=0.06$). The MLR analysis of *I. argentinus* and SST showed a good and positive correlation with a one year delay ($r=0.38$, $R^2=0.14$, $F=4.65$, $p=0.04$).

Chlorophyll did not correlate with the zooplankton series in the three areas according to the analysis without delay ($p>0.10$); however, when a one year delay was used the correlation was negative but not significant in the California Current ($r=-0.45$, $R^2=0.20$, $F=1.99$, $p=0.20$). There was no correlation with *D. gigas* catches in Peru ($p=0.44$), but a positive correlation was observed with the biomass series when a one year delay was applied ($r=-0.56$, $R^2=0.31$, $F=3.66$, $p=0.09$). *I. argentinus* catches and biomass were negatively correlated with Cla ($r=-0.88$, $R^2=0.78$, $F=14.28$, $p=0.01$; $r=-0.81$, $R^2=0.66$, $F=7.74$, $p=0.05$ respectively).

The correlation between zooplankton and *D. gigas* catches was positive in the Humboldt Current in the three analysis (without: $r=0.52$, $R^2=0.27$, $F=7.80$, $p=0.01$, one: $r=0.46$, $R^2=0.22$, $F=5.85$, $p=0.02$ and two years delay: $r=0.50$, $R^2=0.25$, $F=6.40$, $p=0.02$), and positive with biomass series when a two years delay was applied ($r=0.63$, $R^2=0.40$, $F=5.96$, $p=0.03$). *I. argentinus* catches and biomass showed a negative but not significant correlation with the Zoo series (without a delay: $r=-0.66$, $R^2=0.44$, $F=3.21$, $p=0.15$ and a year delay: $r=-0.67$, $R^2=0.45$, $F=3.21$, $p=0.15$), and a positive correlation with catches when a two year delay was applied ($r=0.79$, $R^2=0.45$, $F=6.49$, $p=0.06$).

DISCUSSION

Anomalies and trends in the SST, Chl and Zoo cycles

The environmental changes found in the study areas of the Pacific and the South Atlantic Oceans reflected the high variability these ecosystems are exposed to over time. The environmental changes detected in the SST series were seasonal (summer-winter), interannual (El Niño-La Niña), interdecadal (Warm and Cold periods) and seculars (high and low variability) (Wolter, 1987; McGowan *et al.*, 1998, Miller & Schneider, 2000; Espino, 2003; Espino & Yamashiro, 2012). These changes are directly related to the abundance of primary producers and primary and secondary consumers because the change in the populations and their availability to the top predators are related to the environmental conditions in the medium and long term (Miller & Schneider, 2000; Behrenfeld *et al.*, 2006; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008; Espino & Yamashiro, 2012). The environmental changes detected in the SST series were also observed in the Chl and Zoo series; however, these series are shorter than the SST series so the environmental change recorded to short and medium periods (El Niño-La Niña), although we should not discard the possibility of effects promoted by long-term changes. The characterization of these periods and the coupling with the Chl and Zoo anomalies are only evident because the values are measured in a defined space and time; however, using these analysis allowed us to characterize important years that were essential for determining the increases in biomass in the primary levels of the ecosystem.

Chlorophyll values promoted ecosystem development because fluctuations in chlorophyll are important for defining the outbreak dynamic in the trophic levels in the future. Based on the chlorophyll levels, we observed that in the periods 1990-1992, 1994-1996 and 1997-2000 the systems showed negative anomalies that were related to the presence of high temperature during El Niño events (warm periods), and the opposite was observed in cold periods (Lluch-Cota, 2000; Miller & Schneider, 2000; Torres, 2005; Behrenfeld *et al.*, 2006; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008; Lavaniegos, 2009). The gradual warming of water masses and lower nutrient availability promoted lower primary production, unlike the zooplankton populations, which increased in biomass in high temperature (McGowan *et al.*, 1998; Ayon *et al.*, 2008, Winder & Schindler, 2004; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008). Francis *et al.*, (1998) documented negative relationships between zooplankton communities and high temperature, but as we observed in this work, they are observed when a delay is applied to the analysis. When a one year delay

was applied in the California Current system a negative correlation was observed ($r=-0.45$), as in Francis *et al.*, (1998), and holds true for significance levels of 15%.

Catches and biomass

The dynamic of *D. gigas* catches in the Pacific Ocean and *I. argentinus* catches in the South Atlantic Ocean were similar. These species are important for fisheries around the world due to a wide distributions and high abundances. Fishery activity started in 1970 when these squid were detected near the seashore. The catches were relatively low until 1990, but since then a constant increase has been documented (Fig. 5) (Basson *et al.*, 1996; Waluda *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2008; Portela *et al.*, 2010). In Mexico and Peru *D. gigas* is one of the main fishery resources (Morales-Bojorquez *et al.*, 2001; Waluda *et al.*, 2006), in 1970 an artisanal fishery was first set up, and then at the beginning of the 90s the fishery activity was modified and catches increased to more than 50,000 tons per year in Mexico and 100,000 tons per year in Peru. Catches of *I. argentinus* have remained higher than 50,000 tons per year. It is not usual to use catch series to determinate the development of a natural population; however, if we are trying to determine when organisms are present or absent in an area, they are good tool when complete data are not available. Thus, the catches series, which increased exponentially after 1990 in the three areas, reflected fluctuations in the availability of the squid species, as we can observe for *D. gigas* during 1997 and 1998, when a lower fishery activity was observed in Mexico and Peru (Waluda *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Keyl *et al.*, 2008; Espino & Yamashiro, 2012) and *I. argentinus* during 2003-2004 (Villasante & Sumaila, 2010).

A latitudinal movement was observed in the catch series of the two species *D. gigas* and *I. argentinus*. In the northern hemisphere, *D. gigas* occurred in catches in the Gulf of Tehuantepec in the periods 1985-1989 and 1995-2004, in the Gulf of California since 1970, although in lower quantities because the fishery only formerly started in 1985, and in the California Current during 1989-1993 and after 2005 (Fig. 2a). In the southern hemisphere the fishing activity increased in Paita at the same time that it decreases in Ilo (Fig. 2b). In the South Atlantic Ocean Argentina at the central part of the Patagonian shelf was considered the main fishing area for this squid, and a latitudinal movement was detected between the northern area (Mar del Plata) and the southern area in the period 1993-1994 (around the

Falkland Islands) (Fig 2c) according to the availability, and high abundances of these resources were found. These movements have been described in Peruvian waters, (Waluda *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2008) and Argentina waters (Basson *et al.*, 1996), and are supported by the biomass estimates for *D. gigas* and *I. argentinus* in these areas, which showed similar abundance patterns (Fig. 5). In both areas the explanation is the availability of these squid near the seashore, which promotes increased fishery effort; however, it is important to highlight that the fishing fleet has remained in these areas each year and the fishing activity is monitored, and therefore this information could be used to determine this natural movement of squid. Robinson *et al.*, (2013) found that *D. gigas* landings in the Gulf of California responded to the productivity of fishing area (evidenced by the SST and Chlorophyll a), as there were above-average captures during four continuous years. Field *et al.*, (2007) reported that the trophic habits of *D. gigas* in the California Current system were a factor that determinates their presence of this species in the area. These relations, between squid species and natural resources enforce the latitudinal movements of squid species in this work.

The catches series of *D. gigas* in the Pacific Ocean and *I. argentinus* in the South Atlantic Ocean showed variations that may define the abundance cycles of these species. We used the biomass estimates to corroborate this trend (Fig. 5). In the graphics, *D. gigas* showed high abundances in both hemispheres and the biomass in catches constantly increased. High and low abundances were detected in the biomass estimates for both species, and these led to high and low abundances in the catches. We also observed lower catches, called fishery collapses “periodic collapses” that had been previously described by Morales-Bojórquez *et al.*, 2001, Chen *et al.*, 2008 and Rosas-Luis *et al.*, 2008. Biological populations fluctuate in abundance, which is also for squid species (Dawe *et al.*, 2002), and therefore it is normal to find trends in the catches series; however, we have to take into account the kind of fishery management that is focused on the resource. Thus, in Figure 5 we can observe low abundance periods of *D. gigas* in Peru that were not reflected in the catch series due to the good management in this fishery, which is considered to be a model in the exploitation of natural resources (Waluda *et al.*, 2006) due to the use of acoustic methods for estimating biomass before squid fishery activity is carried out.

Relationships between *D. gigas* and *I. argentinus* catches and biomass and the factors SST, Chl and Zoo

A negative correlation was found between the biomass estimates of *D. gigas* and the SST in Peru, and a positive correlation for *I. argentinus* in the South Atlantic Ocean when a delay of one year was applied. Morales-Bojórquez, (2002) commented that a direct relationship between *D. gigas* abundance and the SST is unlikely due to the characteristics of this organism, so that a warm period of surface waters will not be reflected in the current *D. gigas* population. Brito-Castillo *et al.*, 2000 found that catches of *D. gigas* can be affected by the SST and mainly by the concentration of the squid's feeding resources. Considering these assumptions and the finding in this work, the effects of the warm or cold events can be seen the following year as a result of the recruitment event, which is affected by short and medium SST periods in *D. gigas* (Waluda *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2008; Camarillo-Coop *et al.*, 2010; Staaf *et al.*, 2011). However, *I. argentinus* abundances are related to warm waters masses in the south Patagonia (Arkhipkin & Middleton, 2002) and, unlike *D. gigas*, the positive relationship was stronger with a one year delay in the studied area.

Relationships between chlorophyll and zooplankton values and *D. gigas* biomass estimates were observed. The areas used in this study are influenced by the environmental variability and the change between warm and cold periods that generally promote an increase in primary production (Glynn, 1988; Garate & Pacheco, 2004; Torres, 2005; Behrenfeld *et al.*, 2006). Therefore a restructuring of the population results in trophic relationships that directly affect the *D. gigas* and *I. argentinus* dynamics. Squid species are catalogued as voracious organisms with no selectivity in feeding, and are thus one of the most important predators in the ocean. They are capable of approaching any feeding resource (Aguiar-Santos & Haimovici, 1997; Field *et al.*, 2007; Markaida *et al.*, 2008; Ivanovic, 2010; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2011; Braid *et al.*, 2012) including zooplankton, which were directly related to squid species because they make up 10-20% of the diet of *D. gigas* and 60-70% of *I. argentinus* (Aguiar-Santos & Haimovici, 1997; Field *et al.*, 2007; Markaida *et al.*, 2008; Ivanovic, 2010; Rosas-Luis *et al.*, 2011). The positive relationship between Cla and *D. gigas* biomass estimates in Peru with a year delay applied could be the result of the trophic relationships in the ecosystem because *D. gigas* preys on fish that feed on microorganisms directly related to primary production (Ayon *et al.*, 2002, Rosas-Luis *et al.*, 2011). In contrast, the negative relationship between Cla and *I. argentinus* is the result of the oceanographic dynamic. It has

been suggested that the presence of high concentration of squid in the southern area is the result of warm water coming from the Brazilian current (Basson *et al.*, 1995), so that a lower primary production is observed. Nevertheless, zooplankton communities remain and support squid predation (Sabatini & Alvarez, 2001, Sabatini *et al.*, 2004).

Overall, we observed that the SST variability has changed since 1999. The maximum values have decreased in the time series, which has led to the restructuring of the trophic relationships in the ecosystem community. Espino, (2003) and Espino & Yamashiro, (2012) commented that, in high variability periods, the effects of the El Niño-La Niña events are stronger and the seasonality is marked. Therefore, a decrease in this variability promotes the homogenization of the system. Considering that these squid species are dynamic and adaptable, the observed result was a population restructuring that started in the 90s and after the 1998 El Niño event, when the *D. gigas* and *I. argentinus* populations became major components of the Pacific and South Atlantic Oceans ecosystems.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the IMECOCAL program (Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California <http://imecocal.cicese.mx>) and IMARPE (Instituto del Mar del Peru) for the databases. Thanks to Katherine Stonehouse for her support and observations on the English version. This article is based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas Luis, his doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México 201348).

RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS

Resumen

Este apartado se enfoca en la importancia que tienen los estudios ecotróficos para definir tendencias en abundancia y distribución de las especies de calamares sujetas a estudio en esta tesis. La información está contenida en tres publicaciones que corresponden a la descripción de los hábitos alimenticios y la interacción entre los recursos presa.

Para poder entender las relaciones que estas especies guardan en los ecosistemas fue necesario implementar los estudios ecotróficos en los que se determinó la importancia que representan estos calamares en las redes tróficas como depredadores, así como la interacción entre especies semejantes de calamares con las que pueden compartir su hábitat. Para llevar a cabo este apartado se seleccionaron tres áreas de importancia ecológica y comercial, la primera corresponde al océano Atlántico Sur en la plataforma Patagónica y las islas Malvinas/Falkland en las que se identificaron tres especies de calamar *I. argentinus*, *D. gahi* y *O. ingens*, la segunda corresponde al Noroeste del Mar Mediterráneo donde se identificó a *I. coindetii* y *T. sagittatus* y la tercera al océano Pacífico en las costas de México y Perú para *D. gigas*. Los resultados de estos trabajos demuestran que la tendencia de las poblaciones de estas especies es afectada directamente por las presas más abundantes y disponibles en el ecosistema, así como el desarrollo de relaciones intrínsecas entre algunas especies presa y su depredador como fue el caso de *D. gigas* y el pez *V. lucetia*.

La información de este apartado es discutida ampliamente en los artículos “Trophic habits of the Ommastrephid squid *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* in the Northwestern Mediterranean Sea”, “Feeding habits and trophic interactions of *Doryteuthis gahi*, *Illex argentinus* and *Onykia ingens* in the marine ecosystem off the Patagonian Shelf”, y “Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru”, a continuación se presenta esta información en el formato que fue enviado para su publicación.

Trophic habits of the Ommastrephid squid *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* in the Northwestern Mediterranean Sea^b

Rosas-Luis Rigoberto, Roger Villanueva and Pilar Sánchez

Institut de Ciències del Mar-CSIC, P. Marítim de la Barceloneta 37-45, 08003 Barcelona Spain.

^b La versión de este apartado ha sido sometida y aceptada para su publicación como: Rosas-Luis R., R. Villanueva & P. Sánchez. Trophic habits of the Ommastrephid squid *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* in the Northwestern Mediterranean Sea. (Fisheries Research)

Abstract

Squids *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* were collected from commercial trawls in the NW Mediterranean Sea and their stomach contents were analyzed to describe and compare their feeding habits. Fish, crustacean and squids were found in the stomach contents of both squid species, but *T. sagittatus* had a wide trophic spectrum composed by fifteen prey items more than *I. coindetii*. This difference was attributed to the availability of feeding resources in the water column, and the larger size and deeper distribution of *T. sagittatus*. The importance relative index showed that the crustacean *Pasiphaea multidentata* was the most important prey for both squids, and that *I. coindetii* fed secondly on *Anchilomera blossevillei*, *Pasiphaea sivado* and the fish *Lestidiops* sp., while *T. sagittatus* fed secondly on *Phronima sedentaria* and the fish *Arctozenus risso*. The feeding habits of the two squids varied in two prey items at the size interval between 9.1 and 21 cm ML, this difference was found to be by the presence of the amphipod *P. sedentaria* and the squid *Ancistroteuthis lichtensteinii* in the stomach contents of *T. sagittatus*, which are species of a deeper distributions. *T. sagittatus* larger than 21 cm ML preyed on other crustaceans and fish such as big Pandalidae crustaceans and the gadiform fish. Finally the analysis of the %FO showed that fifteen prey species were common in the feeding habits of the two squids, but they had not the same importance for each squid. *I. coindetii* fed mainly on *Lestidiops* sp., *Chauliodus sloani* and *P. multidentata* and *T. sagittatus* fed on *A. risso* and *P. sedentaria*, these species corresponded to mesopelagic fish, decapods crustaceans and amphipods, which suggests that these species are easily to predate at different horizons in the water column, which affects the predation and distribution of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

Resumen

Los calamares *Illex coindetii* y *Todarodes sagittatus* fueron colectados por medio de arrastres realizados por la flota pesquera en el noroeste del Mar Mediterráneo y sus contenidos estomacales fueron analizados para describir y comparar sus hábitos alimenticios. Peces, crustáceos y calamares fueron las principales presas encontradas en los contenidos estomacales de ambas especies, sin embargo *T. sagittatus* presentó un espectro trófico mayor y compuesto de quince presas más que *I. coindetii*. Esta diferencia se atribuye a la disponibilidad de recursos alimenticios en la columna de agua y al mayor tamaño, así como a la mayor profundidad a la que se encuentra *T. sagittatus*. El índice de importancia relativa mostró que los crustáceos de la especie *Pasiphaea multidentata* fueron las presas de mayor importancia para los dos calamares, en segundo lugar *I. coindetii* se alimentó de *Anchilomera blossevillei*, *Pasiphaea sivado* y del pez *Lestidiops* sp., mientras que en *T. sagittatus* las siguientes presas fueron los anfípodos *Phronima sedentaria* y los peces *Arctozenus risso*. Los hábitos alimenticios de los calamares entre los 9.1 y 21 cm de longitud de manto variaron en dos presas, esta diferencia se debió a una especie de anfípodo *P. sedentaria* y de un calamar *Ancistroteuthis lichtensteinii* en los contenidos estomacales de *T. sagittatus*, especies presa que tienen una distribución más profunda que el resto. Por otro lado los calamares *T. sagittatus* mayores a 21 cm se alimentaron de crustáceos y peces más grandes como los crustáceos de la familia Pandalidae y peces gadiformes. Finalmente, el análisis del %FO mostró que quince especies de presas fueron comunes en los hábitos alimenticios de ambas especies, pero estas no tuvieron la misma importancia para cada especie. *I. coindetii* se alimentó principalmente de los peces *Lestidiops* sp. y *Chauliodus sloani*, así como de crustáceos *P. multidentata*, mientras que *T. sagittatus* se alimentó principalmente del pez *A. risso* y el anfípodo *P. sedentaria*. Estas especies son peces mesopelágicos, crustáceos decápodos y anfípodos, lo que sugiere que son fáciles de depredar en las diferentes profundidades en la columna de agua, hecho que afecta la depredación y distribución de *I. coindetii* y *T. sagittatus*.

INTRODUCTION

Commercial catches of cephalopods show annual fluctuations generally attributed to the life cycle and habitat changes of the species (Pierce *et al.*, 2008). *Illex coindetii* (Verany, 1939) and *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1789) are two of the most common cephalopod species

in the Mediterranean Sea (Sánchez *et al.*, 1998), and are considered equally as important by catch. Both *I. coindetii* and *T. sagittatus* are demersal, neritic species in the Mediterranean Sea, and the main captures of *I. coindetii* are at depths of 60-400 m (Jereb and Roper 2010), and *T. sagittatus* is usually captured at depths of 400-800 m (Quetglas *et al.*, 1998). Also they are important components of the ecosystem due to the marine mammals, birds, and fish use them as a main feeding resource (Massutí *et al.*, 1998; Santos *et al.*, 2001; Salman, 2004; Peristeraki *et al.*, 2005; Castriota *et al.*, 2008; Karakulak *et al.*, 2009; Salman and Karakulak, 2009). On the other hand, their low selectivity in food and their voracity are the two characteristics that make them good predictors of ecosystem changes when the biomass and distribution of preys are modified (Overholtz *et al.*, 2000; Fabry *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Coll *et al.*, 2012).

Relations between squid species in the ecosystem can be described by using trophic ecology studies, and generally these relations are stronger when squids form dens aggregations (Arkhipkin and Middleton, 2002), due to one species may affect another indirectly by competition or directly by feeding on adults or juveniles. Other factors, such as the availability, quality, and size of feeding resources, are limitations to squid life cycle, and they can modify the behavior of predators (Castro and Hernandez-Garcia, 1995). It is know that the main fishing depths of both squids are different, but they can be found in depths around the 400 m, so that we described the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus* to understand the relationships that the squid species have in common, considering that trophic ecology is useful to explain the interaction of different species, the predator's distribution, the diving process, foraging behavior and ecology (Clarke and Kristensen, 1980), and that it is possible to get conclusions about the ecology of the prey species, and their distribution.

MATERIAL AND METHOD

A total of 121 *I. coindetii* and 161 *T. sagittatus* were collected from the fishing ports of Barcelona and Vilanova i la Geltrú, Northwestern Mediterranean Sea, captured by the local bottom trawl fleets during October-November 2010, July 2011 and March, May-July 2012 (Fig. 1). Commercial vessels fished during the daytime, mainly between 08:00 to 15:00 hours in depths ranged from 110 to 650 m. Squid were collected from the fish market at the time of vessel arrivals and placed immediately on ice before being transported to the laboratory and

stored at 4 °C. Fresh squids were dissected during the next 12-24 hours. Mantle length ML and body weight BW were measured, the sex was noted and the stage of maturity was assigned according to Lipinski and Underhill (1995), and finally a subjective, visual stomach fullness index was assigned in every squid: 0, empty; 1, scarce remains; 2, half full; 3, almost full; 4, completely full (Breiby and Jobling, 1985). Stomach content weight (SCW), and the fullness weight index FWI ($FWI = (SCW \times 100) / BW - SCW$, Rasero et al. 1996) were calculated in the 121 *I. coindetii* and 94 *T. sagittatus* (stomach with food traces). The stomach contents were frozen in plastic containers at -20 °C for posterior analysis.

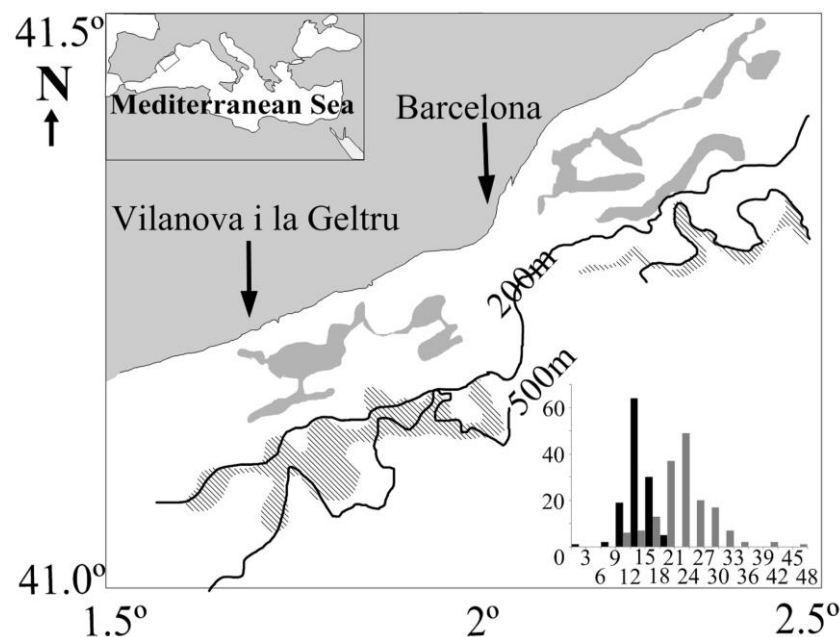


Figure 1.- Fishing ports of Barcelona and Vilanova i la Geltrú in the NW Mediterranean Sea. Gray areas represent the main fishing points lower than 200m depth, and black lines represent fishing points deeper than 200 m (Figure modified from Lleonart (1990)). The histogram represents the size distribution of the ML in cm: black bars are for *I. coindetii* and grey bars are for *T. sagittatus*.

Differences in FWI between samples of the two species were tested using a Kruskal-Wallis nonparametric ANOVA. Correlation between FWI and BW was also tested. Stomach contents were observed under a binocular microscope (60-120 magnification) to aid identification and the most conspicuous prey items were weighed to the nearest 0.01 g.

Fish sagittal otoliths were identified by consulting Smale *et al.*, (1995), Lombarte *et al.*, (2006) and Tuset *et al.*, (2008). Cephalopod beaks were identified following Clarke (1986) and a personal collection of the first author. Crustaceans were identified by their exoskeleton and consulting the works of Sars (1899), Zariquiey-Alvarez (1968), and Mauchline (1984).

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. Frequency of occurrence (%FO) was calculated according to the percentage of squid that fed on a certain prey. The number of individuals of a certain prey relative to the total number of individual prey (%N), and the weight of a certain prey relative to the total weight of all preys (%W) (Cailliet, 1976) were also obtained. Graphs of the index of relative importance, $IRI = (\%N + \%W) * (\%FO)$, were plotted to illustrate the diet by squid species. Only the most important preys were included in plots. A graphic of the IRI of fish, crustacean and squid groups were plotted by interval size of each squid, the IRI was expressed as $\%IRI = (IRI / \sum IRI) * 100$.

We selected the common and most important prey items (by FO) to compare between the squid species. Comparisons were tested using contingency tables and by estimation of G statistics (Crow, 1981). This statistic has a χ^2 distribution.

$$G = 2 * \sum_{i,j} X_{ij} \ln \left(X_{ij} / (X_i X_j / N) \right)$$

Where X_{ij} is the FO of prey of the i category ingested by j squid category, X_i is the FO of prey of the i category ingested by all squid, X_j is the total FO of prey ingested by the j squid category, and N is the total number of prey items ingested by all squid.

RESULTS

Stomach fullness

Most stomachs were full in *I. coindetii* while in *T. sagittatus* were half full or had few food traces (Fig. 2). Fullness weight index (FWI) values were different between both species (Kruskal-Wallis ANOVA, $H(1, N=278)=28.47$, $p < 0.001$). And no significant correlation was found between FWI and the total weight (*I. coindetii* $r^2=0.04$, $p > 0.05$, $N=121$, and *T. sagittatus* $r^2=0.007$, $p > 0.05$, $N=161$).

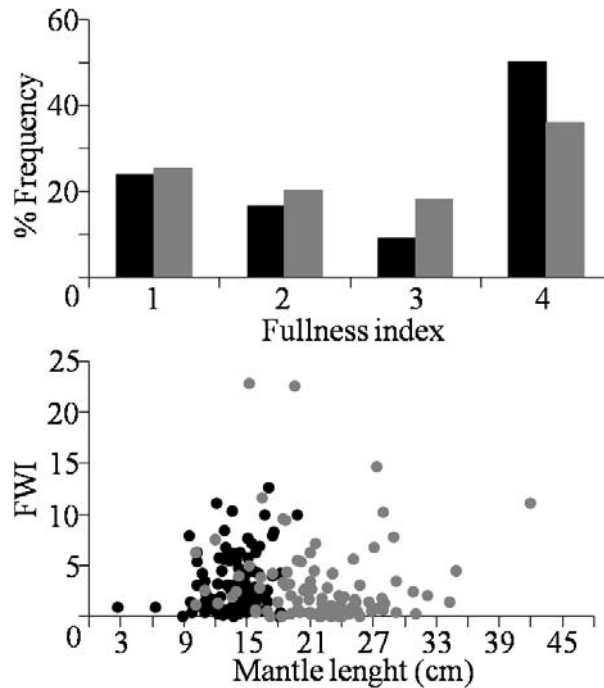


Figure 2.- Stomach fullness of squid species collected in the NW Mediterranean Sea, expressed in frequency distribution of stomach fullness index (upper figure) and relationship between fullness weight index (FWI) and squid mantle length (lower figure). Black bars are for *I. coindetii* (n= 121 individuals); gray bars are for *T. sagittatus* (n= 94 individuals).

Diet

Three main groups of preys were found in the diet of both squid species: fish, crustaceans and molluscs (mainly squid). Tables 1, 2 and 3 show the general description of 121 stomachs of *I. coindetii* and 94 stomachs of *T. sagittatus*. Prey items were similar between females and males of the same species (Mann-Whitney U Test, $p > 0.05$) and consequently all individuals were mixed for each species. A total of 34 different preys in *I. coindetii* and 49 in *T. sagittatus* were identified.

Fish

Myctophidae, Stomiidae, Sternoptychidae, Gonostomatidae, and Paralepididae family fish were found in the diet of both squids. On the other hand, Labridae and Mullidae were identified in *I. coindetii*, and Evermannellidae, Carangidae, Gadidae, Macrouridae, Merluccidae, Melamphaidae and Microstomatidae in *T. sagittatus*. Results showed that *I. coindetii* fed mainly on the Paralepididae *Lestidiops* sp. (IRI= 63.4), the Labridae *Symphodus*

cinereus and the Stomiidae *Chauliodus sloani* (IRI=23). *T. sagittatus* fed mainly on the Paralepididae *Arctozenus risso* (IRI= 123), and the Myctophidae *Cerastocopelus maderensis* (IRI=21) and *Lampanyctus pusillus* (IRI=13) (Table 1, Fig. 3).

Crustaceans

Pasiphaeidae, Euphausiacea, Penaeidae and Phrosinidae (Amphipoda) were the main preys found in the diet of both squid. *Pasiphaea multidentata* was the main prey for *I. coindetii* (IRI=2817) and the amphipod *Anchylomera blossevillei* (IRI=191) the second. *T. sagittatus* fed mainly on *P. multidentata* (IRI= 254) and the amphipod *Phrosina sedentaria* (IRI=221). Hippolytidae, Pandalidae, Galatheidae and the amphipods Phronimidae were only identified in the diet of *T. sagittatus* (Table 2, Fig. 3). Isopoda larvae of *Gnatia maxillaris* was found in the diet of both species (Table 2).

Molluscs

I. coindetii fed on *Todaropsis eblanae*, *T. sagittatus*, *Loligo forbesii*, and *T. sagittatus* fed on *I. coindetii*, *Histioteuthis reversa*, and *Ancistroteuthis lichtensteinii*. The cannibalism was not important for both squids (Table 3).

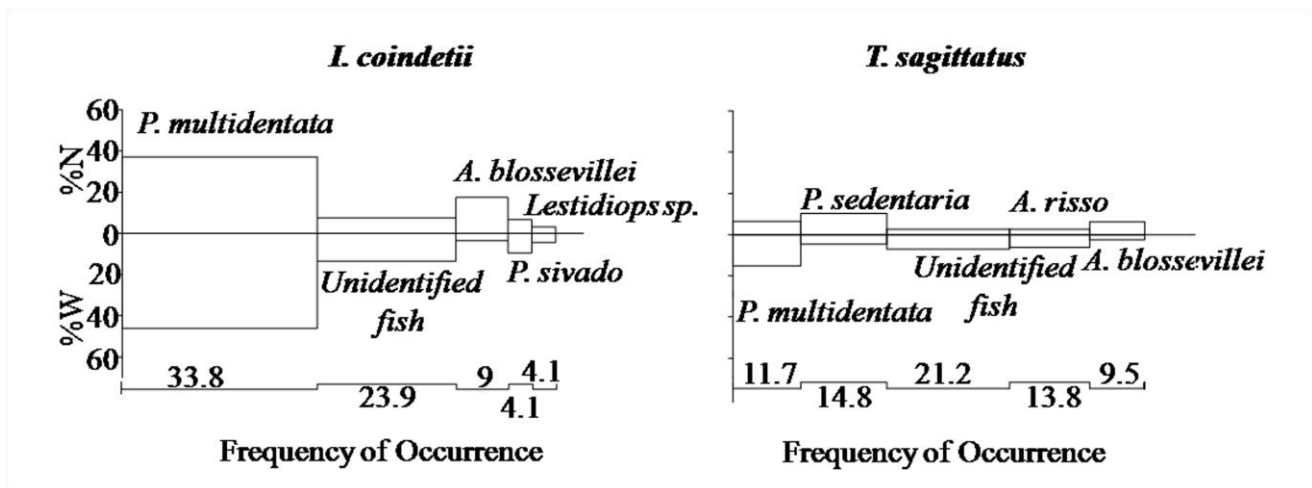


Figure 3.- Composition by percentage number (%N) and weight (%W) (vertical axis) and frequency of occurrence (%FO, horizontal axis) of the main prey items found in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

Table 1.- Index of relative importance (IRI), Frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of fish in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>								<i>T. sagittatus</i>							
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI		
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO			
Cordata																
Actinopterygii	119	31.2	102.3	34.0	72	59.5	3877.3	117	14.5	258.1	28.0	51	54.3	2307.5		
Aulopiformes																
Evermannellidae																
<i>Evermannella balbo</i>								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3		
Paralepididae																
<i>Arctozenus risso</i>	3	0.8	3.6	1.2	3	2.5	4.9	22	2.7	57.4	6.2	13	13.8	123.9		
<i>Lestidiops</i> sp.	13	3.4	12.9	4.3	10	8.3	63.4	3	0.5	1.7	0.1	2	1.2	0.8		
Gadiformes																
Gadidae																
<i>Micromesistius poutassou</i>								28	3.5	47.8	5.2	1	1.1	9.2		
Macrouridae																
<i>Coelorinchus</i> sp.								1	0.1	11.9	1.3	1	1.1	1.5		
Merluccidae																
<i>Merluccius</i> sp.								1	0.1	2.2	0.2	1	1.1	0.4		
Myctophiformes																
Myctophidae																
<i>Bentosema glaciale</i>	7	1.8	0.8	0.3	2	1.7	3.5									
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	5	1.3	4.4	1.4	5	4.1	11.2	7	0.9	23.6	2.6	6	6.4	21.9		
<i>Lampanyctus pusillus</i>	4	1.0	2.0	0.7	4	3.3	5.6	12	1.5	24.9	2.7	3	3.2	13.4		
<i>Myctophum punctatum</i>	2	0.5	0.9	0.3	2	1.7	1.4	2	0.2	0.8	0.1	1	1.1	0.4		
<i>Notoscopelus elongatus</i>	4	1.0	3.0	1.0	3	2.5	5.0									
Unidentified	9	2.4	11.1	3.7	9	7.4	45.0									
Osmeriformes																
Microstomatidae																
<i>Nansenia</i> sp.								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3		
Mullidae																
<i>Mullus barbatus</i>	1	0.3	0.4	0.1	1	0.8	0.3									
Perciformes																
Ariommatidae																
<i>Ariomma</i> sp.								1	0.1	0.4	0.0	1	1.1	0.2		
Carangidae																
<i>Trachurus trachurus</i>								1	0.1	1.7	0.2	1	1.1	0.3		
Labridae																
<i>Symphodus cinereus</i>	28	7.3	7.1	2.4	3	2.5	24.0									
<i>Symphodus mediterraneus</i>	1	0.3	2.5	0.8	1	0.8	0.9									
Stephanoberyciformes																
Melamphaidae																
<i>Scopelogadus</i> sp.								1	0.1	5.3	0.6	1	1.1	0.7		
Stomiiformes																
Stomiidae																
<i>Chauliodus sloani</i>	6	1.6	9.3	3.1	6	5.0	23.0	1	0.1	0.4	0.0	1	1.1	0.2		
Sternoptychidae																
<i>Maurolicus muelleri</i>	6	1.6	1.6	0.5	4	3.3	7.0	4	0.5	3.2	0.3	3	3.2	2.7		
Gonostomatidae																
<i>Gonostoma elongatum</i>	1	0.3	2.4	0.8	1	0.8	0.9	3	0.4	3.2	0.3	1	1.1	0.8		
<i>Gonostoma denudatum</i>								4	0.5	1.8	0.2	2	2.1	1.5		
Unidentified fish 1								2	0.2	5.7	0.6	2	2.1	1.8		
Unidentified fish 2								1	0.1	0.0	0.0	1	1.1	0.1		
Unidentified	29	7.6	40.4	13.4	29	24.0	504.0	22	2.7	64.7	7.0	20	21.3	207.5		
Total Number and Weight	119		102.3					118		258.9						
Total of stomach analyzed	121							94								

Table 2.- Index of relative importance (IRI), Frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of crustaceans in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>								<i>T. sagittatus</i>							
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI		
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO			
Crustacea	246	64.4	180.0	59.8	64	52.9	6571.7	263	32.6	276.5	30.0	68	72.3	4531.6		
Amphipoda																
Hyalidae																
<i>Hyale</i> sp.								1	0.1	0.1	0.0	1	1.1	0.1		
Phronimidae																
<i>Phronima sedentaria</i>								83	10.3	42.4	4.6	14	14.9	221.9		
Phrosinidae																
<i>Anchylomera blossevillei</i>	67	17.5	10.6	3.5	11	9.1	191.4	49	6.1	22.1	2.4	9	9.6	81.1		
<i>Phrosina semilunata</i>								17	2.1	15.2	1.6	5	5.3	20.0		
Copepoda																
Unidentified								1	0.1	0.7	0.1	1	1.1	0.2		
Decapoda																
Euphausiacea																
<i>Thysanopoda</i> sp.								1	0.1	2.8	0.3	1	1.1	0.5		
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3		
Unidentified	7	1.8	2.8	0.9	4	3.3	9.2	12	1.5	0.4	0.0	3	3.2	4.9		
Galatheidae																
<i>Munida intermedia</i>								1	0.1	3.1	0.3	1	1.1	0.5		
Hippolytidae																
<i>Ligur</i> sp.								4	0.5	4.9	0.5	2	2.1	2.2		
Pandalidae																
<i>Plesionika acanthonatus</i>								2	0.2	1.1	0.1	1	1.1	0.4		
<i>Plesionika martia</i>								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3		
<i>Plesionika heterocarpus</i>								2	0.2	2.4	0.3	2	2.1	1.1		
<i>Plesionika</i> sp.								2	0.2	5.4	0.6	2	2.1	1.8		
Pasiphaeidae																
<i>Pasiphaea multidentata</i>	142	37.2	138.2	46.0	41	33.9	2817.0	52	6.5	139.3	15.1	11	11.7	252.4		
<i>Pasiphaea sivado</i>	26	6.8	27.9	9.3	5	4.1	66.4	8	1.0	13.4	1.5	7	7.4	18.2		
Penaeidae																
<i>Parapeneus longirostris</i>	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	2	0.2	5.5	0.6	2	2.1	1.8		
Unidentified								12	1.5	11.7	1.3	12	12.8	35.2		
Unidentified Nantia								3	0.4	0.6	0.1	3	3.2	1.4		
Isopoda																
Gnathiidae																
<i>Gnathia maxillaris</i> larvae	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	2	0.2	0.0	0.0	1	1.1	0.3		
Unidentified	1	0.3	0.5	0.2	1	0.8	0.3									
Unidentified crustacea	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	7	0.9	3.3	0.4	7	7.4	9.2		
Total Number and Weight	246		180					263		276.5						
Total of stomach analyzed	121							94								

Table 3.- Index of relative importance (IRI), Frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of Molluscs and other preys in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>							<i>T. sagittatus</i>						
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO	
Mollusca	14	3.7	17.1	5.7	14	11.6	108.3	20	2.5	382.5	41.5	17	18.1	795.7
Cephalopoda														
Teuthida														
Histioteuthidae														
<i>Histioteuthis reversa</i>								4	0.5	2.7	0.3	2	2.1	1.7
Loliginidae														
<i>Loligo forbesii</i>	1	0.3	3.4	1.1	1	0.8	1.1							
Ommastrephidae														
<i>Illex coindetii</i>	1	0.3	1.8	0.6	1	0.8	0.7	2	0.2	24.4	2.6	2	2.1	6.2
<i>Todaropsis eblanae</i>	2	0.5	5.7	1.9	2	1.7	4.0							
<i>Todarodes sagittatus</i>	1	0.3	0.7	0.2	1	0.8	0.4	1	0.1	0.6	0.1	1	1.1	0.2
Onychoteuthidae														
<i>Ancistroteuthis lichtensteinii</i>								5	0.6	11.8	1.3	4	4.3	8.1
Unidentified								1	0.1	269.3	29.2	1	1.1	31.2
Unidentified squid 1	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2							
Unidentified squid 2	2	0.5	2.9	1.0	2	1.7	2.5	4	0.5	72.8	7.9	4	4.3	35.7
Unidentified squid 3	3	0.8	0.1	0.0	3	2.5	2.0	3	0.4	1.0	0.1	3	3.2	1.5
Unidentified cephalopod	1	0.3	1.4	0.5	1	0.8	0.6							
Gastropoda														
Opisthobranchia														
Unidentified 1	1	0.3	0.4	0.1	1	0.8	0.3							
Unidentified 2	1	0.3	0.7	0.2	1	0.8	0.4							
Algae														
Phaeophyta														
Unidentified	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2							
Unidentified organic matter	2	0.5	1.4	0.4	2	1.7	1.6	4	0.5	4.1	0.4	4	4.3	4.0
Plastic thread								2	0.2	0.1	0.0	2	2.1	0.6
Total Number and Weight	17		18.46					26		386.7				
Total of stomach analyzed	121							94						

Table 4.- Most important prey species, organized by squid mantle length (ML) and percentage of frequency of occurrence (%FO), identified in the diet of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

Prey	%FO by ML size interval cm. <i>I. coindetii</i> and <i>T. sagittatus</i>																							
	0.0-3.0	3.1-6.0	6.1-9.0	9.1-12.0	12.1-15.0	15.1-18.0	18.1-21.0	21.1-24.0	24.1-27.0	27.1-30.0	30.1-33.0	33.1-36.0	36.1-39.0	39.1-42.0	42.1-45.0	45.1-48.0								
Cordata			100	68.4	100	59.4	57.1	60	40	20	40	33.3	66.7	66.7	83.3	100	50				100			
Actinopterygii																								
Aulopiformes																								
Paralepididae																								
<i>Arctozemus risso</i>					20	3.1		3.3		10		16.7		25		16.7								
<i>Lestidiops</i> sp.				5.3	20	7.8		13.3																
Myctophiformes																								
Myctophidae																								
<i>Ceratospelus maderensis</i>					40	1.6		13.3				8.3		16.7		16.6								
<i>Lampanyctus pusillus</i>						1.6		10	10					8.3			50							
<i>Myctophum punctatum</i>				5.3		1.6																		
Stomiiformes																								
Stomiidae																								
<i>Chauliodus sloani</i>				10.5		6.3						8.3												
Sternoptychidae																								
<i>Maurolicus muelleri</i>				5.3		3.1	14.3	3.3		5				8.3										
Gonostomatidae																								
<i>Gonostoma elongatum</i>								3.3	10															
<i>Gonostoma denudatum</i>							14.3			5														
Crustacea	100			47.4	40	50.0	71.42	66.7	80	40	70	83.3	75	66.7	83	50				50			100	
Amphipoda																								
Phrosinidae																								
<i>Anchylomera blossevillei</i>				5.3		9.4		13.3	40		5	16.7												
<i>Phrosina semilunata</i>									10		5	11.1		8.3										
Phronimidae																								
<i>Phronima sedentaria</i>							28.6		40		15	11.1	8.3	8.3		16.7								
Decapoda																								
Pasiphaeidae																								
<i>Pasiphaea multidentata</i>				26.3		34.4		43.3	10	20	20		8.3		25		33							
<i>Pasiphaea sivado</i>						3.1		6.7	10	20		22.2		16.7		17								
Mollusca				15.8		10.9		13.3	40		15	5.5	25	33.3	50						50		100	
Cephalopoda																								
Teuthida																								
Ommastrephidae																								
<i>Illex coindetii</i>								3.3		5		5.5		8.3										
Onychoteuthidae																								
<i>Ancistroteuthis lichtensteinii</i>									10				16.7		8.3									
Total of stomach analyzed	1		2	19	5	64	7	30	10	5	19	18	12	12	6		2		2				1	

Diet by size interval

Generally the feeding habits of the squids were composed by the three prey groups, fish, crustaceans and squids, but the IRI varied according to the squid size (Fig. 4). The diet of *I. coindetii* between 6 and 12 cm ML was mainly composed by fish, and *I. coindetii* higher than 12 cm ML fed mainly on crustaceans. The feeding habits of *T. sagittatus* between 9 and 12 cm ML were mainly composed by fish, and then it changed to crustaceans in size between 12 and 27, apparently *T. sagittatus* higher than 33 cm fed mainly on fish. The squid group was found in the feeding habits of *I. coindetii* between 12 and 18 cm ML and *T. sagittatus* between 12 and 30 cm ML.

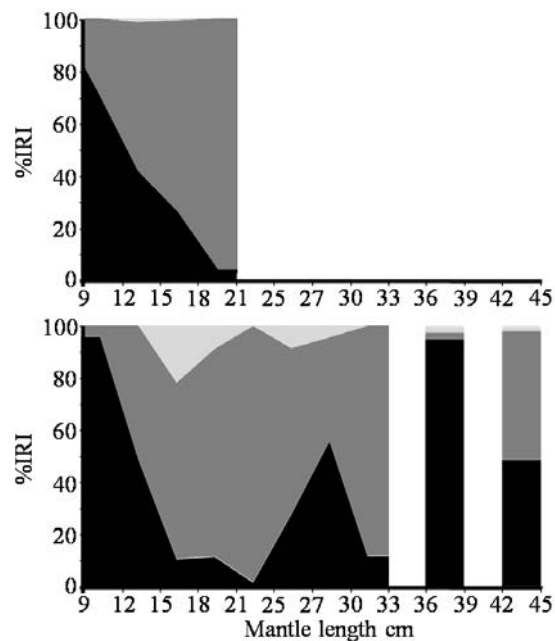


Figure 4.- Percentage of the IRI by interval size for *I. coindetii* (upper graphic) and *T. sagittatus* (lower graphic). Black area represents fish, gray area represents crustaceans and the light gray area represents the squid group.

Table 4 shows the %FO by size interval of both squid species. *I. coindetii* was ranged in the size interval between 0.0 and 21.0 cm ML: an *I. coindetii* belonged to the size interval of 0.0-3.0cm ML fed on the Euphausiacea group, then squids in the size interval between 6.1 and 9.0 cm ML fed on fish, and in the size interval between 9.1 and 21.0 cm ML they fed on *P. multidentata* and the amphipod *A. blossevillei*. Fish were important in the size interval between 9.1 and 18.0 cm ML and *B. glaciale*, *C. sloani* and *Lestidiops* sp. were the main prey

species. The fish *Lestidiops* sp. was found in the stomach contents of squid in the size interval between 9 and 18 cm ML, and its %FO increased according to the squid's size. The squid group was found in the diet between 9.1 and 18.0 cm.

Todarodes sagittatus squids were ranged in the size interval between 9 and 48 cm ML. Squids at size between 9.1 and 15.0 cm ML fed on *G. maxilaris* larvae, *Plesionika* sp., and *P. sedentaria*, and squids between 15.1 and 36.0 cm ML fed on a greater number of prey items (Table 4). The amphipod *P. sedentaria* was the main prey found in the size interval between 12.1 and 36.0 cm ML, and the crustacean *P. multidentata* and *P. sivado* were identified in the size interval between 15.1 and 33.0 cm ML. Squids at size between 30.1 and 48.0 cm ML fed on Penaeidae, Hippolytidae, Pandalidae and Galatheididae crustaceans. The myctophid fish were identified in the stomach contents in the size interval between 9.1 and 12.0, 15.1 and 18.0 cm, and between 24 and 36 cm ML, with *C. maderensis* and *L. pusillus* being the main myctophid species. The paralepididae *A. risso* was also important in the size interval between 18.1 and 33.0 cm ML. Generally, Molluscs were found as preys in the diet of *T. sagittatus*, and *I. coindetii* and *A. lichtensteinii* were the main prey species identified in the stomach contents of squids at size between 15.1 and 30.0 cm ML. We also identified plastic thread in the stomach contents of two squid of 30.1-36.0 cm ML (Table 4).

Common prey items in *I. coindetii* and *T. sagittatus*

The main prey items in both squid species were six fish and three crustaceans. The results of the statistical analysis are showed in Table 5. Myctophidae and Paralepididae fish were the main families in both species, *L. pusillus* and *C. maderensis* were the main myctophid prey species but there was no significant difference between the diet of *I. coindetii* and *T. sagittatus*. The Stomiidae *C. sloani*, and the Paralepididae *A. risso* and *Lestidiops* sp. were the three prey species with significant differences in the diet of both squid species. *Lestidiops* sp. and *C. sloani* had a significant importance for *I. coindetii* and *A. risso* for *T. sagittatus*. *P. multidentata* and *P. sivado* were the crustacean preys that had significant difference in their feeding habits, and according to the analysis of contingency tables *P. multidentata* had a major significance for *I. coindetii* and *P. sivado* for *T. sagittatus*.

Table 5.- Frequency of occurrence (FO) of the most important prey items in both squid species and statistical comparisons. Significance value $p= 0.05$. (* indicates differences between species; n.s., not significant)

Prey	FO		X ²	P
	<i>I. coindetii</i>	<i>T. sagittatus</i>		
Fish group	72	84	1.5	n.s.
<i>Arctozenus risso</i>	3	22	10.70	*
<i>Lestidiops</i> sp.	10	2	8.36	*
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	5	7	0.01	n.s.
<i>Lampanyctus pusillus</i>	4	3	0.59	n.s.
<i>Chauliodus sloani</i>	6	1	5.37	*
<i>Maurolicus muelleri</i>	4	3	0.59	n.s.
Crustacean group	64	172	5.81	*
<i>Anchylomera blossevillei</i>	11	13	0.09	n.s.
<i>Pasiphaea multidentata</i>	41	15	26.20	*
<i>Pasiphaea sivado</i>	5	22	7.25	*

DISCUSSION

Ommastrephid squid species sampled in this study showed a typical trophic role using a high diversity of resources as previously reported by Coll *et al.*, (2012). We inferred that at the fishing time squids were captured, *I. coindetii* was feeding, due to all the squids cached contained prey traces in the stomachs, while it was different for *T. sagittatus* (58% of the squid sampled contained prey traces in the stomachs) (Fig. 2). It is difficult to assess whether the variation was due to differences in squid size or to the prey availability, but it can be result of the different deeper distribution. It seems that *T. sagittatus* preys actively in deeper waters where it is found their higher concentrations (Quetglas *et al.*, 1998). Nevertheless the difference in the sampled stomachs, both squids fed on fish, crustaceans and molluscs that is common with other cephalopods species, cataloging them as opportunistic and voracious organisms (Sánchez, 1982, Sánchez *et al.*, 1998, Lordan *et al.*, 2001, Quetglas *et al.*, 1999, Fanelli *et al.*, 2012). These characteristics in the feeding habits could promote a predation focused on the most readily available prey species.

This study highlights the particular importance of the crustacean *P. multidentata* and the amphipods *A. blossevillei* and *P. sedentaria* in the diet of *I. coindetii* and *T. sagittatus* (Table 1), which were the main prey items. *P. multidentata* was the first feeding resource for both squid species and its presence in the diet can be due to the high abundance and the densely concentrated patches in the water column (Abelló *et al.*, 1988) of the middle slope community (Cartes *et al.*, 1994). *A. blossevillei*, *P. sivado* and *Lestidiops* sp. represented another important part of the diet of *I. coindetii*, whereas *P. sedentaria* and *A. risso* substitute them in the diet of *T. sagittatus*. These trophic habits suggest that the distribution of the two squids is probably affected by the availability of feeding resources in the water column. As *A. blossevillei* and *P. sedentaria* have similar swimming capacity (24.9 m/h and 22 m/h respectively) (Ponomaryova and Suslyayev, 1980) other factors unrelated to vertical movement capacity probably influence the predation of *I. coindetii* in the upper water and *T. sagittatus* in deeper waters.

The results showed that *T. sagittatus* had a wide trophic spectrum, resulting from a wide vertical and horizontal distribution (Quetglas *et al.*, 1998), so that *T. sagittatus* can feed on species which have a deeper distribution, like the squid *H. reversa* and *A. linchtsteinii*.

However both squid species can be found in depths between 200 and 500 m and preying in the same feeding resources as it is reported in this work and by Piatkowski *et al.*, (1998), who mentioned that *T. sagittatus* cached near to the coast fed on benthic preys which are common feeding resources of *I. coindetii* (Castro and Hernández-García, 1995). It is important to note that they can be found in the same water layer, but it does not mean that they are interacting at the same time. Therefore the interspecific predation was not important as only two *T. sagittatus* fed on *I. coindetii* and one *I. coindetii* fed on *T. sagittatus*, a fact that can be a result of the narrow depth range the both species have in common. Given this result, it seems likely that there is no simultaneous predation of both squid species in the same water layer.

The diet of *T. sagittatus* was composed by 49 prey items, and the one of *I. coindetii* was composed by 34. This difference in prey items is the result of the larger size of *T. sagittatus* (Table 5) and also can be attributed to the different distribution in the water column of both squids. When both squid species were ranged in the same size interval between 9.1 and 21.0 cm ML, their feeding habits varied in two prey items (*I. coindetii* fed on 11 prey items while *T. sagittatus* fed on 13 prey items), these two preys were the amphipod *P. sedentaria* and the squid *A. lichtensteinii*, which were found in the stomach contents of *T. sagittatus*. They are species of a deeper depth range distribution (Cartes *et al.*, 1994), which promotes the predation of *T. sagittatus* in deeper water (Sánchez, 1982, Piatkowski *et al.*, 1998). In addition the increasing in size of squid species is an important factor determining the prey selection (Castro and Hernandez-Garcia, 1995, Sánchez *et al.*, 1998a), in this sense the results of the IRI and %FO by size showed that the diet of squid less than 9 cm ML was composed mainly by little crustaceans, then it changed to fish and crustaceans in size between 9 and 15 cm ML. And squid *T. sagittatus* larger than 21 cm ML fed on gadiform fish and bigger Pandalidae crustaceans, which means an addition of new preys to an already existing prey spectrum coinciding with that described by Piatkowski *et al.* (1998) for *T. sagittatus* in the central eastern Atlantic.

The analysis of the %FO showed that fifteen prey species were common in the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus*, which suggests that these species are easily to predate and also they may be abundant in the midwater zone, but they had not the same importance for each squid. The fifteen prey species correspond to mesopelagic fish, decapod crustaceans and amphipods, which form dense patches at different horizons in the water column and mainly in

the epipelagic zone (Abello *et al.*, 1988, Hopkins and Sutton 1998, Cartes *et al.*, 1994), where it is the apparently depth of most feeding activity of squid species (Quetglas *et al.*, 1999, Sanchez, 1982a). These characteristics of the feeding resources promoted that *I. coindetii* fed mainly on *Lestidiops* sp., *C. sloani* and *P. multidentata* while *T. sagittatus* fed on *A. risso* and *P. sedentaria*, which would tend to suggest an active predation during their vertical migration to deeper water layers where these preys are abundant.

Finally and as conclusion, these results demonstrated that the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus* are composed by a high number of prey species such as fish, crustaceans and molluscs. Both squids used similar feeding resources and the most important prey species were *P. multidentata*, *A. blossevillei* and *P. sedentaria*. The dynamic of these prey species promoted a different trophic behavior between these two squids, and they feed at different horizons minimizing competition (All *I. coindetii* had prey traces in the stomachs, while 58% of *T. sagittatus* had prey traces in the stomachs).

Acknowledgements

We would like to thank Mr. Giuliano Petroni for his support during collection and transport of samples to the Institut de Ciències del Mar and Stefanie Keller and Jeremy Hand for their support and observations on the English version. This work is based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas-Luis, his doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México). This study was partially funded by the research project CALOCEAN-2 (AGL2012-39077) from the Ministry of Economy and Competitiveness of Spain.

Feeding habits and trophic interactions of *Doryteuthis gahi*, *Illex argentinus* and *Onykia ingens* in the marine ecosystem off the Patagonian Shelf ^c

Rigoberto Rosas-Luis¹, Pilar Sanchez¹, Julio M. Portela² and José Luis del Río²

1.-Institut de Ciències del Mar-CSIC, P. Marítim de la Barceloneta 37-45, 08003 Barcelona Spain. rigoberto@icm.csic.es , pilar@icm.csic.es

2.-Instituto Español de Oceanografía, Centro Oceanográfico Vigo, Subida a Radio Faro, 50. 36390 Vigo Spain. julio.portela@vi.ieo.es, joseluis.delrio@vi.ieo.es

^c La versión de este apartado ha sido sometida y aceptada para su publicación como: Rosas-Luis R., P. Sánchez, J. M. Portela & J. L. del Río. Feeding habits and trophic interactions of *Doryteuthis gahi*, *Illex argentinus* and *Onykia ingens* in the marine ecosystem off the Patagonian Shelf. (Fisheries Research)

ABSTRACT

311 squid were obtained from commercial catches on the Patagonian shelf grounds during March and April 2012. Squid were identified as *Doryteuthis gahi*, *Illex argentinus* and *Onykia ingens* and the stomach contents were sampled to describe their trophic spectrum. The three squid species fed on fish, crustaceans and molluscs. Squid of smaller size fed mainly on crustaceans (euphausiids the main prey for small *D. gahi*, and the Munididae for small *I. argentinus* and *O. ingens*), then the diet changed to fish, and finally, the diet of larger size squid was composed primarily of molluscs enforcing a considerable niche separation. *D. gahi* and smaller *I. argentinus* had frequently consumed *D. gahi*, *Euphausia* sp. and *Salilota australis*. Larger *I. argentinus* and *O. ingens* consumed mostly two fish *Gymnoscopelus* sp. and *S. australis*, two squid species *D. gahi* and *Histioteuthis atlantica*, two crustaceans *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* and the chaetognatha *Sagitta elegans*. *D. gahi* was the main prey item represented in the diet of *O. ingens*, and *D. gahi* (cannibalism), and the second important prey for *I. argentinus*, suggesting that this species is an available resource in the Patagonian Shelf.

Resumen

Se colectaron 311 calamares capturados por la flota pesquera en la plataforma Patagónica durante marzo y abril del 2012, fueron identificados como *Doryteuthis gahi*, *Illex argentinus* y *Onykia ingens* y sus contenidos estomacales fueron analizados para describir sus espectros tróficos. Las tres especies se alimentaron de peces, crustáceos y moluscos. Los calamares de menor talla se alimentaron de crustáceos (los euphausiidos fueron la principal presa de los calamares más pequeños de la especie *D. gahi*, los crustáceos de la familia Munididae fueron los más importantes para los más pequeños de *I. argentinus* y *O. ingens*), después en tallas más grandes la dieta cambió a peces y finalmente los calamares grandes se alimentaron principalmente de moluscos, lo que propició la separación en hábitos alimenticios entre las especies. Los calamares *D. gahi* y pequeños *I. argentinus* se alimentaron de *D. gahi*, *Euphausia* sp. y *Salilota australis*. Los calamares más grandes de *I. argentinus* y *O. ingens* consumieron principalmente los peces *Gymnoscopelus* sp. y *S. australis*, dos especies de calamares *D. gahi* y *Histioteuthis atlantica*, dos crustáceos *Munida gregaria* y *Munida subrugosa*, y una especie de quetognatos *Sagitta elegans*. *D. gahi* fue la principal presa de la que se alimentaron los calamares *O. ingens* y *D. gahi* (canibalismo), y fue la segunda presa en

importancia para *I. argentinus*, lo que sugiere que esta especie es un recurso con alta disponibilidad en la plataforma Patagónica.

INTRODUCTION

Squids are short-lived species, which generally having a lifespan of about one year and dying after a terminal spawning event. Their highly labile populations show sensitivity to ecosystem fluctuations (Pierce *et al.*, 2008); to support this life-history strategy, they feed voraciously on a wide range of prey, exhibiting high growth and metabolism rates (Rodhouse and Nigmatullin, 1996). Fishing activities targeting *Illex argentinus* and *Doryteuthis gahi* in the Southwestern Atlantic, are among the most important worldwide cephalopods' fisheries and are conducted by fleets from Argentina, Uruguay, Spain, Estonia and far eastern countries such as Japan, Korea, Taiwan and China (Portela *et al.*, 2006). *I. argentinus* and *D. gahi* show dramatic interannual fluctuations in recruitment, with direct impacts on fisheries catch rates apparently unrelated to fishing effort (Beddington *et al.*, 1990; Rodhouse and Nigmatullin, 1996). They are associated with the Brazil/Malvinas current system (Waluda *et al.*, 2004), while the populations of the non-commercial species *Onykia ingens* are generally associated with the circumpolar waters between the Subtropical Front and the Antarctic Polar Front (Jackson *et al.*, 2000).

The Southwestern Atlantic Shelf (containing the Patagonian Shelf) extends from Cape Frio, Brazil (23° S) to Burdwood's Bank (~ 55°S). Relatively narrow at its northern end, it widens progressively to the south, reaching a maximum width of approximately 860 km roughly around the latitude of the Falklands/Malvinas Islands (~ 51°S). The shelf circulation consists of a northward flow of cold waters in the south -the Falklands/Malvinas Current (FC)- and a southward flow of warm waters in the north -the Brazil Current (BC) (Bakun and Parrish, 1991; Piola *et al.*, 2000; Palma *et al.*, 2008). Both currents collide approximately at 38°S, forming the Brazil/Falklands/Malvinas Confluence (BFC), affected by high mesoscale variability. These characteristics highly influence the variety and abundance of fishery resources on the Patagonian shelf, including the three squid species considered in this work (Rodhouse *et al.*, 1992; Ivanovic and Brunetti, 1994; Arkhipkin, 2000; Laptikhovskiy, 2002; Arkhipkin *et al.*, 2004; Barton *et al.*, 2004; Agnew *et al.*, 2005; Waluda *et al.*, 2008; Portela *et al.*, 2010).

These three squid species are important ecosystem components, as they constitute an important diet of marine mammals, birds and some fish (Ivanovic and Brunetti, 1994, Cherel and Weimerskirch 1999, Mouat *et al.*, 2001), while they are themselves important predators of mesopelagic fish, euphausiids and other cephalopods (Cherel and Duhamel, 2003, Phillip *et al.*, 2003, Jackson *et al.*, 1998, Phillips *et al.*, 2001). Therefore the impact of the three considered squid species in marine ecosystems –and of cephalopods in general- is subject to annual variation in two different ways: i) their high predation rates, coupled with high metabolic efficiency (i.e. growth efficiency) converts into substantial energy and nutrient flux to higher trophic levels and allow for high fishery catches whenever a strong cohort passes through a system; ii) predation of a strong cohort of cephalopods on early stages of commercial fish is likely to affect the recruitment success of fish stocks and therefor reduce their yield (Rodhouse and Nigmatullin, 1996).

One way to understand the ecosystem dynamics is through trophic ecology studies which result in a better understanding of the interactions and dependencies between species within the same ecosystem. Trophic interactions between squid species can support the linked patterns which are suggested to depend on the Southern Oscillation Index (spawning and recruitment of *I. argentinus* and *D. gahi* are strongly correlated with the SOI) (Waluda *et al.*, 2004): both juvenile and adult are affected by the food availability related to differences in wind stress and its effect on the mixed layer or effects on ocean circulation patterns promoted by the SOI. Due to the importance of the squid species in the ecosystem, their importance as fishery resources, and also their dynamism, the objective of this study was to determinate the feeding habits and trophic relationships between *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens* in the ecosystem off the Patagonian Shelf.

MATERIAL AND METHOD

A total of 311 squid were obtained from commercial catches of two Spanish bottom trawl vessels (the commercial vessels C/V Costa do Cabo and Playa Pesmar 1) over the Patagonian shelf during March and April 2012 (Table 1, Fig. 1). Trawling was conducted between 147 to 220 m using a four-panel trawl gear net of 64.40 x 84.85 m. Figure 1 shows stations with squid catches off 200 miles to oceanic zones, included samples from around the Falklands/Malvinas Islands and international waters off Argentina. Three species were identified and frozen until further analysis in the laboratory.

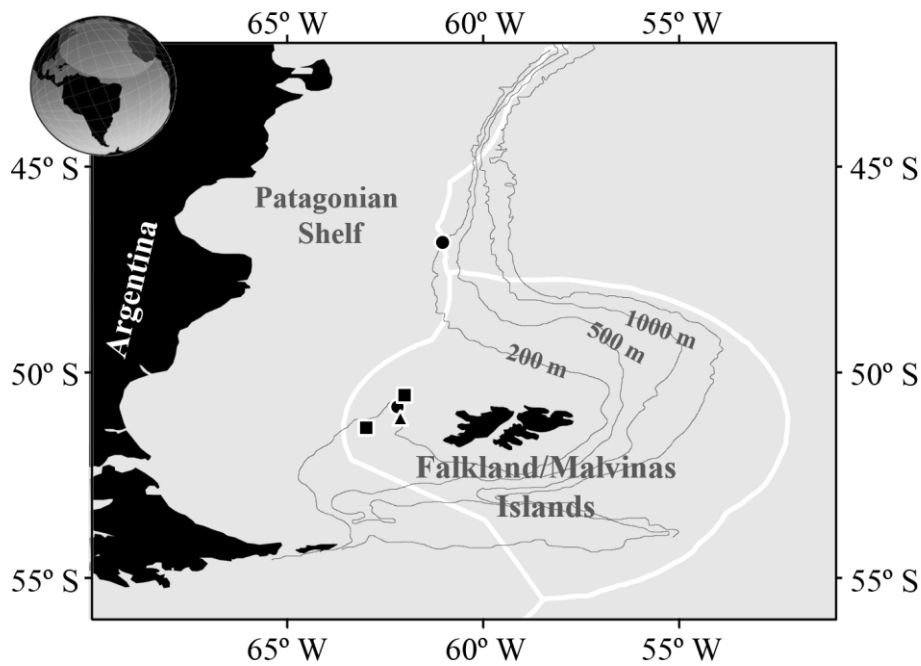


Figure 1.- Southwestern Atlantic Ocean and positive catch areas from squid species. ● *Doryteuthis gahi*, ■ *Illex argentinus*, and ▲ *Onykia ingens*. White line represents the limit of the Economic exclusive zone.

Table 1.- Summary data for squid *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens* collected in the Patagonian shelf. (One *D. gahi* unsexed)

Species	Total	Sex proportion F:M	Mantle length (cm)	Weight interval (g)
<i>D. gahi</i>	99	1 : 1	7 - 37.0	29 - 367
<i>I. argentinus</i>	94	2.76 : 1	21 - 32.8	188 - 900
<i>O. ingens</i>	118	2.31 : 1	19 - 39.3	260 - 2595

Mantle length and body weight were recorder for all samples as well as sex and maturity (assigned according to Lipinski and Underhill (1995)). A subjective, visual stomach fullness index was assigned: 0, empty; 1, scarce remains; 2, half full; 3, almost full; 4, completely full

(Breiby and Jobling, 1985). Stomach content weight and fullness weight index (FWI) were calculated as described by Rasero et al., (1996) using the next equation:

$$FWI = (SCW \times 100) / (BW - SCW)$$

Where: SCW is the stomach content weight and BW is the body weight of each squid.

Differences in FWI between samples of the three species were tested using a Kruskal-Wallis test (nonparametric ANOVA). Correlation between FWI and BW was also tested. Stomach contents were observed under a binocular microscope (60-120 X) and the most conspicuous prey items were weighed to the nearest 0.01 g.

Fish sagittal otoliths were identified by consulting the work of Smale *et al.*, (1995) and Lombarte *et al.*, (2006). Cephalopod beaks were identified following Clarke (1986) and Xavier and Cherel (2009). Crustaceans were identified by their exoskeleton depicted by Anonym (1988), and Boschi *et al.*, (1992).

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. Frequency of occurrence (%FO) was calculated as the percentage of squid that fed on a certain prey, number (%N) is the number of individuals of a certain prey relative to the total number of individual prey, and weight (%W) is defined as the weight of a certain prey relative to the total weight of all prey (Caillinet, 1976). When graphs of indices of relative importance (IRI), $IRI = (\%N + \%W) * (\%FO)$, were plotted to illustrate the diet by squid species, only the most important prey were included. *I. argentinus* samples corresponded to two areas in the Patagonian Shelf (see figure 1) and in order to compare their diet with *O. ingens* we combined the two sampled areas into one. We conducted a Friedman ANOVA analysis, which is a nonparametric test used to compare the trophic spectrum of *I. argentinus* in the north and south sampled areas.

The IRI was used to determinate the main prey items. A nonparametric Mann-Whitney U Test was used to compare the feeding habits between the sexes of each squid species. We selected the common and most important prey items (by FO) to compare between the squid species.

Comparisons were tested using contingency tables and by estimation of G statistics (Crow, 1981). This statistic has a χ^2 distribution.

$$G = 2 * \sum_{i,j} X_{ij} \ln(X_{ij} / (X_i X_j / N))$$

Where: X_{ij} is the FO of prey of the i category ingested by j squid category, X_i is the FO of prey of the i category ingested by all squid, X_j is the total FO of prey ingested by the j squid category, and N is the total number of prey items ingested by all squid.

RESULTS

Stomach fullness

Independently from sex, most stomachs were empty or had few food traces in *D. gahi* (42 and 45 respectively) and *I. argentinus* (22 and 47 respectively) while in *O. ingens* stomachs were full or half full (32 and 55 respectively) (Fig. 2). FWI values differed between the three species (Kruskal-Wallis ANOVA, $H(2, N=242) = 54.52$, $p < 0.001$). A significant but lower correlation between FWI and ML was found in *I. argentinus* ($p < 0.001$, $N=94$, $r^2=0.11$).

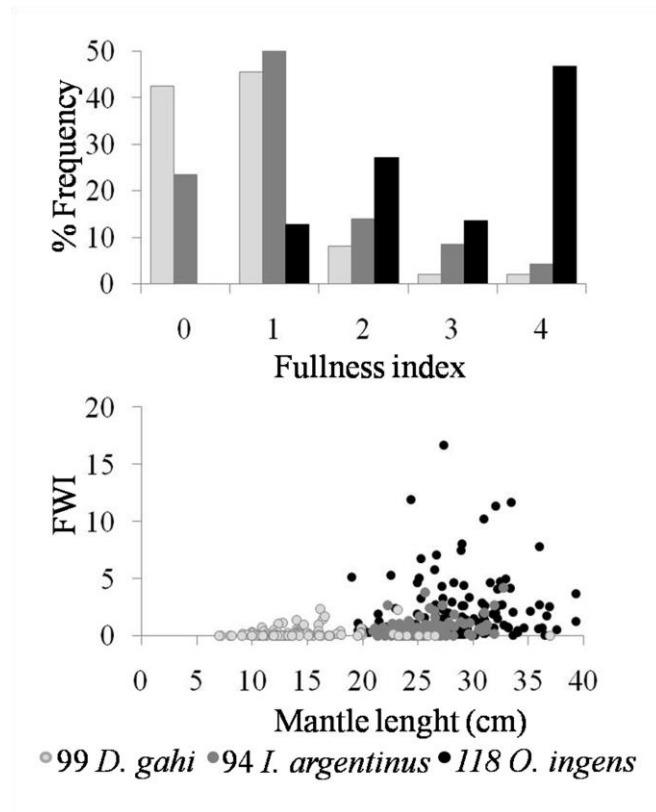


Figure 2.- Stomach fullness of *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens* collected in the Patagonian shelf, expressed in frequency of stomach fullness index (upper figure) and relationship between fullness weight index (FWI) and squid mantle length (lower figure).

Table 2.- Index of relative importance (IRI), Frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of prey in the stomach contents of *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens*. (“-“ values < 0.05).

Prey	<i>D. gahi</i>								<i>I. argentinus</i>								<i>O. ingens</i>							
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI			
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO				
Cordata																								
Actinopterygii	14	22.6	1.8	7.4	14	24.6	735.7	55	48.7	143.0	49.5	54	72.0	7068.3	45	14.5	234.1	9.9	45	38.8	946.2			
Gadiformes																								
Moridae																								
<i>Notophycis marginata</i>															1	0.3	1.0	0.0	1	0.9	0.3			
<i>Salilota australis</i>	2	3.2	0.6	2.5	2	3.5	20.2	2	1.8	13.4	4.6	2	2.7	17.1	9	2.9	73.8	3.1	9	7.8	46.7			
Myctophiformes																								
Myctophidae																								
<i>Gymnoscopelus sp.</i>								50	44.2	122.0	42.2	50	66.7	5766.0	32	10.3	124.5	5.3	32	27.6	429.5			
<i>Protomyctophum sp.</i>								1	0.9	7.4	2.6	1	1.3	4.6										
Unidentified								1	0.9	0.1	_	1	1.3	1.2	2	0.6	34.8	1.5	2	1.7	3.7			
Unidentified fish	12	19.4	1.2	4.8	12	21.1	509.4	1	0.9	0.1	_	1	1.3	1.2	1	0.3	_	_	1	0.9	0.3			
Crustacea	22	35.5	5.3	21.6	17	29.8	1702.5	14	14.0	12.4	42.8	15	12.0	16.0	21	6.8	93.1	3.9	14	12.1	129.1			
Amphipoda																								
Calliopiidae																								
<i>Stenopleura atlantica</i>															2	0.6	0.8	_	1	0.9	0.6			
Phrosinidae																								
<i>Primno sp.</i>	2	3.2	0.4	1.7	2	3.5	17.2																	
Vibiliidae																								
<i>Vibilia sp.</i>								2	2.0	1.8			1.0	1.3										
Unidentified	1	1.6	0.0	0.1	1	1.8	3.0																	
Decapoda																								
Euphausiacea																								
<i>Euphausia sp.</i>	4	6.5	0.7	2.7	4	7.0	64.0	3	2.7	2.4	0.8	1	1.3	4.7										
<i>Nyctiphanes sp.</i>	6	9.7	0.9	3.7	1	1.8	23.4																	
<i>Thysanoessa sp.</i>	2	3.2	2.0	8.3	2	3.5	40.5																	
Unidentified	9	14.5	1.7	6.9	9	15.8	338.5	1	0.9	9.2	3.2	1	1.3	5.4	1	0.3	0.5	_	1	0.9	0.3			
Munididae																								
<i>Munida sp.</i>															4	1.3	0.7	_	4	3.4	4.5			
<i>Munida spinosa</i>															2	0.6	7.2	0.3	2	1.7	1.6			
<i>Munida gregaria</i>								1	0.9	4.4	1.5	1	1.3	3.2	1	0.3	0.6	_	1	0.9	0.3			
<i>Munida subrugosa</i>								6	5.3	26.8	9.3	5	6.7	97.2	12	3.6	84.1	3.6	7	6.0	43.0			
Unidentified	1	1.6	_	_	1	1.8	2.9								1	0.3	0.5	_	1	0.9	0.3			

Table 2.- Continued.

Mollusca	11	17.7	9.6	39.1	11	19.3	1096.2	17	15.0	97.4	33.7	16	21.3	1040.1	207	66.6	1951.6	82.7	72	62.1	9265.8
Cephalopoda																					
Teuthida																					
Bathyteuthidae																					
<i>Bathyteuthis sp.</i>															5	1.6	55.0	2.3	3	2.6	10.2
Gonatidae																					
<i>Gonatus sp.</i>															3	1.0	30.0	1.3	2	1.7	3.9
Histioteuthidae																					
<i>Histioteuthis sp.</i>	1	1.6	1.1	4.5	1	1.8	10.7								4	1.3	12.6	0.5	3	2.6	4.7
<i>Histioteuthis atlantica</i>								1	0.9	7.3	2.5	1	1.3	4.5	32	10.3	155.3	6.6	15	12.9	218.2
Loliginidae																					
<i>Doryteuthis gahi</i>	8	12.9	8.0	32.5	8	14.0	636.9	6	5.3	48.4	16.8	5	6.7	147.1	137	44.1	1437.1	60.9	45	38.8	4072.1
Neoteuthidae																					
<i>Alluroteuthis sp.</i>															1	0.3	1.2	0.1	1	0.9	0.3
Ommastrephidae																					
<i>Illex argentinus</i>															5	1.6	71.1	3.0	3	2.6	12.0
Onychoteuthidae																					
<i>Onykia ingens</i>															9	2.9	23.8	1.0	5	4.3	16.8
Unidentified squid								6	5.3	38.2	13.2	6	8.0	148.2	11	3.5	165.3	7.0	7	6.0	63.6
Unidentified cephalopod	2	3.2	0.5	2.1	2	3.5	18.6	3	2.7	2.5	0.9	3	4.0	14.1							
Gastropoda																					
Opisthobranchia																					
Unidentified								1	0.9	1.0	0.3	1	1.3	1.6							
Chaetognatha																					
Sagittidae																					
<i>Sagitta elegans</i>								19	16.8	3.2	1.1	5	6.7	119.6	18	5.8	11.2	0.5	2	1.7	10.8
Cnidaria																					
Cubozoa	1	1.6	0.2	0.7	1	1.8	4.1	1	0.9	_	_	1	1.3	1.2							
Ctenofora																					
Unidentified															1	0.3	_	_	1	0.9	0.3
Algae																					
Phaeophyta																					
Unidentified								1	0.9	_	_	1	1.3	1.2	1	0.3	0.1	_	1	0.9	0.3
Unidentified eggs															2	0.6	_	_	1	0.9	0.6
Bird's feathers															2	0.6	_	_	2	1.7	1.1
Unidentified organic matter	11	17.7	7.2	29.5	11	19.3	911.3	4	3.5	2.4	0.8	4	5.3	23.3	12	3.9	68.3	2.9	12	10.3	69.9
Total Number and weight	62		24.5					113		288.9					311		2359.1				
Total of stomachs analyzed	57							75							116						

Diet

Three main prey groups were present in the diet of the studied squid (Table 2): fish, crustaceans and molluscs (mainly squid); prey items were the same for both sexes of the same squid species (Mann-Whitney U Test, $p > 0.05$). Crustaceans (followed by squid) were the main prey items for *D. gahi*, while fish (preceding squid) appeared to be a major food source for *I. argentinus*, in contrast to *O. ingens* that fed mainly on squid and fish. 12 prey items were identified for *D. gahi*, 20 for *I. argentinus*, and 29 for *O. ingens*.

Doryteuthis gahi diet

In the 57 stomachs with contents, crustaceans were the main prey items according to the IRI (Table 2), with *Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp., and *Thysanoessa* sp. being the most frequent euphausiid species. An amphipod, *Primno* sp., was also identified in the stomach contents. Squid were the second prey group and the main species were *D. gahi* and *Histioteuthis* sp.. Moridae was the only one fish family represented in the diet and *Salilota australis* the only species. Box jellyfish (Cubozoa) was the only Cnidarians group represented.

Illex argentinus diet

The diet of *I. argentinus* species caught in the northern part of the study area (17 prey items) was different from those captured in the southern one (eight prey items) (Friedman ANOVA Chi Sqr. (N, 84, df, 1) = 32.9048; $p < 0.001$). Nevertheless their principal prey resource (myctophid fish *Gymnoscopelus* sp.) was the same, so we combined the samples of both areas. The main group of prey for *I. argentinus* was fish, and the Myctophidae fish family was identified as a main feeding resource (Table 2), with the myctophid *Gymnoscopelus* sp. being the main prey item. The squid *D. gahi* was the main prey item in the squid group and *Munida subrugosa* in crustaceans. And euphausiids, amphipods Chaetognatha, Cnidaria and Algae were also present in the diet (Table 2).

Onykia ingens diet

Squid formed the main group in the diet of *O. ingens*. The main prey species were *D. gahi* and *Histioteuthis atlantica*, but five other squid species were identified as well, and cannibalism was also observed (Table 2). Fish was the second important group, with the myctophid *Gymnoscopelus* sp. as main prey item and *S. australis* as second. The third group was crustaceans and the main species in the diet belonged to the Munididae family. *Munida* sp., *Munida spinosa*, *Munida gregaria* and *M. subrugosa* were the four species represented in the diet, with the latter being the most important one. Chaetognatha, Ctenophora and algae were also identified in the stomach contents.

Diet by size range

According to the %FO, *D. gahi* of 5.1-15.0 cm ML fed mainly on crustaceans (euphausiids), while their diet changed to fish (*S. australis* and unidentified fish) in the next size range (15.1-25.0 cm ML). *Onykia ingens* of 15.1-25 cm ML fed mainly on fish (*Gymnoscopelus* sp.) while in the next size class (25.1-40.0 cm ML) the diet changed to squid (mainly *D. gahi*). Diet by size range did not differ for *I. argentinus*: they fed mainly on fish (*Gymnoscopelus* sp.). Generally the importance of fish as prey item increased with size for *D. gahi* and *I. argentinus*, while it decreased for *O. ingens*. Importance of squid according to size increased for *D. gahi* and *O. ingens*, while the percentage of crustaceans in the prey decreased in both species (Table 3).

Common prey item in *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens*

D. gahi and *I. argentinus* fed on *D. gahi*, *Euphausia* sp. and *S. australis*, and there was no significant difference in the FO of these prey items (Table 4). The difference was found only when we compared unidentified fish and unidentified euphausiacea (Table 4, Fig. 3): there were more fish parts and euphausiids in the stomach contents of *D. gahi* than in *I. argentinus*. In the case of *I. argentinus* and *O. ingens*, it was found that they fed on seven common prey items (identified prey species) (Table 5): two fish *Gymnoscopelus* sp. and *S. australis*, two squid species *D. gahi* and *H. atlantica*, two crustaceans *M. gregaria* and *M. subrugosa* and

the chaetognatha *Sagitta elegans*. We found significant differences in the FO of *Gymnoscopelus* sp. that was mainly preyed by *I. argentinus* and the squid *H. atlantica* and *D. gahi* which were mainly preyed by *O. ingens* (Fig. 3).

Table 3.- Percentage of the FO of the most important prey species identified in the diet of *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens* in the Patagonian shelf, organized by mantle length.

Prey	%FO by ML size interval cm. <i>D. gahi</i> , <i>I. argentinus</i> and <i>O. Ingens</i>							
	5.1-10.0	10.1-15.0	15.1-20.0	20.1-25.0	25.1-30.0	30.1-35.0	35.1-40.0	
Cordata								
Actinopterygii	25	21.2	27.3	75	50 60 83	77.8 25	80 30.8	36.4
Gadiformes								
Moridae								
<i>Salilota australis</i>		3.0	4.1		28	2.8 6.8	10 2.6	
Myctophiformes								
Myctophidae								
<i>Gymnoscopelus sp</i>				75	60 50	69.4 15.9	70 28.2	18.2
Unidentified					5.6	2.8		9.1
Unidentified fish	25	18.2	22.2	50		2.8		9.1
Crustacea	50	33.3	22.2	50	13.3 11	16.7 15.9	20 7.7	
Decapoda								
Euphausiacea								
<i>Euphausia sp.</i>		12.1				2.8		
<i>Nyctiphanes sp.</i>			5.6					
<i>Thysanoessa sp.</i>		3.0	5.6					
Unidentified	50	15.2	11.1	25		2.8		
Munididae								
<i>Munida sp.</i>							5.1	
<i>Munida spinosa</i>				25	5.6			
<i>Munida gregaria</i>							10	
<i>Munida subrugosa</i>				25	3.3 5.6	11.1 9.1	2.6	
Unidentified		3.0					10 2.6	
Mollusca		15.2	33.3	50	30 33	16.7 63.6	10 69.2	81.8
Cephalopoda								
Teuthida								
Histioteuthidae								
<i>Histioteuthis sp</i>		3.0				6.8		
<i>Histioteuthis atlantica</i>						13.6	17.9	18.2
Loliginidae								
<i>Doryteuthis gahi</i>		6.1	33.3		3.3 17	11.1 40.9	43.6	63.6
Ommastrephidae								
<i>Illex argentinus</i>						4.6	2.6	
Onychoteuthidae								
<i>Onykia ingens</i>				25		4.6		
Unidentified squid				25	13.3	2.8 2.3	10 7.7	9.1
Chaetognatha								
Sagittidae								
<i>Sagitta elegans</i>					10	5.6 2.3	2.6	
Total of stomachs analyzed	4	33	18	4	2 29 18	36 44	10 39	11

Table 4.- Frequency of occurrence FO of the most important prey items in *D. gahi* and *I. argentinus* and statistical comparisons. Values of χ^2 and the significance value $p= 0.05$. (* indicates differences between species; n.s., not significant).

Prey	FO		χ^2	P
	<i>D. gahi</i>	<i>I. argentinus</i>		
Fish group	14	54	29.2	*
Unidentified fish	12	1	14.20	*
<i>Salilota australis</i>	2	2	0.08	n.s.
Mollusc group (mainly squid)	11	16	0.08	n.s.
<i>Doryteuthis gahi</i>	8	5	1.98	n.s.
Unidentified squid	2	6	1.15	n.s.
Euphausiacea group	16	2	17.70	*
<i>Euphausia sp.</i>	4	1	2.87	n.s.
Unidentified Euphausiacea	9	1	9.67	*

Table 5.- Frequency of occurrence FO of the most important prey items in *I. argentinus* and *O. ingens* and statistical comparisons. Values of χ^2 and the significance value $p= 0.05$. (* indicates differences between species; n.s., not significant).

Prey	FO		χ^2	P
	<i>I. argentinus</i>	<i>O. ingens</i>		
Fish group	54	45	20.11	*
<i>Gymnoscopelus sp.</i>	50	32	28.39	*
<i>Salilota australis</i>	2	9	2.17	n.s.
Mollusc group (mainly squid)	16	72	30.42	*
<i>Doryteuthis gahi</i>	5	45	24.32	*
Unidentified squid	6	7	0.27	n.s.
<i>Histioteuthis atlantica</i>	1	15	7.98	*
Crustacean group	12	14	0.59	n.s.
<i>Munida subrugosa</i>	5	7	0.03	n.s.
<i>Munida gregaria</i>	1	1	0.09	n.s.
Unidentified Euphausiacea	1	1	0.09	n.s.

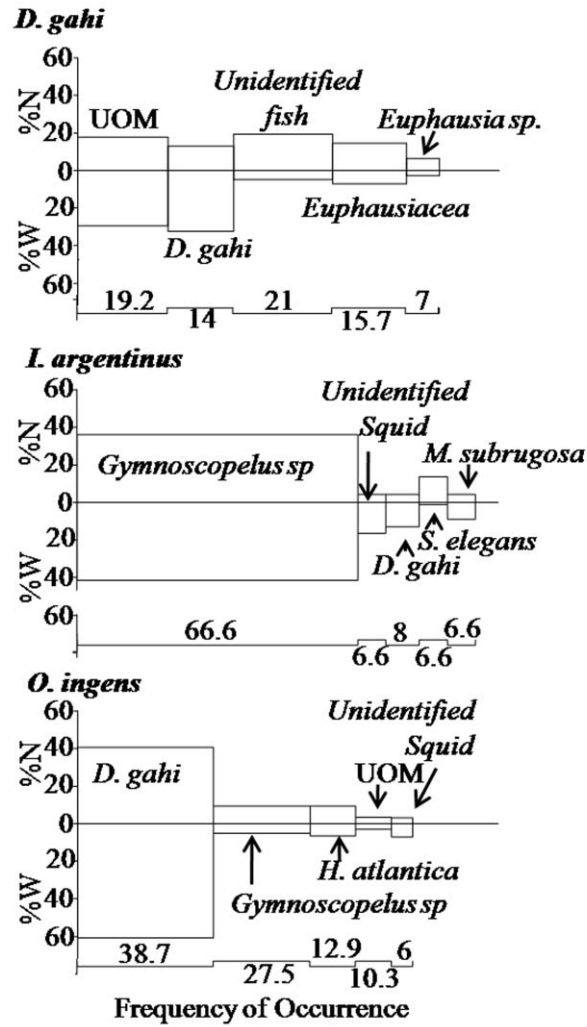


Figure 3.- Composition by percentage number (%N) and weight (%W) (vertical axis) and frequency of occurrence (%FO, horizontal axis) of the main prey found in the stomach contents of *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens*. UOM- Unidentified organic matter.

DISCUSSION

The different feeding habits of the three squid species analyzed in this study are key to understand their interactions. The feeding habits of *D. gahi*, *I. argentinus* and *O. ingens* had coincidences to other squid species reported in previous works performed by Ivanovic and Brunetti, (1994), Santos and Haimovici, (1997), Jackson *et al.*, (1998), Mouat *et al.*, (2001), Phillips *et al.*, (2001), Arkhipkin and Middlenton, (2002), Cherel and Duhamel, (2003), Phillips *et al.*, (2003), Phillips *et al.*, (2003a) and Ivanovic, (2010). They fed on three different prey groups: fish, crustaceans and molluscs but the predation on these groups varied according to the size and the squid species. Previous works on feeding habits reported crustaceans as main prey items in the diet of *I. argentinus* (Ivanovic and Brunetti, 1994, Santos and Haimovici, 1997, Mouat *et al.*, 2001, Arkhipkin and Middlenton, 2002, Ivanovic, 2010) while it was fish in the *O. ingens* diet (Phillips *et al.*, 2001, Cherel and Duhamel, 2003, Phillips *et al.*, 2003, Phillips *et al.*, 2003a). Our analysis showed that *I. argentinus* fed mainly on fish and *O. ingens* on Molluscs, promoting a no competition by food resources.

The differences in diet with previous works suggest that feeding habits of these squid species can vary according to prey availability in the column water, as the region, season and size of squid are different in each study. Our results represent the feeding habits of the three squid species during the autumn 2012, and previous reports on feeding habits were performed mainly during the summer (*I. argentinus* by Ivanovic and Brunetti, 1994, Mouat *et al.*, 2001, Ivanovic, 2010, and *O. ingens* by Jackson *et al.*, 1998, Phillips *et al.*, 2001, Cherel and Duhamel, 2003, Phillips *et al.*, 2003), and others during winter and autumn (*I. argentinus* by Ivanovic and Brunetti, 1994 and *O. ingens* by Phillips *et al.*, 2003). Comparing our result with those of previous reports we identified that the feeding habits of *I. argentinus* have a seasonal variation observed in the presence of fish as main prey during autumn, and crustaceans in summer and winter. Even we can infer a different feeding habits dependent of the region where squid is found. Feeding habits of *I. argentinus* were mainly composed by fish in this work and those reported in the Bonaerensis zone (influenced by oceanic and deeper waters), while crustaceans are the most important preys in squid found in the Patagonian Shelf (Ivanovic and Brunetti, 1994). Feeding habits of *O. ingens* were mainly represented by fish in the three seasons and there is not previous seasonal information to compare with the feeding

habits of *D. gahi*.

The feeding habits differed between the three squid; twelve prey items were identified for *D. gahi*, 20 for *I. argentinus* and 29 for *O. ingens*. This difference may be the result of the different sizes of squid species (Phillips *et al.*, 2003a). *D. gahi* was present in the small size interval (5.1-20.0 cm ML), *I. argentinus* in the middle (20.1-35.0 cm ML) and *O. ingens* in the large interval (20.1-40.0 cm ML), showing a division by size and feeding resources. The classification by range size (inter and intraspecific) promoted a partitioning in the use of the prey sources, and it is interesting to note that squid of short size fed mainly on crustaceans (euphausiids being the main prey for small *D. gahi*, and the Munididae for small *I. argentinus* and *O. ingens*), and then the diet changed to fish, while bigger squid primarily fed on molluscs, enforcing a considerable niche separation. Phillips *et al.*, (2003) observed this tendency already in *O. ingens* and our study now leads to the same conclusions for *I. argentinus* and *D. gahi*.

Our results show that *D. gahi*, euphausiids, and *S. australis* were common prey items in the feeding habits of *O. ingens*, *I. argentinus* and *D. gahi*, but the squid *D. gahi* was the main prey item represented in the diet of *O. ingens*, and *D. gahi* (cannibalism), and the second important prey for *I. argentinus*. Predation on these prey resources can be explained by their presence in shallow waters where *D. gahi* and crustaceans such as euphausiids form dense patches (Arkhipkin and Laptikhovsky, 2010), and also for the vertical migration of the squid species during night to feed near to the surface waters (Jackson *et al.*, 1998) (*O. ingens* generally is found in deeper waters (Jackson *et al.*, 2000) and *I. argentinus* in medium depth waters (Santos and Haimovici, 2000)).

Finally these results demonstrate that the three squid species are able to successfully exploit a different prey spectrum in relation to the more available prey resources in the area. They can be found as predator in the same water column, and an interaction can be explained according to the feeding habits reported in this work, *D. gahi* was preyed by *I. argentinus* and *O. ingens*, while *I. argentinus* was preyed by *O. ingens*, a trophic interaction based on the predator size. In the other hand, as these squid species are voracious and active predators, it seems to be that pelagic crustaceans (mainly euphausiids), mesopelagic fish (myctophids) and squid (*D. gahi*)

are abundant species in the ecosystem, and they are important preys for higher trophic levels, as seen in the feedings habits of *O. ingens* and other top predators (Santos and Haimovici, 2000, Piatkowski *et al.*, 2001, Santos and Haimovici, 2002). The importance of squid in the ecosystem of the Southwestern Atlantic Ocean is on one hand due to their wide interaction in the trophic chain (Rosas-Luis *et al.*, 2008), and on the other hand based on the economic importance of their fisheries (Arkhipkin and Middlenton, 2002, Waluda *et al.*, 2004, Portela *et al.*, 2010).

Acknowledgements

We would like to thank Fco. Javier Torres Rodriguez and Roberto Mendoza Bruzzone for their support in the transporting and the freezing of the samples, and also to the crew of the vessels C/V Costa do Cabo and C/V Playa Pesmar. Authors thank to Stefanie Keller for the review of the English version. This work is based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas Luis, which doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México).

Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru^d

Rigoberto Rosas-Luis¹, Ricardo Tafur-Jimenez², Ana R. Alegre-Norza², Pedro R. Castillo-Valderrama², Rodolfo M. Cornejo-Urbina³, Cesar A. Salinas-Zavala⁴, Pilar Sánchez¹

1.- Instituto de Ciencias del Mar, CSIC, Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, 08003 Barcelona, Spain.

2.- Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Esquina Gamarra con General Valle s/n, Chucuito, Callao, Peru.

3.- Programa de Doctorado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción. Casilla 160C, Concepción, Chile.

4.- Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Mar Bermejo 195, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz B.C.S. México.

^d La versión de este apartado fue publicada como: Rosas-Luis R., R. Tafur-Jiménez, A. R. Alegre-Norza, P. R. Castillo-Valderrama, R. M. Cornejo-Urbina, C. A. Salinas-Zavala & P. Sánchez. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru. *Scientia Marina*, 75(3):549-557. doi: 10.3989/scimar.2011.75n3549

ABSTRACT: Acoustic surveys to assess the biomass and distribution for the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) were performed in the Humboldt Current System of Peru in 2007 and 2008. At the same time, 937 jumbo squid were caught and the contents of their stomachs were analyzed. The diet of the jumbo squid was dominated by mesopelagic fish. The first component of their fish diet was *V. lucetia* and the second component was the myctophid fish *Diogenichthys laternatus*. Acoustic biomass estimation of these species shows that *V. lucetia* is a principal component in aggregative structures in oceanic waters of the Humboldt Current System of Peru and that its distribution and movements are closely related to the migratory movements of jumbo squid. These trophic relationships promote an increase in jumbo squid biomass, similar to the pattern observed in *V. lucetia*, encouraging a positive trophic effect in the ocean ecosystem.

Resumen: La biomasa de calamar gigante *Dosidicus gigas* y el pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* se obtuvo a partir de detección acústica en la Corriente de Humboldt de Perú durante 2007 y 2008. Simultáneamente, 937 calamares fueron capturados y se les analizó el contenido estomacal. La dieta de *D. gigas* estuvo dominada por peces, siendo *V. lucetia* el principal componente y en segundo lugar el mictófido *Diogenichthys laturnatus*. A partir de la evaluación de la biomasa de ambas especies, estimada por el método acústico, se observó que *V. lucetia* es uno de los principales componentes en el sistema de la Corriente de Humboldt de Perú y sus patrones de distribución y movimientos espacio-temporal están fuertemente relacionados a los desplazamientos migratorios del calamar. Estas relaciones tróficas promueven un incremento de la biomasa de *D. gigas* que es resultado de un patrón similar en *V. lucetia*, lo que propicia un efecto trófico positivo en el ecosistema oceánico.

INTRODUCTION

The jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny 1835) is a voracious predator that is able to attack a great variety of prey including fish, crustaceans and other invertebrates (Ehrhardt *et al.* 1986, Markaida and Sosa-Nishizaki 2003, Markaida *et al.*, 2008). It is considered an important organism in the ecosystem due to its voracity and its tendency not to feed selectively (Markaida & Sosa-Nishizaki 2003). It has become an important commercial resource in the eastern Pacific Ocean, and in Peru jumbo squid fishery has been one of the most important since 1990 (Yamashiro *et al.*, 1998, Markaida & Sosa-Nishizaki 2003, Rosas-Luis *et al.*, 2008, Keyl *et al.*, 2008). This species feeds principally at night, but there are reports about jumbo squid feeding during the daytime in the California current system of Mexico (Markaida & Sosa-Nishizaki 2003, Rosas-Luis *et al.*, 2008), and in the Humboldt Current system of Peru (Alegre-Norza, Personal observations, 2010) reflecting vertical (Gilly *et al.*, 2006) and horizontal movements (Markaida *et al.*, 2005).

In the Humboldt Current System of Peru, upwelling events on the coast produce high concentrations of primary and secondary production that are exploited by jumbo squid and other species such as mesopelagic fish. The remarkable features of mesopelagic fish are that dominant fish such as lanternfish (Myctophidae) and lightfish (Phosichthyidae) undergo extensive vertical migration and form dense patches. Vertical migration is one of the most widespread patterns of animal behaviour in the mesopelagic zones (Frank & Widder 2002), influencing the life history of nonmigrating and migrating fish and cephalopods (mainly jumbo squid) and the feeding behaviour and spatial distribution patterns of predators (Konchina 1983, Benoit-Bird & Au 2002, Bertrand *et al.*, 2002). Aggregation and density of species and geographic distribution can be quantified and mapped by acoustic methods such as Sound Scattering Layers (Lapko & Ivanov 1994, Luo *et al.*, 2000, Cornejo & Koppelman 2006), which are very useful for estimating the abundance of marine organisms. Data from acoustic surveys can also provide much biological information, such as spatial distribution patterns and migratory movements. These methods have therefore been used to study the relationships between predator and prey when species are well discriminated (Miyashita *et al.*, 2004). For *D. gigas*, the acoustic method has been standardized and acoustic detection has frequently been used to estimate biomass in México and Peru (Benoit-Bird *et al.* 2008), while in the lightfish (*Vinciguerria lucetia*, Garman 1899) acoustic detection is always compared

with trawls monitored and controlled by an acoustic net-recorder (Marchal and Lebourges 1996, Cornejo and Koppelman 2006).

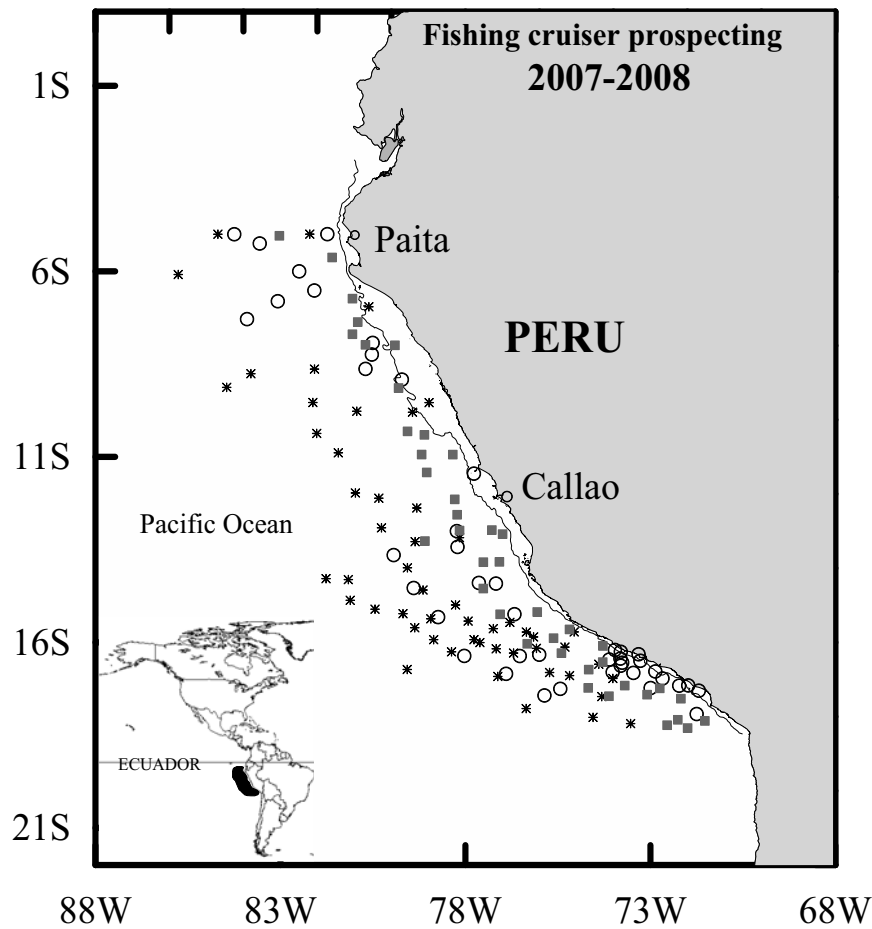


Figure 1.- Pacific Ocean off Peru, principal area of jumbo squid *D. gigas* fishing in the Humboldt Current System (Fishing cruiser prospecting: ◻March 2007, *June-July 2008 and, ○November-December 2008).

Dosidicus gigas is an important commercial resource and like *V. lucetia*, is important in marine ecology. *V. lucetia* is one of the most abundant species of mesopelagic fish in the eastern Pacific Ocean in tropical and warm waters (Ahlstrom 1968), and it has been reported in studies on squid feeding (Schetinnikov 1986, Schetinnikov 1989, Markaida & Sosa-Nishizaqui 2003, Markaida, 2006, Rosas-Luis 2007). Due to the abundance of *D. gigas*, its feeding behaviour, its importance as a fishery resource, and the dynamism and abundance of

V. lucetia, the objective of this study was to determine the trophic relationship between *D. gigas* and *V. lucetia* in the pelagic ecosystem in the southeast Pacific Ocean off Peru (Fig. 1), through the data analysis of acoustic measurements, midwater trawl fishing and stomach content analysis in 2007 and 2008.

MATERIAL AND METHODS

Biological data

Three bio-acoustic surveys were carried out by the Instituto del Mar del Peru (IMARPE) aboard the BIC *Humboldt* and *José Olaya Balandra* in the Humboldt Current system off Peru in March (summer) of 2007 and June-July (autumn- winter) and November-December (spring) of 2008.

Jumbo squid were caught and, measured and, the stomach content was sampled. Hard structures and tissue of fish, cephalopods and crustaceans were used to identify prey in 829 stomach samples of squid, while 108 stomachs were empty. Stomach contents were screened through a 500 μ mesh sieve in the Trophic Ecology Laboratory of IMARPE. Observations were performed under a binocular microscope (60-120x) over a black and white background to aid identification.

Hard structures were identified by consulting the work of Fitch & Brownell (1968), and Garcia-Godos (2001) for fish, Wolff (1984) for cephalopods, Newel (1963) and Mendez (1981) for crustaceans and Alamo & Valdivieso (1987) for molluscs.

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. Frequency of occurrence (%FO) was calculated as the percentage of jumbo squid that fed on a certain prey, number (%N) was the number of individuals of a certain prey relative to the total number of individual prey, and weight (%W) was defined as the weight of a certain prey relative to the total weight of all prey (Cailliet 1977).

Graphs of the index of relative importance (IRI) were plotted to illustrate fishing cruiser prospecting diet composition (Pinkas *et al.*, 1971)(Fig. 2). The most important prey according to IRI were included in plots. $IRI = (\%N + \%W) * \%FO$.

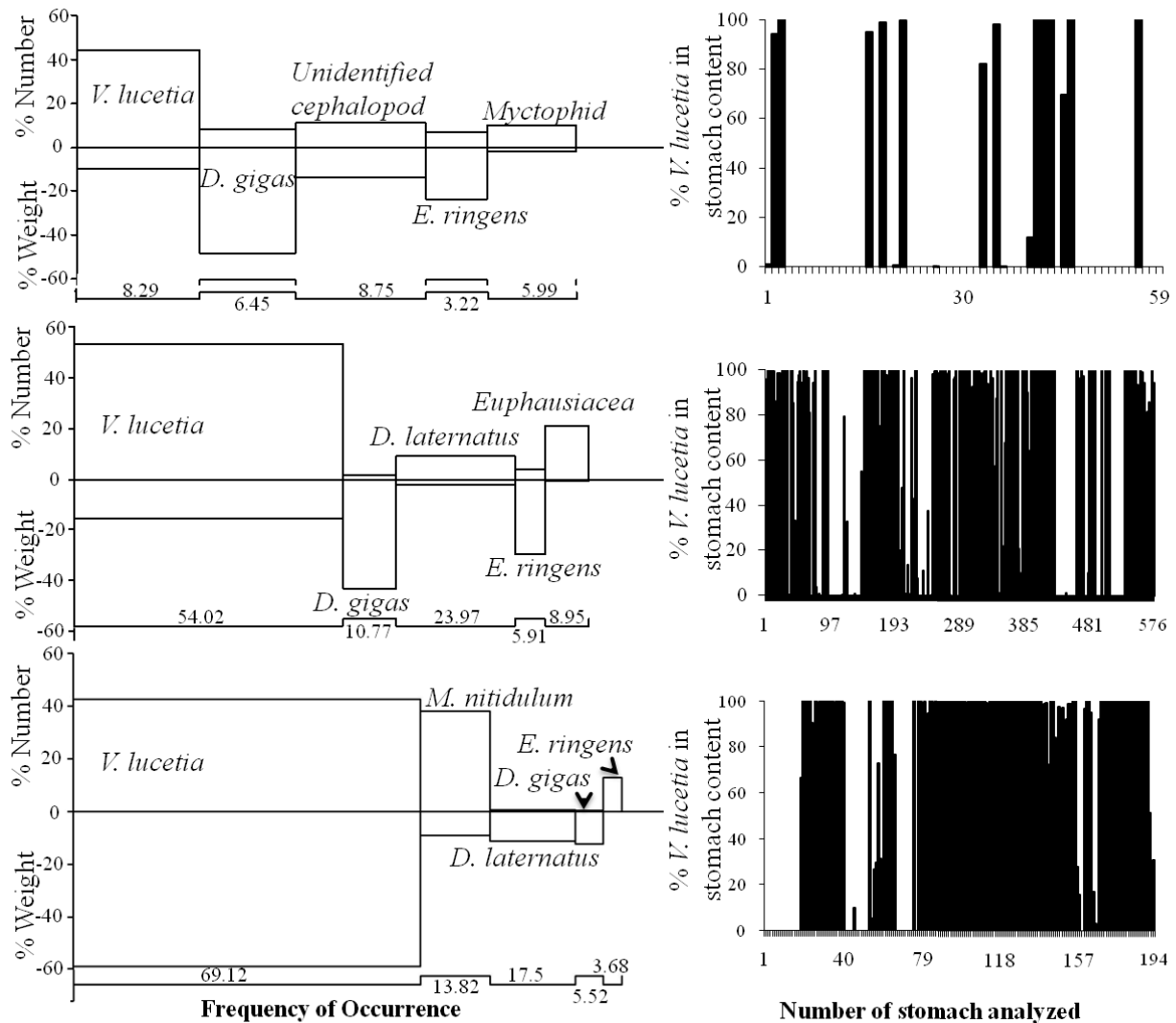


Figure 2. Left: Composition by percentage number (%N) and weight (%W)(vertical axis) and frequency of occurrence (%FO, horizontal axis) of principal prey found in the stomach content of jumbo squid collected in the Humboldt Current System off Peru (March 2007, June-July 2008 and November-December 2008). Right: Percentage of *V. lucetia* found in the stomach contents of jumbo squid.

Acoustic data

Acoustic data were collected with a Simrad EK60 dual frequency quantitative scientific echosounder that consisted of 38 and 120 kHz split-beam transducers mounted on the ship's hull, which were calibrated prior to the survey using standard procedures (Foote *et al.* 1987). These data were processed using Echoview (Simmonds and MacLennan 2005). The water column was investigated down to depths of 500m. Figure 3 shows the acoustic survey area and the 11 parallel transect lines. Each transect line crossed the continental shelf to oceanic zones (about 300 nautical miles of seashore distance), where sea depths range from 5 to 500 m. A daytime survey (from 1 h after sunrise to 1 h before sunset) and a night-time survey (from 1 h after sunset to 1 h before sunrise) were conducted for each transect line within 24 h.

For mesopelagic fish, acoustic detection with -70 dB threshold was applied to minimize bias due to the integration of noise or nonmesopelagic fish. With this threshold, the nautical-area-backscattering coefficients were recorded along survey tracks at each 1 nautical mile long georeferenced elementary distance sampling unit. The result can be considered to represent mesopelagic fish biomass (Bertrand *et al.*, 1999, MacLennan *et al.*, 2002). Sometimes several species were found in mixed concentrations such that the marks on the echogram from each species cannot be distinguished. From inspection of the echogram, the echo-integrals can be partitioned to provide data for the mixture as one category, but not for the individual species. However, further partitioning to species level is possible by reference to the composition of the trawl catches (Nakken & Dommasnes 1975). To support this process, organism samples were collected at the same time by pelagic non-closing trawls (Long: 55 m; mesh codend: 13 mm). Commercial midwater trawls were used to determine the taxonomic composition of the mesopelagic fish in the water column, according to the distribution of Sound Scattering Layers (SSLs) observed by the echosounder. Acoustic backscatter energy was detected in up to four layers of 50 m of intervals (5 to 220 m) during night-time and up to ten layers (5-500 m) during daytime.

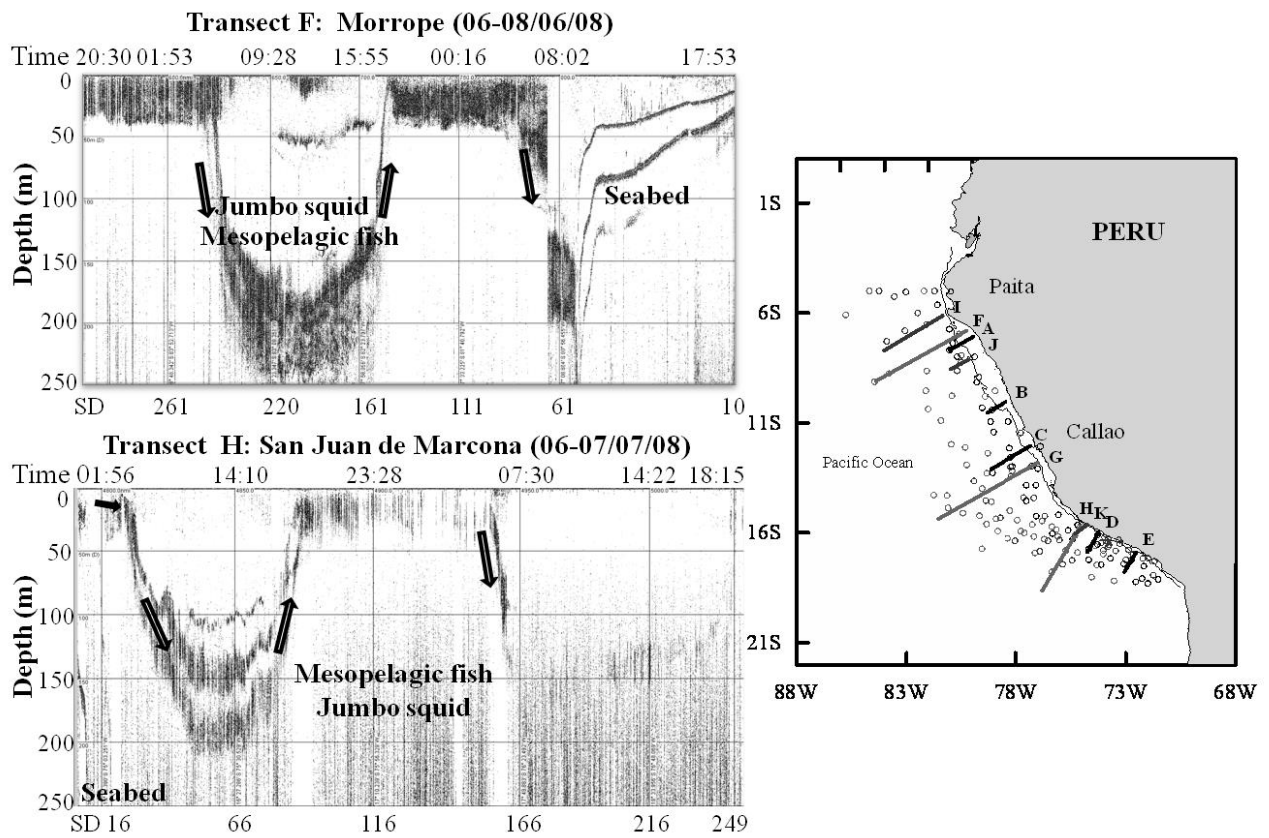


Figure 3. Acoustic detection of *V. lucetia* and *D. gigas* in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. Transect A, B, C, D and E were completed in March 2007; F, G and H in June-July 2008; and I, J and K in November-December 2008. SD, seashore distance in nautical miles. Vertical movements of jumbo squid and *V. lucetia* were clearly detected in the echogram of transects F and H.

The nautical-area-backscattering coefficients (S_A) were calculated for each trawl for cells where fish were present (S_{A^+}), which is an index of fish density. The expression to calculate the biomass is:

$$Biomass = C \cdot A \langle S_A \rangle$$

$$C = C_i / (1000 \sigma_{Kg})$$

$$\sigma_{Kg} = 4\pi 10^{TS_{kg}/10}$$

$$TS_{Kg} = TS - 10 \log (\langle w \rangle / 1000)$$

V. lucetia: TS= 20 Log L-79.06 (dB), L: 3.5 to 6.5 cm. (Gutierrez & Herrera 1998)

D. gigas: TS= 20 Log L-92.82 (dB), L: 65.5 to 93.5 cm (Castillo & Gonzales 2000)

D. gigas: TS= 20 Log L-86.17 (dB), L: 22 to 38 cm (Castillo & Gonzales 2000)

Where :

TS : Target strength, specific by species.

$\langle S_A \rangle$: Nautical coefficient average of dispersal area (m^2/nm), eointegration average of isoparalitoral area.

A : Isoparalitoral area (nm^2)

σ_{Kg} : Retrodispersed acoustic section (kg).

C_i: Instrumental constant of echosounder.

$\langle w \rangle$: weight average of species (g).

L: Body length of a scatterer (normally the total length in fish and dorsal mantle length in squid)

C: Acoustic constant.

Consumption of *V. lucetia*

Percentage of *V. lucetia* in the total stomach content of each jumbo squid was calculated and plotted to show the trophic relationship between these species. To estimate *V. lucetia* consumption (Q_i) by *D. gigas*, three parameters have to be known: (1) the biomass of the predator (B_j); (2) the consumption-biomass relationship of the predator ($(Q/B)_j$) [taken from Alarcon-Muñoz *et al.*, (2008)]; and (3) the diet composition (DC_{ij}) of the prey (i) in the stomach contents of the predator (j). The expression to calculate the consumption is:

$$Q_i = \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ij}$$

RESULTS

A total of 937 jumbo squid were obtained and sampled (472 females, 456 males and 9 unknown). Dorsal mantle length was measured, ranging in size between 3.2 and 103.5 cm Mantle Length ML (Table 1). Principal size in males and females was 10 to 30 cm ML and jumbo squid with a large size (>70 cm ML) were observed on all research cruises.

Table 1.- Summary data of jumbo squid collected in the Humboldt Current system off Peru in 2007-2008

Fishing cruiser prospecting	Date	Sex			Total	Mantle length (cm)
		Female	Male	Unknown		
Bic. Olaya 0702-04	March 3-10	30	29	2	61	14.5-81.5
Bic. Humboldt 0805-07	June 4-July 12	346	313		659	6.7-103.5
Bic. Humboldt 0811-12	November 9- December 18	96	114	7	217	3.2-101.0
Total		472	456	9	937	3.2-103.5

Diet description

The stomach content of *D. gigas* revealed two principal groups of prey: fish and molluscs (mainly cephalopods). Fish were found in practically every stomach (81.62% FO) in 2008, and (18%FO) in 2007, but fish were the most important group in both years. Importance relevance index (IRI) determines the importance of each group in the diet of *D. gigas*. In this case, in 2007 fish and cephalopods (Teuthida) were the most important groups and we observed that *D. gigas* fed primarily on these two groups (Fish IRI=1841, Teuthida=1238). The situation changed drastically in 2008, when jumbo squid were feeding on fish (Fish IRI=12795.82 and Teuthida=852.5). *V. lucetia* was the principal item in the jumbo squid diet. In 2007 it accounted for 44.1%N, IRI=445.4, and in 2008 it was present in over half of the samples (54% and 69.12% FO) and accounted for 53.3% and 42.6%N (IRI=3734 and 7029). The second most important fish was the myctophid *Myctophum nitidulum*, which was present in both years, showing high values in November-December 2008 (IRI=651). Another

myctophid was *Diogenichthys laternatus*, which was only present in 2008 (IRI 268 and 199) (Table 2).

Cephalopods were next in importance, being found in 19.4% of stomachs in 2007 and 10.8%, and 5.53% in 2008, and accounting for 19.4% of prey in 2007 and 4.62%, and 0.77% in 2008. *D. gigas* was the principal item in the group, being found in 6.45% of samples in 2007 and accounting for 8.24% of prey (IRI= 364.3). In 2008 its importance in the diet declined (IRI=479.7 and 69.7)(Table 2).

Other groups were present in the diet (crustacea: *Pleuroncodes monodon*, pteropoda and protista) but they were not significant (IRI less than 35) (Table 2).

The stomach samples collected represent the climatic seasons of Peru March (summer), June-July (autumn-winter) and November-December (spring). The feeding of *D. gigas* focused on *V. lucetia* in the three seasons (Fig. 2) and, the importance of this fish increased throughout the year (IRI summer= 445.4, autumn-winter= 3734 and spring= 7029.2) (Fig. 2, spelling bars). As we can see, the diet of *D. gigas* did not vary throughout the year, as the same groups of prey were continually found (fish, cephalopods and crustaceans). However the frequency of occurrence of these groups varied in both years (Table 2).

Table 2. Frequency of occurrence, number, and weight of prey in the stomach contents of jumbo squid in 2007–08, weight in grams.

	March 3–10, 2007					June 4–July 12, 2008					November 9–December 18, 2008										
	FO		Number		Weight	FO		Number		Weight	FO		Number		Weight						
	FO%	N	N%	W	W%	FO%	N	N%	W	W%	FO%	N	N%	W	W%						
Pices	39	18	111	65.3	125,389	37.11	1841	529	80.3	3184	71.4	2524.5	55.25	10165.65	180	82.95	7498	98.53	2462.4	87.4	15426
Mycetophidae																					
<i>Mycetophum aurolatermatum</i>								21	3.19	29	0.65	99.9	2.186	9.0	10	4.608	21	0.276	13.428	0.5	3.5
<i>Mycetophum nitidulum</i>	2	0.92	2	1.18	1.79	0.53	1,573	11	1.67	13	0.29	7.7	0.17	0.8	30	13.82	2897	38.07	253.97	9.0	651.0
<i>Diogenichthys laternatus</i>								158	24	400	8.97	101.2	2.216	268.2	37	17.05	44	0.578	313.71	11.1	199.8
<i>Lamparyctus</i> sp.								30	4.55	38	0.85	12.2	0.267	5.1	5	2.304	10	0.131	130.95	4.6	11.0
<i>Mycetophum</i> sp.								5	0.76	24	0.54	18.3	0.4	0.7	5	2.304	27	0.355	16.7	0.6	2.2
Unidentified Mycetophidae	13	5.99	17	10	6.699	1.983	71.79	30	4.55	61	1.37	23.7	0.519	8.6	5	2.304	155	2.037	28.464	1.0	7.0
Phosichthyidae																					
<i>Vinciguerra luceña</i>	18	8.29	75	44.1	32,353	9.576	445.4	356	54	2379	53.3	720.7	15.77	373.4	150	69.12	3239	42.56	1665.2	59.13	7029.2
Bathylagidae																					
<i>Leuroglossus</i> sp.								4	0.6	5	0.11	2.1	<0.05	0.1							
Carangidae																					
<i>Trachurus murphyi</i>								1	0.2	1	<0.05	22.0	0.482	0.1							
Nemeteidae																					
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>								13	2.0	14	0.31	144.1	3.154	6.8	6	2.765	125	1.643	38.3	1.358	8.3
Engraulidae																					
<i>Engraulis ringens</i>	7	3.23	12	7.06	79.8	23.6	98.95	39	5.9	172	3.86	1356.3	29.68	198.5	8	3.687	980	12.88	1.8	0.064	47.7
Unidentified fish 1	5	2.3	5	2.94	4.8	1.4	10.03	40	6.1	48	1.08	16.1	0.353	8.7							
Teuthida	33	15.2	33	19.4	209.4	62.0	1238	198	30	206	4.62	2000.7	43.79	1454.3	41	18.89	59	0.775	351.9	12.5	250.7
Onnastrephidae																					
<i>Dosidicus gigas</i>	14	6.45	14	8.24	162.9	48.2	364.3	71	10.8	72	1.61	1960.8	42.91	479.7	12	5.53	29	0.381	344.5	12.23	69.7
Enoploteuthidae																					
<i>Abraliopsis affinis</i>	19	8.76	19	11.2	46.5	13.8	218.4	38	5.8	38	0.85	9.4	0.205	6.1	9	4.147	9	0.118	2.3	0.082	0.8
Unidentified teuthida	10	4.61	11	6.47	2.5	0.7	33.18	67	10.2	937	21	37.0	0.81	221.8	36	16.59	24	0.315	<0.01	<0.01	5.2
Crustacea	2	0.92	14	8.24	0.5	0.2	7.74	59	9.0	936	21	36.9	0.808	195.1							
Euphausiacea																					
Galatheidae	8	3.69	11	6.47	2.5	0.7	26.54														
<i>Pleuroncodes monodon</i>								11	1.7	44	0.99	0.3	<0.05	1.7							
Ostracoda								1	0.2	1	0.02	0.1	<0.05	0.0	1	0.461	24	0.315	<0.05	<0.05	<0.05
Cancridae paralarvae								8	1.2	8	0.18	1.1	<0.05	0.2							
Unidentified crustacea																					
Pteropoda																					
<i>Atlantia</i> sp.	1	0.46	1	0.59	<0.05	<0.05	0.271	14	2.1	20	0.45	<0.05	<0.05	1.0	1	0.461	5	0.066	<0.05	<0.05	<0.05
<i>Diacria</i> sp.								7	1.1	17	0.38	0.4	<0.05	0.4	9	4.147	9	0.118	1.8	0.063	0.8
Unidentified								7	1.1	39	0.87	2.3	0.05	1.0	1	0.461	13	0.171	0.1	<0.01	0.1
Gastropoda																					
<i>Natica</i> sp.								4	0.6	4	0.09	<0.01	<0.01	0.1	4	1.843	2	<0.01	<0.05	<0.05	<0.05
Protista																					
Phaeophyceae																					
Laminariales																					
Total			170		337.9			1	0.2	1	0.02	3.0	0.066	<0.01			4460		7610		2816.3

Acoustic observation of distribution patterns between *D. gigas* and *V. lucetia*

Typical echograms at 38 and 120 kHz (Fig. 3) permit explain distribution patterns and aggregative behavior of *D. gigas* and *V. lucetia* in the Humboldt Current system of Peru. We observed the daily vertical migration of mesopelagic fish distributed in sound scattering layers. Midwater trawls indicated that these acoustic structures were formed mainly by micro-nektonic organisms such as *V. lucetia*. In summer 2007, *D. gigas* were detected at depths of between 2 and 215 m, and they were observed interacting with *V. lucetia* (Fig. 3). Distribution of the two species was similar between 26 and 290 nautical miles (nm) from the seashore. Both species were near to the surface water at night, showing a migratory movement to deeper waters during the daytime. Biomass detection of these species by acoustic methods showed *V. lucetia* to be a principal mesopelagic component in the system, and its movements were related to those of *D. gigas*.

Transect F and H in Figure 3 show an important interaction between *D. gigas* and *V. lucetia* in 2007 and 2008. The echograms were plotted during daytime and night-time. The principal component in the echogram is the vertical migration of both species; during the daytime, they were in deeper waters at 120-300 m depth and they returned to the surface water at sunset. Generally, *D. gigas* and *V. lucetia* shared the distribution range at the same time. In the north area at night-time they were detected in two areas (257-300 nm and 60-160 nm) near to the surface water and at 50 m depth, whereas in daytime the distribution was between 160 and 250 nm in deeper water (155-250 m depth) (Transect F). In the south part, the same day-night pattern was found, but the distribution of the two species was between 20 and 160 nm (Transect H).

Consumption of *V. lucetia* by *D. gigas*

Table 3 shows the acoustic biomass estimations of *D. gigas* and *V. lucetia* obtained in 2007 and 2008. According to the Q/B and the diet of *D. gigas*, predation on *V. lucetia* by *D. gigas* was of the order of 5% to 24% of the biomass estimation. The greatest impact of predation made by *D. gigas* was in 2008 with 23.3%, reflected in 570 084 tons of *V. lucetia* consumed. We averaged the values of diet consumption ($DC_{ij}=0.30$), and using this value an estimation

of jumbo squid consumption was made from 1998 to 2009 (Fig. 4). Also of importance, is the apparently positive correlation between the biomass estimations of *D. gigas* and *V. Lucetia*. Accordingly, a moderate correlation was found in the complete series 1999-2009 with an r^2 of 0.34 (90% confidence limits, $P= 0.05$). The biomass estimations of *D. gigas* and *V. lucetia* made in 2007 and 2008 were used to contrast the trophic relationships. The regression value was less than the complete series ($r^2= 0.28$) but in both cases the regression values were positive, showing that there is a moderate relation between *D. gigas* and *V. lucetia* biomass observed in the diet consumption.

Table 3.- Acoustic biomass estimation of jumbo squid and *V. lucetia*, and estimated consumption of *V. lucetia* by *D. gigas* between 2007 and 2008. Q/B of jumbo squid= 5.8, taken from Alarcon-Muñoz *et al.* (2008).

Fishing cruiser prospecting	DCij	Acoustic biomass <i>D. gigas</i> (t)	<i>D. gigas</i> predation on <i>V. lucetia</i> (t)	Acoustic biomass <i>V. lucetia</i> (t)	Predation by <i>D.</i> <i>gigas</i> on <i>V. lucetia</i> biomass %
2007 02-04	0,09	1231713,3	625390,1	5948499,9	10,5
2008 05-07	0,15	717086,8	570084,0	2445635,2	23,3
2008 11-12	0,59	154047,0	481704,9	8317821,4	5,8

DISCUSSION

Jumbo squid collected in 2007 and 2008 showed a typical trophic behaviour: they fed on fish, cephalopods and, crustaceans, and discarded the practice of cannibalism. In general, studies on the feeding behaviour of jumbo squid are influenced by fishing activity because jumbo squid nibble fishery products, causing a misrepresentation of the feeding activity (Nigmatullin *et al.*, 2001, Markaida & Sosa-Nishizaki 2003, Markaida 2006, Ruiz-Cooley *et al.*, 2006, Field *et al.*, 2007, Rosas-Luis 2007, Markaida *et al.*, 2008). However, when the data are collected by scientific sources, the result can be more reliable: cannibalism is reduced or absent (Rosas-Luis, 2007), as is reflected in this study. Samples of jumbo squid were taken from fishing cruiser prospecting and the stomach contents were immediately frozen to preserve tegument, scales and otoliths, which are the principal structures for identifying prey. The main group in the diet of the jumbo squid was mesopelagic fish and the principal prey was the lightfish *V. lucetia*.

Acoustic biomass estimations made for *D. gigas* and *V. lucetia* are considered realistic, because the target strengths were contrasted in situ with jig sampling in squid and fish trawls in *V. lucetia*. The discussion on this topic focuses on the misinterpretation of the acoustic signal, but in squid the comparison of different ways to obtain the best signal has proved that the squid length is the principal factor for obtaining the best target strength estimation (Castillo & Gonzales 2000, Benoit-Bird *et al.*, 2008). In fact, other considerations can modify the final biomass values (sex proportion, maturity stage or size) but the error is not significant (Soule *et al.*, 2010). In mesopelagic fish, the way to identify the acoustic signal is devious because of the aggregation of different fish at the same time. However, an advantage for correct biomass estimation is the contrast with net trawls, in which the collected organisms are identified and analyzed, providing a verified tool of fish composition in the column water (Marchal & Lebourges 1996, Cornejo & Koppelman 2006). Both *D. gigas* and *V. lucetia* have a typical behaviour to form aggregation. This characteristic, combined with the acoustic detection, supported the hypothesis of a strong relationship between the two species reflected in the jumbo squid feeding (Fig. 2) and the vertical migration shown in the echograms (Fig. 3).

Trophic relationships between *D. gigas* and *V. lucetia* are evident during day and night-time and *D. gigas* probably feed on *V. lucetia* in deeper waters. Alarcon *et al.*, (2004), in experimental fishing with semipelagic trawls for lightfish, recorded high captures of jumbo squid. On research cruises of pelagic resources done by IMARPE, the captures of jumbo squid also coincided with the detection of mesopelagic fish layers. According to the acoustic biomass estimation and echogram signals of *D. gigas* and *V. lucetia* in the column water, we can suggest a close relationship between prey and predator due to the estimated distribution of jumbo squid near and offshore of the continental shelf break overlapped with *V. lucetia*. During the night-time, *D. gigas* are near the surface water surrounded by *V. lucetia* (Fig. 3). They were together until the first hours of the day and during this time *V. lucetia* moved to mid- and deeper water, as did *D. gigas*. Both were in the same water layer during the day and returned to the surface water in the first hours at night-time. This trophic relationship is reflected in the stomach content analysis, in which *V. lucetia* was the principal component (Fig. 2). Evidently, there are more prey items, such as the Peruvian anchovy (*E. ringens*) and other Myctophids, which were present in the stomach contents at the same time as *V. lucetia*. However, their abundance in the ecosystem was probably less than of *V. lucetia*, and in addition, the movements into deeper waters of *V. lucetia* and *D. gigas* at daytime (Migratory behavior: Markaida *et al.*, 2005, Gilly *et al.*, 2006) are the factors that determined the dominance of *V. lucetia* in the stomach content.

Based on the stomach content analysis of *D. gigas* and the acoustic detection we can infer that *V. lucetia* supported the feeding behaviour of jumbo squid in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. Because mesopelagic fish are important components of oceanic ecosystems, they are abundant and have a wide distribution in the ocean (Ahlstrom *et al.*, 1976). These characteristics of the group are evident in *V. lucetia* one of the most important fish in the Humboldt Current System of Peru. It is found between 5° and 18° S and can dominate the total catch, comprising 68% in fishing inspections (Cornejo & Koppelman 2006). This dominance is expressed in other parts of the ocean. In the eastern tropical and subtropical Pacific, this species is the third in biomass after the northern anchovy *Engraulis mordax* and the Pacific hake *Merluccius productus* (Smith and Moser 1988). According to acoustic biomass estimations of *V. lucetia* and *D. gigas* made in the Humboldt Current System off Peru since 1998, there is a relation between the two species (Fig. 4). A high

biomass of *V. lucetia* has been detected and *D. gigas* consumption has focused on this species (Table 3). Like other cephalopods, jumbo squid do not have feeding selection, causing direct impacts in the biomass of the most abundant species present in the same water layer. Therefore, the importance of prey species lies in the ability to support jumbo squid predation.

V. lucetia is a species with a dynamic development that promotes a rapid population growth, reflected in a high abundance and wide distribution in the ocean. If trophic relations in the ocean ecosystem are influenced by distribution and abundance of prey groups and *V. lucetia* is an important mesopelagic component or the principal component in this ecosystem, it can maintain the biomass of different predators, even *D. gigas*. Because of these trophic relationships, an increase in *D. gigas* biomass may be a result of a similar pattern in *V. lucetia*, encouraging a positive trophic effect and promoting the development of other species in the ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Instituto del Mar del Peru (IMARPE) for the acoustic data and data bases of trophic ecology. Thanks to Mark Bray for his support and observations on the English version, Carmen Yamashiro and Veronica Blaskovic for their support and orientation on marine research in Peru, and Paula Belmar Zapata for her observations on the final version. This article is partly based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas Luis and this doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México).

CAPITULO III:

DISCUSIÓN GENERAL

VARIABILIDAD AMBIENTAL EN LAS POBLACIONES DE *D. GIGAS* Y *I. ARGENTINUS*

Se identificaron cambios ambientales del orden estacional, interanual, interdecadales y seculares que se relacionan directamente con los productores primarios y consumidores debido a que la abundancia de productores primarios y su disponibilidad están relacionadas con las condiciones ambientales de medio y largo plazo (Miller & Schneider, 2000; Behrenfeld *et al.*, 2006; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008; Espino & Yamashiro, 2012). Si bien estos periodos fueron bien definidos para la TSM, la misma señal en periodos se puede observar en las series de clorofila *a* y estimaciones de biomasa, sin embargo estos corresponden solo a ciclos de periodo corto El Niño y La Niña. Por lo tanto las fluctuaciones entre anomalías negativas y positivas de estas variables definirán la productividad de los sistemas y la tendencia que estos tendrán a desarrollarse. En los ecosistemas del océano Pacífico y del Atlántico sur analizados en este apartado se identificó que los productores primarios (series de clorofila *a*) promovieron el desarrollo del ecosistema (control bottom up) (Lluch-Cota, 2000; Miller & Schneider, 2000; Torres, 2005; Behrenfeld *et al.*, 2006; Gaxiola-Castro *et al.*, 2008; Lavaniegos, 2009).

Como resultado del cambio en la TSM se infiere el movimiento de las masas de agua que afecta a las poblaciones de organismos presas. En este sentido en periodos cálidos la corriente de California pierde fuerza y las masas de agua cálida suben más al norte lo que es aprovechado por organismos depredadores de rápido movimiento como lo es *D. gigas* (Nigmatullin *et al.*, 2001), posterior al periodo cálido las aguas de la corriente de California regresan a ocupar su distribución normal. Este cambio de condiciones a aguas menos cálidas permitió el desplazamiento de especies presa de *D. gigas* hacia el sur y logró mantener a la población del pacífico mexicano promoviendo que se crearan dos centros importantes de abundancia de *D. gigas*. Estos centros fueron detectados en base a las capturas y estuvieron representados en el Golfo de California y en la costa occidental de la Península de Baja California. La abundancia de presas presente a lo largo del Golfo de Tehuantepec y hasta las costas de Ensenada B.C. durante 1983 y 1985 puede considerarse como la promotora del desarrollo de la población de *D. gigas* (Rosas-Luis *et al.*, 2008). Para corroborar el movimiento o presencia de estas especies resultado de los cambios ambientales se observaron las series de captura y efectivamente se pudo detectar un movimiento latitudinal. En el

hemisferio norte *D. gigas* estuvo presente en las capturas del Golfo de Tehuantepec durante 1985-1989 y 1995-2004, en el Golfo de California desde 1970, y en la corriente de California durante 1989-1993 y a partir del 2005 hasta la fecha, mientras que en el hemisferio sur en Perú la actividad pesquera incrementó en Paita al mismo tiempo que decreció en Ilo. *Illex argentinus* presenta un patrón similar de movimiento entre el norte y el sur detectado en la serie en los años 1993 y 94. Si bien las capturas no son un descriptor de las poblaciones, sí pueden ser consideradas como herramienta para entender la distribución de los organismos en los ecosistemas y basado en ello los movimientos de las flotas pesqueras obedecen a la disponibilidad y abundancia de estos organismos.

Los efectos en las poblaciones de calamar ocasionados por el incremento en la TSM no son instantáneos y dependerán de otras condiciones como lo es la disponibilidad de alimento. Morales-Bojórquez, (2002) comentó que una relación directa entre las abundancias de *D. gigas* y la TSM no podría ser posible debido a las características de este organismo, por lo tanto periodos cálidos no afectarían a la población actual, sin embargo y como fue explicado por Brito-Castillo *et al.*, (2000) y este trabajo, los efectos se aprecian cuando se observan las relaciones tróficas y los efectos que la TSM ocasiona a las presas al permitir la concentración de grupos alimenticios. Algunos autores han mencionado que si bien el cambio en TSM no afecta a los organismos juveniles y adultos, sí afecta a otros estadios como lo es el larvario y de reclutamiento (Waluda *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2008; Camarillo-Coop *et al.*, 2010; Staaf *et al.*, 2011), por lo que la relación negativa del desfase de un año que es relacionado entre *D. gigas* y la TSM es el resultado de efectos negativos en las larvas y reclutamiento ocasionados por el incremento de la TSM. El otro caso de estudio *I. argentinus* está relacionado directamente con las aguas cálidas de la corriente de Brasil (Arkhipkin & Middleton, 2002), por lo que la relación positiva con la TSM en la región sur corresponde directamente con el movimiento de las masas de agua y a un mayor reclutamiento en las regiones del sur cuando la TSM incrementa.

Ambas especies han sido catalogadas como organismos voraces sin selectividad de presas, y depredadores importantes en los ecosistemas, por lo que son capaces de alimentarse de prácticamente cualquier tipo de presa (Aguiar-Santos & Haimovici, 1997; Field *et al.*, 2007; Markaida *et al.*, 2008; Ivanovic, 2010; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2011; Braid *et al.*, 2012) incluyendo a organismos del zooplancton (10-20 % de la dieta en *D. gigas* y 60-

70% de la dieta en *I. argentinus*, Aguiar-Santos & Haimovici, 1997; Field *et al.*, 2007; Markaida *et al.*, 2008; Ivanovic, 2010; Rosas-Luis *et al.*, 2011). Conociendo esto, se puede deducir que la relación positiva entre la Cl *a* y la biomasa de *D. gigas* en Perú cuando se aplica un año de desfase puede ser resultado de las relaciones tróficas ya que *D. gigas* depreda a peces que se alimentan de consumidores primarios que están relacionados directamente con la producción primaria (Ayon *et al.*, 2002, Rosas-Luis *et al.*, 2011) y de organismos del zooplancton, mientras que la relación negativa entre la Cl *a* y *I. argentinus* es el resultado de la dinámica oceanográfica, ya que se ha sugerido que la presencia de altas concentraciones de calamar en las áreas del sur oeste son resultado de la introducción de aguas cálidas de la corriente de Brasil (Basson *et al.*, 1995) que disminuyen la productividad primaria pero que favorecen la presencia de *I. argentinus* quien se alimenta de las comunidades zooplanctónicas (Sabatini & Álvarez, 2001, Sabatini *et al.*, 2004).

De forma general se observó que la variabilidad de la TSM ha cambiado desde 1999, los valores máximos han decrecido en las series de tiempo lo que ha permitido la reestructuración de las relaciones tróficas en las comunidades del ecosistema. Espino, (2003) y Espino y Yamashiro, (2012) comentaron que en los periodos de alta variabilidad los efectos de El Niño y La Niña son mayores y se remarca la estacionalidad, por lo que la disminución de esta variabilidad promueve la homogenización del ecosistema. Considerando que las especies de calamares son dinámicas y adaptables, los resultados presuponen la reestructuración del ecosistema a partir de 1990 y agudizada después del evento El Niño de 1998, cuando *D. gigas* y *I. argentinus* se han consolidado como mayores componentes de los ecosistemas.

RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS

Los diferentes hábitos alimenticios de estas especies son claves para entender el orden y desarrollo de los ecosistema, ya que permitió conocer las relaciones depredador presa que permitirán determinar la dirección y origen de los flujos de energía, identificar especies clave para el desarrollo de poblaciones y comunidades, y generar un panorama global del estado del ecosistema por medio de la recreación de las cadenas y redes tróficas. El estudio de la

ecología trófica de estas especies ha permitido entender la dinámica que representan dentro del ecosistema y generar la base para el desarrollo de hipótesis sobre el impacto de cada una de las presas y la importancia que esta representa no solo a la especie objetivo sino a todo el ecosistema.

Las especies de calamares ommastréfidios estudiados en este apartado *D. gahi*, *I. argentinus* y *O. ingens* en el Atlántico Sur y de *I. coindetii* y *T. sagittatus* en el Mediterráneo noroccidental presentaron hábitos alimenticios compuestos de tres grupos de presas principales; peces, crustáceos y moluscos, variando de acuerdo a la talla y la especie de calamar, lo que coincide con reportes previos en la dieta de estos organismos (Ivanovic & Brunetii, 1994, Santos & Haimovici, 1997, Jackson *et al.*, 1998, Mouat *et al.*, 2001, Phillips *et al.*, 2001, Arkhipkin & Middleton, 2002, Cherel & Duhamel, 2003, Phillips *et al.*, 2003, Phillips *et al.*, 2003a, Ivanovic, 2010, Coll *et al.*, 2012). Trabajos previos sobre los hábitos alimenticios habían reportado que los crustáceos son las principales presas para *D. gahi* y *I. argentinus* (Ivanovic y Brunetii, 1994, Santos & Haimovici, 1997, Mouat *et al.*, 2001, Arkhipkin & Middleton, 2002, Ivanovic, 2010), mientras que los peces en la dieta de *O. ingens* (Phillips *et al.*, 2001, Cherel & Duhamel, 2003, Phillips *et al.*, 2003, Phillips *et al.*, 2003a), sin embargo los presentes resultados de esta tesis demuestran que *I. argentinus* se alimentó principal mente de peces y *O. ingens* de moluscos, lo que elimina la competencia por los recursos alimenticios entre estas dos especies. La diferencia en la presencia de presas con otros reportes sugiere que los hábitos alimenticios de estas especies pueden variar de acuerdo a la disponibilidad de presas en la columna de agua, así como la región, estacionalidad y la talla de los calamares, mientras que el espectro de presas se enfoca en la o las presas más abundantes y disponibles, como podrían ser los crustáceos del genero *Pasiphaea* en el Mediterráneo, y los eufáusidos y *D. gahi* en al Atlántico sur.

La diferencia en talla es el factor que determina la depredación de las especies ya que organismos de tallas menores presentaron un espectro de presas limitado y poco diverso, que se incrementa con forme la talla, en el Atlántico Sur *D. gahi* estuvo representado en los intervalos pequeños 5.1-20.0 cm LM, *I. argentinus* en los intermedios 20.1-35.0 cm LM, y *O. ingens* en los intervalos grandes 20.1-40.0 cm LM. Esta clasificación por rango de talla promovió una separación en el uso de las presas, y es interesante hacer notar que los calamares pequeños se alimentaron principalmente de crustáceos (eufáusidos fue la principal

presas de *D. gahi* y crustáceos Munididae para *I. argentinus* y *O. ingens*), después la dieta cambió a peces y por último los calamares más grandes se alimentaron principalmente de moluscos. Incluso el incremento en talla de los calamares refleja una mayor frecuencia de ciertas presas (Castro & Hernandez-Garcia, 1995, Sánchez *et al.*, 1998), los calamares *I. coindetii* menores a 9.0 cm ML se alimentaron mayormente de anfípodos y eufáusidos y posteriormente en tallas mayores la dieta se diversificó con la integración de moluscos y peces, mientras que los ejemplares más pequeños de *T. sagittatus* (talla mínima 10.1 cm LM) se alimentaron de crustáceos y peces. Esta tendencia a cambiar de presas ha sido documentada para otras especies como *D. gigas* (Markaida *et al.*, 2008) y para *O. ingens* por Philips *et al.*, (2003), ahora con estos resultados se ha llegado a la misma conclusión para *I. argentinus* y *D. gahi*.

El análisis trófico de estas especies permitió determinar que especies presa han permitido el desarrollo de las poblaciones de calamares ya que en base a la frecuencia de ocurrencia en los contenidos estomacales se lograron identificar presas comunes que probablemente sean las de mayor abundancia en los ecosistemas. En el Atlántico sur, *D. gahi*, los eufáusidos y el pez *S. australis* son presas comunes en los hábitos alimenticios de *O. ingens*, *I. argentinus* y *D. gahi*, sin embargo el calamar *D. gahi* fue la principal presa en la dieta de *O. ingens* y *D. gahi* y la segunda presa para *I. argentinus*. Mientras que en el Mediterráneo los crustáceos *P. multidentata* y de los anfípodos *A. blossevillei* y *P. sedentaria*, y los peces Paralepididae *A. risso* y *Lestidiops* sp., en la dieta de *I. coindetii* y *T. sagittatus*. La depredación sobre estas especies puede ser explicada por la presencia de las especies de calamar en la columna de agua donde las presas como *D. gahi*, los eufáusidos, y peces mesopelágicos forman densos parches (Abelló *et al.*, 1988; Cartes *et al.*, 1994; Arkhipkin & Laptikhovsky, 2010), y sobre todo por la migración vertical que realizan durante la noche a alimentarse cerca de la superficie (Jackson *et al.*, 1998). Además de la abundancia de presas, la distribución de estos calamares es afectada por la disponibilidad de las presas en la columna de agua, por lo tanto la presencia de una presa en la dieta dependerá del movimiento vertical del depredador y de la presa. Como ejemplo en el Mar Mediterráneo *A. blossevillei* se desplaza a una velocidad de 24.9 m/h mientras que *P. sedentaria* a 22 m/h (Ponomaryova & Suslyayev, 1980), lo que promueve la separación en los diferentes estratos de profundidad y refuerza la no competencia entre *I. coindetii* en aguas más superficiales y *T. sagittatus* en aguas más profundas.

Las especies *O. ingens*, *I. argentinus*, *D. gahi* en el Atlántico sur y *I. coindetii* y *T. sagittatus* en el Mar Mediterráneo son capaces de explotar un espectro amplio de presas y los hábitos alimenticios se verán afectados de acuerdo a la presa más abundante y disponible en el ecosistema, además de la distribución propia de cada calamar. En el Mar Mediterráneo *T. sagittatus* se alimentó de especies presas con un rango de distribución más profundo como es el calamar *H. reversa* y *A. linchtensteinii*, mientras que *I. coindetii* se alimentó de especies de menor profundidad como *T. eblanae* y *T. sagittatus*. Esta separación de los hábitos alimenticios y la falta de depredación de una especie sobre la otra indica que no hay competencia interespecífica (solo dos *T. sagittatus* se alimentaron de *I. coindetii* y un *I. coindetii* se alimentó de *T. sagittatus*) y que no se alimentan en la misma área al mismo tiempo. Caso contrario en el Atlántico sur donde la interacción de *O. ingens*, *I. argentinus* y *D. gahi* es más frecuente sobre todo por relación directa depredador-presa, ya que *D. gahi* fue depredado por las otras dos especies.

El uso de los mismo recursos alimenticios es una tendencia que se observa en las redes tróficas y que generalmente está enfocado en organismos de aguas medias y limitado a grupos como los peces mesopelágicos, crustáceos decápodos y anfípodos, y que es promovido por la formación de agrupaciones y cardúmenes propios de estos organismos en la zona epipelágica (Hopkins & Sutton, 1998), coincidiendo con la aparente profundidad de mayor actividad de depredación de estas especies de calamar. Si bien existe esta coincidencia en presas, los hábitos alimenticios permitieron identificar otras especies claves y que fueron de mayor importancia en la separación de especies de depredadores. *D. gigas* se alimentó principalmente del pez mesopelágico *V. lucetia*, *I. coindetii* se alimentó principalmente de *Lestidiops* sp, *C. sloani* y *P. multidentata*, *T. sagittatus* se alimentó de *A. risso* y *P. sedentaria*, mientras que *O. ingens* se alimentó principalmente de *D. gahi*, *I. argentinus* de los mictófidos *Gymnoscopelus* sp., y *D. gahi* de los crustáceos *Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp., y *Thysanoessa* sp.

Para concluir el estudio entre relaciones tróficas e interacción en los ecosistemas se identificó la evolución de los hábitos alimenticios de *D. gigas* y al igual que otras especies de calamares se encontró que el espectro trófico varía de acuerdo al año de análisis, sin embargo se logró identificar a una presa clave para su desarrollo el pez mesopelágico *V. lucetia*. Esta relación se vio reforzada en la columna de agua ya que ambas especies fueron detectadas en la

misma área. Algunos autores como Alarcón *et al.*, 2004 mencionaron sobre esta posible dependencia de *D. gigas* con algunos peces, hecho que se refuerza con los resultados de esta tesis ya que cuando se detectó la presencia de *V. lucetia*, generalmente estuvo acompañada por *D. gigas*. Como es de esperar *V. lucetia* se ha catalogado como una de las especies de mayor abundancia con una distribución global (Ahlstrom *et al.*, 1976). Incluso con los resultados de este trabajo se observa que existe una relación directa en tiempo entre este depredador y su presa, ya que en abundancias altas de *V. lucetia*, la población de *D. gigas* reacciona positivamente. En general sí las especies presa claves en los ecosistemas son dinámicas de rápido crecimiento poblacional, y este se refleja en altas abundancias y amplia distribución en el océano, es de esperar que los depredadores se beneficien de ellas. Sin embargo la importancia de los estudios de este tipo se tiene que enfocar en la correcta identificación de la presa y sobre todo mantener el seguimiento de estas relaciones con el paso del tiempo.

CAPITULO IV:

CONCLUSIONES

Para el correcto desarrollo de esta tesis doctoral fue necesario determinar que especies del orden Teuthida son adecuadas o accesibles para los estudios ecológicos, por lo que se identificaron y seleccionaron siete especies correspondientes a tres familias: Ommastrephidae representada por *Dosidicus gigas*, *Illex argentinus*, *Illex coindetii*, *Todarodes sagittatus*; *Doryteuthis gahi* de la familia Loliginidae y *Onykia ingens* perteneciente a la familia Onychoteuthidae.

VARIABILIDAD AMBIENTAL EN LAS POBLACIONES DE *D. GIGAS* Y *I. ARGENTINUS*

En base a los análisis de las series de tiempo de las variables ambientales y las relaciones con las poblaciones de *D. gigas* e *I. argentinus* se pudo concluir que:

- El desarrollo de los ecosistemas tanto en la costa occidental de la península de Baja California y Perú siguen un patrón que se basa en los productores primarios y que es afectado por la variación en la TSM (Control Bottom up).
- El cambio en la TSM no afecta directamente a las poblaciones de *D. gigas* y *I. argentinus*, esto observado en las tendencias de captura y estimaciones de biomasa, sin embargo y como se discute en este trabajo el efecto se puede describir con un desfase de un año en el análisis de las series y que será el reflejo del efecto de la TSM sobre otros estadios de desarrollo de estas especies.
- Los cambios en la TSM son reflejados en la modificación de la dinámica de las masas de agua y en base a ello se pueden detectar movimientos de *D. gigas* y *I. argentinus* hacia el norte y sur de su distribución. Movimientos que les han permitido permanecer y ampliar su rango de distribución.

RELACIONES TRÓFICAS E INTERACCIÓN EN LOS ECOSISTEMAS

Con respecto a los análisis de ecología trófica y relaciones depredador-presa se concluye que:

- Los hábitos alimenticios de *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii*, *T. sagittatus*, *D. gahi* y *O. ingens* pueden variar de acuerdo a la disponibilidad de presas en la columna de agua, así como la región, estacionalidad y la talla de los calamares, mientras que el espectro de presas se enfoca en la o las presas más abundantes y disponibles.
- El uso de los mismos recursos alimenticios fue una tendencia que se observó en las redes tróficas de estas especies de calamares y generalmente se enfocó en organismos de aguas medias y limitado a grupos como los peces mesopelágicos, crustáceos decápodos y anfípodos. En el Atlántico sur, *D. gahi*, los eufáusidos y el pez *S. australis* son presas comunes en los hábitos alimenticios de *O. ingens*, *I. argentinus* y *D. gahi*. Mientras que en el Mediterráneo los crustáceos *P. multidentata*, y de los anfípodos *A. blossevillei* y *P. sedentaria*, y los peces Paralepididae *A. risso* y *Lestidiops* sp., en la dieta de *I. coindetii* y *T. sagittatus*.
- En base a los análisis de agrupación en ecología trófica se concluye que la diferencia en talla es el factor que determina la depredación de las especies ya que organismos de tallas menores presentaron un espectro de presas limitado y poco diverso, que se incrementa con la talla.
- Se identificaron las especies claves que determinan el desarrollo de las poblaciones de estos depredadores en base a los estudios ecotróficos concluyendo que *D. gigas* se alimentó principalmente del pez mesopelágico *V. lucetia* en el océano Pacífico Sur, *I. coindetii* se alimentó principalmente de los peces *Lestidiops* sp., y *C. sloani* y del crustáceo *P. multidentata* en el Noroeste del Mar Mediterráneo, *T. sagittatus* se alimentó del pez *A. risso* y el anfípodo *P. sedentaria* en el Noroeste del Mar Mediterráneo, mientras que *O. ingens* se alimentó principalmente de los calamares *D. gahi*, el calamar argentino *I. argentinus* se alimentó de los peces mictófidios *Gymnoscopelus* sp., y por último *D. gahi* se alimentó principalmente de los

crustáceos *Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp., y *Thysanoessa* sp. en aguas internacionales de la plataforma Patagónica.

- Las relaciones depredador presa son el principal factor y determinan si las poblaciones de *D. gigas* y *I. argentinus* pueden mantenerse en el tiempo. Esto se identificó claramente en *D. gigas* quien presentó un acoplamiento con respecto a la abundancia de su principal presa el pez mesopelágico *V. lucetia* en el océano Pacífico Sur.
- Es necesario que se continúen estudios de hábitos alimenticios, ya que como se observó en este trabajo, para poder hacer comparativas en tiempo es necesario contar con una base de hábitos alimenticios a través del tiempo. Esto con la finalidad de identificar correctamente a la presa clave en el ecosistema.

CONCLUSIONES POR OBJETIVOS PLANTEADOS

- Objetivo 1.- Determinar que especies del orden Teuthida pueden considerarse en estudios de variabilidad ambiental.

Conclusión: las especies de calamares representadas en los océanos comprenden más de 300 especies agrupadas en 28 familias. Para poder determinar que especies son claves en el desarrollo de los ecosistemas es necesario considerar aspectos como abundancia, distribución, talla y respuesta a los cambios ambientales, por lo que considerando estos factores y la importancia de algunas especies a la industria pesquera se determinó que tres familias, Ommastrephidae representada por *D. gigas*, *I. argentinus*, *I. coindetii* y *T. sagittatus*, Lolliginidae representada por *D. gahi* y Onychoteuthidae representada por *O. ingens*, pueden considerarse como adecuadas para describir estudios ecosistémicos.

- Objetivo 2.- Determinar cuáles son los procesos físico-químicos que afectan directamente el cambio en biomasa y distribución de estas especies.

Conclusión: no se observó un efecto directo de la temperatura superficial del mar en las poblaciones de *D. gigas* y *I. argentinus*, sin embargo al aplicar los análisis de correlación desfasada a las series temporales de captura y biomasa de estas especies y la temperatura superficial del mar, el efecto fue negativo para las poblaciones de *D. gigas* en el océano Pacífico Corriente de California y Corriente de Humboldt, y positivo para *I. argentinus* en la plataforma Patagónica Sur.

- Objetivo 3.- Determinar si existe y cuál es la causa biológica que ha promovido el cambio en el desarrollo de estas poblaciones.

Conclusión: se analizó la relación entre la abundancia de zooplancton y la productividad primaria basada en clorofila *a* con las series de captura y biomasa de *D. gigas* y *I. argentinus*, determinando que existen relaciones positivas entre las abundancias de zooplancton y la

biomasa de estos calamares, sin embargo estas relaciones no son instantáneas y se reflejan a un año de desfase. Por lo que se infiere que la productividad primaria y la abundancia del zooplancton afectan directamente a los estadios larvarios y juveniles de los calamares y no a los estadios adultos que son sujetos de pesca. Directamente se concluye que las relaciones tróficas son el principal factor que afecta la abundancia y distribución de estas especies ya que existe dependencia entre algunas presas y el depredador como fue observado en las relaciones tróficas entre *D. gigas* y el pez *V. lucetia* en el océano Pacífico Sur.

- Objetivo 4.- Identificar las repercusiones que se han tenido con el cambio en las poblaciones de estas especies y sus presas: si la distribución a aumentado y su abundancia también, ¿Cómo se sostiene este cambio?, ¿a qué grupo se está impactando en mayor intensidad?.

Conclusión: las especies de calamares que fueron estudiadas en este trabajo mantienen una clasificación trófica generalista, enfocada en la disponibilidad de presas y la facilidad de captura, por lo que el incremento en biomasa de los calamares afectará directamente a las presas que cumplan con estos criterios. En base a los estudios de contenidos estomacales se concluye que la presa de mayor importancia para *D. gigas* en el océano Pacífico sur fue el pez mesopelágico *V. lucetia*, para *I. coindetii* en el noroeste del Mar Mediterráneo fueron los peces *Lestidiops* sp., *C. sloani* y el crustáceo *P. multidentata*, para *T. sagittatus* en el noroeste del Mar Mediterráneo las especies más importantes fueron el pez *A. risso* y el anfípodo *P. sedentaria*, mientras que para *O. ingens*, en las aguas internacionales de la plataforma Patagónica y alrededor de las islas Falklands/Malvinas, las especies presa más importantes fueron el calamar *D. gahi*, para *I. argentinus* fueron los mictófidios *Gymnoscopelus* sp., y para *D. gahi* las presas más importantes fueron los crustáceos *Euphausia* sp., *Nyctiphanes* sp. y *Thysanoessa* sp.. Estos resultados podrían indicar que estas especies presa presentan abundancias importantes en las regiones estudiadas y directamente dan soporte a las poblaciones de calamares, promoviendo su desarrollo y permanencia en los ecosistemas.

CAPITULO V:

BIBLIOGRAFÍA

- Abelló P., F. J. Valladares & A. Castellón. 1988. Analysis of the structure of decapod crustaceans assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Mar. Biol.*, 98: 39-49.
- Abitia-Cárdenas L., A. Muhlia-Melo, V. Cruz-Escalona & F. Galván-Magaña. 2002. Trophic dynamics and seasonal energetics of striped marlin *Tetrapturus audax* in the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.*, 57(3):287-295.
- Agnew D. J., R. Baranowski, J. R. Beddington, S. des Clres & C. P. Nolan. 1998. Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands. *Fish. Res.*, 35: 155-169.
- Agnew D. J., S. Hill & J. R. Beddington. 2000. Predicting the recruitment strength of an annual squid stock: *Loligo gahi* around the Falkland Islands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 2479-2487.
- Aguiar-Santos R. & M. Haimovici. 1997. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fish. Res.*, 33: 139-147.
- Agnew D. J., S. L.Hill, J. R. Beddington, L. V.Purchase & R. C.Wakeford. 2005. Sustainability and management of southwest Atlantic squid fisheries. *Bull. Mar. Sci.*, 76(2): 579-593.
- Ahlstrom E. 1968. Mesopelagic and bathypelagic fishes in the California Current region. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 13, 39-44.
- Ahlstrom E., H. Moser & M. Toole. 1976. Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish *Lampanyctodes hectoris* (Gunther), off the west coast of southern Africa with a discussion of phylogenetic relationship of the genus. *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, 75:138-152
- Alamo V. & V. Valdivieso. 1987. Lista sistemática de moluscos marinos en el Perú. *Bol. Inst. Mar Perú. Exeptional volumen*. 205
- Alarcón J., C. Salazar, F. Ganoza, G. Chacon, J. Calderon, M. TakHIA, O. Wiji, &Y. Masatsugu. 2004. Efectos del incremento del tamaño de malla del copo de la red semipelágica en la captura de *Vinciguerria lucetia*. *Reunión Científica Internacional. Instituto del Mar del Peru-Japan Deep Sea Trawler Association*. Peru. 11p.
- Alarcón-Muñoz R., L. Cubillos & C. Gatica.- 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 49: 157-166.
- Álvarez Sánchez L. G. 1977. Vientos en la Bahía de Todos Santos Baja California. *Cien. Mar.*, 4: 81-89.
- Andrade-González Z. 2005. Hábitos Alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* en el océano Pacífico Oriental. Tesis de Maestría. IPN-CICIMAR, México. 144 p.

Anonym 1888. Report of the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger during the years 1873-1876 under the command of captain George S. Nares and Captain Frank Turle Thomson. Prepared under the superintendence of Sir C. Wyville Thomson (plates by Neil and Combaney Edinburgh). *Zoology*, XXIX.

Arkhipkin A., V. Lapikhovsky, & A. Golub. 1999. Population structure and growth of the squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in north-west African waters. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 79:467-477.

Arkhipkin A.I., 2000. Intrapopulation structure of winter-spawned Argentine shortfin squid, *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae), during its feeding period over the Patagonian Shelf. *Fish. Bull.*, 98: 1-13.

Arkhipkin A. I. & D. A. J. Middleton. 2002. Inverse patterns in abundance of *Illex argentinus* and *Loligo gahi* in Falkland waters: possible interspecific competition between squid?. *Fish. Res.*, 59: 181-196.

Arkhipkin A.I., R.Grzebielec, A.M.Sirota, A.V. Remeslo, I.A. Polishchuk, & D.A.J., Middleton. 2004. The influence of seasonal environmental changes on ontogenetic migrations of the squid *Loligo gahi* on the Falkland shelf. *Fish. Oceanogr.*, 13, 1–9.

Arkhipkin A. I., V. V. Lapikhovsky, A. M. Sirota, & R. Grzebielec. 2006. The role of the Falkland Current in the dispersal of the squid *Loligo gahi* along the Patagonian Shelf. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 67: 198-204.

Arkhipkin A. I., & V. V. Laptikhovsky. 2010. Convergence in life-history traits in migratory deep-water squid and fish. *ICES J. Mar. Sci.*, 67: 1444–1451.

Armendáriz-Villegas E. J. 2005. Hábitos alimenticios del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*, Orbigny, 1835), en el Centro del Golfo de California durante los años 2002 y 2003. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur. 80 pp.

Arreguín-Sánchez F. 2000. Modelación de flujos de biomasa en centros de actividad biológica. In: Lluch-Belda D., J. Elourduy-Garay, S. E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.). *BAC Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano*. CIBNOR S.C., La Paz, Mexico, pp. 13-27.

Ayón P., M. I. Criales-Hernandez, R. Schwamborn & H-J. Hirche. 2008. Zooplankton research off Peru: A review. *Prog. Oceanogr.*, 79: 238-255.

Bakun A., & R. H. Parrish. 1991. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 48(3): 343-361

Baral A. A. 1967. **Sin título**. *Rybnoye Khozyaistvos*, 43(8): 15-17.

- Barton A.J., Agnew, D.J. & Purchase, L.V., 2004. The Southwest Atlantic; achievements of bilateral management and the case for a multilateral arrangement. In A.I.L. Payne, C.M. O'Brien & S.I. Rogers (eds.), *Management of Shared Fish Stocks, Proceedings of the Symposium on International Approaches to Management of Shared Stocks – problems and future directions*. Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS), Lowestoft 10-12 July 2002, Blackwell pp. 202 – 222.
- Basson M., J. R. Beddington, J. A. Crombie, S. J. Holden, L. V. Purchase & G. A. Tingley. 1996. Assessment and management techniques for migratory annual squid stocks: the *Illex argentinus* fishery in the Southwest Atlantic as an example. *Fish. Res.*, 28: 3-27
- Bazzino G. 2001. Análisis de los efectos ambientales sobre la distribución y abundancia del calamar *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU). Tesis Master. Universidad de Concepción, Chile. 116 pp.
- Bazzino G., C. Salinas-Zavala, U. Markaida. 2007. Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California. *Cien. Mar.*, 33(02): 173-186.
- Beddington J., A. A. Rosenberg, J.A. Crombie & G.P. Kirkwood. 1990. Stock assessment and the provision of management advice for the short fin squid fishery in Falkland Islands waters. *Fish. Res.*, 8: 351-365.
- Behrenfeld M. J., R. T. O'Malley, D. A. Siegel, Ch. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier & E. S. Boss. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444: 752-744.
- Benoit-Bird K. & W. Au. 2002. Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. *J. Acoust. Soc. Am.*, 110:812–819
- Benoit-Bird K., W. F. Willy, W. W. Au & B. Mate. 2008. Controlled and in-situ target strengths of the jumbo squid *Dosidicus gigas* and identification of potential acoustic scattering sources. *J. Acoust. Soc. Am.*, 123(3):1318-1328
- Bertrand A., F. Bard & E. Josse. 2002. Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Biol.*, 140:1023–1037
- Bograd S. J., T. K. Chereskin & D. Roemmich. 2001. Transport of mass, heat, salt and nutrients in the southern California Current System: Annual cycles and interannual variability. *J. Geophys. Res.*, 106: 9255-9275.
- Boschi E. E., C. E. Fishbach & M. I. Iorio. 1992. Catalogo Ilustrado de los crustaceos estomatopodos y decapodos marinos de Argentina. *Frente Maritimo*, 10(A): 7-94
- Braid H. E., J. Deeds, S. L. DeGrasse, J. J. Wilson, J. Osborne & R. H. Hanner. 2012. Preying on commercial fisheries and accumulating paralytic shellfish toxins: a dietary analysis of

invasive *Dosidicus gigas* (Cephalopoda Ommastrephidae) stranded in Pacific Canada. *Mar. Biol.*, 159: 25-31.

Breiby A., & M. Jobling. 1985. Predatory role of the flying squid *Todarodes sagittatus* in North Norwegian waters. *NAFO Sci. Counc. Stud.*, 9, 125-132

Brito-Castillo L., E. Alcántara-Razo, R. Moralez-Azpetia & C. A. Salinas-Zavala. 2000. Temperaturas del Golfo de California durante mayo y junio de 1996 y su relación con las capturas de calamar gigante (*Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835). *Cienc. Mar.*, 26 (03): 413-440.

Brunetti N. E. 1988. Contribución al conocimiento biológico-pesquero del calamar argentino (Cephalopoda, Ommastrephidae, *Illex argentinus*). PhD Thesis. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Cailliet G. M., 1976. Several approaches to the feeding ecology of fishes. In: Simenstad C. A., Lipovsky S. J. (Eds), Fish food habits studies. 1st Pacific Northwest Technical Workshop Proceedings. Astoria, OR, October 13-15. University of Washington, Washington Sea-Grant Publications, Seattle. 1-13 pp.

Caddy J. F. & P. G. Rodhouse. 1998. Cephalopod and groundfish landings: evidence for ecological change in global fisheries?. *Fish Biol. Fisheries*, 8: 431-444.

Camarillo-Coop S., C. A. Salinas-Zavala, M. Manzano-Sarabia & E. A. Aragón-Noriega. 2010. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 91(4): 807-814.

Carr M. E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Res.*, 49:59-80.

Cartes J. E., J. B. Company & F. Maynou. 1994. Deep-water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean: influence of submarine canyons and season. *Mar. Biol.*, 120:221-229

Castillo R. & A. Gonzales.- 2000. Mediciones in situ de fuerza de blanco del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) para la frecuencia de 38 kHz determinadas en el crucero BIC Olaya 0007-08, Zorritos a Callao. *Inf. Inst. Mar Peru*. Editing IMARPE.

Castriota L., M. G. Finoia, S. Campagnuolo, T. Romero, A. Potoschi & F. Andaloro. 2008. Diet of *Tetrapturus belone* (Istiophoridae) in the central Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 88(1): 183-187.

Castro J. J., & V. Hernández-García. 1995. Ontogenetic changes in month structures, foraging behaviour and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetii*. *Sci. Mar.*, 59(3-4): 347-355.

- Chen X., B. Liu & Y. Chen. 2008. A review of the development of Chinese distant-water squid jigging fisheries. *Fish. Res.*, 89: 211-221.
- Cherel Y., & H. Weimerskirch. 1999. Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 188:93–104.
- Cherel Y., & G. Duhamel. 2003. Diet of the squid *Moroteuthis ingens* (Teuthoidea: Onychoteuthidae) in the upper slope waters of the Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 250: 197-203.
- Chong J., C. Oyarzún, R. Galleguillos., E. Tarifeño., R. Sepúlveda & C. Ibáñez. 2005. Parámetros Biológico-Pesqueros de la jibia, *Dosidicus gigas* (Orbiigny, 1835) (Cephalopoda:Ommastrephidae), frente a la costa de Chile central (29°S-40°S) durante 1993-1994. *Gayana*, 69(2):319-328.
- Clarke M. R. 1980 Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology. *Discovery Rep.*, 37:1-324.
- Clark M. R. 1985. The food and feeding of seven fish species from the Campbell Plateau, New Zealand. *NZ J. Mar. Freshwater. Res.*, 19:339-363.
- Clarke M. R. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford.
- Clarke M. R., 1993. Age determination and common sense –a free discussion on difficulties encountered by the author. In: Okutani, T., R. K. O'Dor, T. Kubodera (Eds). Recent advances in cephalopods fisheries biology. Tokai University Press, Tokyo. 61-69.
- Clarke M. R. 1996. Cephalopods as prey. III. Cetaceans. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 351: 1053-1065.
- Clarke M. R., & T. R. Kristensen. 1980. Cephalopods beaks from the stomachs of two northern bottlenosed whales (*Hyperoodon ampullatus*). *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 60: 151-156.
- Coll M., Navarro, J., R. J. Olson, & V. Christensen. 2012. Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of food-web models. *Deep-Sea Res.*, II. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.08.020>
- Cooper J., C. R. Brown, R. P. Gales, M. A. Hindell, N. T. W. Klages, P. J. Moors, D. Pemberton, V. Ridoux, K. R. Thompson, & Y. M. Van Heezik. 1990. Diets and dietary segregation of crested pen- guins (*Eudyptes*). In: Davis LS, Darby JT (eds) Penguin biology. Academic Press, San Diego, pp 131-156.

- Cornejo R. & R. Koppelman. 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* Garman 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current off Peru. *Mar. Biol.*, 149: 1519-1537
- Crespi-Abril A. C., & M. M. Trivellini. 2011. Diet of spring and summer spawning groups of *Illex argentinus* inhabiting coastal waters in San Matias Gulf (northern Patagonian, Argentina). *Aquat. Biol.*, 14: 99-103.
- Crow M. E. 1981. Some statistical techniques for analyzing the stomach contents of fish. In: Cailliet G. M., Simenstad, C. A. (Eds), Gut-shop'81, Fish food habits studies. Proceedings of the third Pacific Workshop. December 6-9, Pacific Grove, C. A. University of Washington, Washington Sea-Grant Publications, Seattle. 8-15 pp.
- Dawe E. G., L. C. Hendrickson, E. B. Colbourne, M. A. Showell, K. F. Drinkwater, D. D. Jones & D. A. Methven. 2002. Environmental regulation of the relative abundance of two squid species in the Northwest Atlantic Ocean, *Illex illecebrosus* and *Loligo pealei*. *NAFO SCR Doc. 02/04*, N4651: 1-16.
- Diehl S. 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73 (5): 1646-1661.
- Durazo R. & T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Prog. in Ocean.*, 54: 7-31.
- Ehrhardt N.M., A. Solís-N, P. S. Jacquemin, J. Ortíz-C, P. Ulloa-R, G. González & F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencia Pesquera*, 5: 63-76.
- Ehrhardt N. M. 1991. Potential impact of a seasonal migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a gulf of California sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population. *Bull. of Mar. Scien.*, 49(1-2): 325-332.
- Espino M. 2003. Estrategia de gestión ambiental para el Pacífico Oriental con especial mención a la pesquería peruana. Master Thesis. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Perú.
- Espino M. & C. Yamashiro. 2012. La variabilidad climática y las pesquerías en el Pacífico suroriental. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, in press (accepted)
- Fabry V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A., Orr, J. C., 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 414-432.
- Fanelli E., J. E. Cartes & V. Papiol. 2012. Assemblage structure and trophic ecology of deep-sea demersal cephalopods in the Balearic basin (NW Mediterranean). *Mar. Freshwater Res.*, 63: 264-274.
- Field J., K. Baltz, J. Phillips & W. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of

the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 48: 131-146.

Fitch J. E. 1976. Food habits of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*. CalCOFI Conference Abstracts for 1976, p. 21.

Fitch J. & R. Brownell.- 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 25(12):2561-2574.

Frank T. & E. Widder.- 2002. Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, 140:1181–1193

Foote K., H. Knudsen, D. Vestnes, D. MacLennan & E. Simmonds. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. In: *ICES Coop. Res. Rep.* International council for the exploration of the sea, Copenhagen 144:1–69.

Gárate A. & A. Pacheco. 2004. Cambios en la distribución y abundancia de la ictiofauna de aguas someras en San Bartolo (Lima Perú) después del ENSO 1997-98. *Ecología Aplicada*, 3(1-2): 148-153.

García-Godos I. 2001. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano. *Bol. Inst. Mar Perú.*, 20 (1-2): 83

Garzoli S.L., & A. Bianchi. 1987. Time-space variability of the local dynamics of the Malvinas-Brazil confluence as revealed by inverted echo sounders. *J. Geophys Res.*, 92 (C2): 1914-1922.

Gaxiola-Castro G., R. Durazo, B. Lavaniegos, M. E. de la Cruz-Orozco, E. Millán-Nuñez, L. Soto-Mardones & J. Cepeda-Morales. 2008. Pelagic ecosystem response to interannual variability off Baja California. *Cienc. Mar.*, 34 (2): 263-270.

Gilly W. F., U. Markaida, C. H. Baxter, B. A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robinson, G. Bazzino & C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Ecol. Prog. Series.*, 324; 1-17.

Glynn P. W. 1988. El Niño-Southern oscillation 1982-1983: Nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annu. Rev. Ecol. S.*, 19: 309-345.

Gómez-Valdés J., & H. S. Vélez-Muñoz. 1982. Variaciones estacionales de temperatura y salinidad en la región costera de la Corriente de California. *Cien. Mar.*, 8:167-176.

González A. F. , G. B. Castro, & A. Guerra. 1996. Age and wroth of the short-finned squid *Illex coindetii* in Galician waters (NW Spain) base don statolith analysis. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 802-810.

González-Pola C., P. Vélez-Belchí, & J. L. López-Jurado. 2007. Abrupt change in the deep

Balearic sea in 2005; a year later. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 38: 152.

Gordoa A., X. Illas, A. Cruzado, & Z. Velásquez. 2008. Spatio-temporal patterns in the north-western Mediterranean from MERIS derived chlorophyll a concentrations. *Sci. Mar.*, 72(4): 757-767.

Green K, & H. R. Burton. 1993. Comparison of the stomach contents of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie and Heard Islands. *Mar. Mamm. Sci.*, 9:10-22.

Guerra A., B. G. Castro, & M. Nixon. 1991. Preliminary study on the feeding by *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Bull. Mar. Sci.*, 49(2-1): 309-311.

Guerra, A., A. F. González, F. Rocha, J. Gracia & L. Laria. 2006. "Enigmas de la ciencia: El calamar gigante". Guerra A., A. F. González, F. Rocha, J. Gracia y L. Laria (Eds). 313 p.

Guerra A., J. M. Portela & J. L. del Rio. 2011. Cephalopods caught in the outer Patagonian shelf and its upper and medium slope in relation to the main oceanographic features. *Fish. Res.*, 109: 179-186.

Gutiérrez M. & N. Herrera. 1998. Mediciones in situ de diversas especies a finales del invierno de 1998. Crucero 9808-09. *Inf. Inst. Mar Peru.*, 141: 7-12.

Haimovici M., & J. A. Álvarez-Pérez. 1990. Distribución y maduración sexual del calamar argentino, *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae), en el sur de Brasil. *Sci. Mar.* 54(2): 179-185.

Halpern D. 2002. Offshore Ekman transport and Ekman pumping off Peru during the 1997-1998 El Niño. *Geophys. Res. Lett.*, 29, 5. doi: 10.1029/2001GL014097.

Hernández-Herrera A., E. Morales-Bojórquez, M. A. Cisneros-Mata, M. O. Nevárez-Martínez & G Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) from Gulf of California, Mexico. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 39: 212-218.

Hickey M. 1979. The California Current System-hypothesis and facts. *Prog. in Ocean.*, 8: 191-279.

Hopkins T. L., & Sutton, T. T. 1998. Midwater fishes and shrimps as competitors and resource partitioning in low latitude oligotrophic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 164: 37-45.

Imber M. J. 1991. Feeding ecology of antarctic and sub-antarctic procellariiformes. Acta XX Congressus Internationalis ornithologic: 1402-1412, New Zealand ornithological Congress Trust Board 1991 Wellington.

Ivanovic M. L. 2010. Alimentación del calamar *Illex argentinus* en la región patagónica durante el verano de los años 2006, 2007 y 2008. *Revista de investigación y desarrollo pequero*, 20: 51-63.

- Ivanovic, M. L., & N. E. Brunetti. 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antartic Science*, 6(2): 185-193.
- Jaquet N. & D. Gendron. 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.*, 141(3): 591-601.
- Jaquet N., D. Gendron & A. Coakes. 2003. Sperm whales in the Gulf of California: Residency, movements, behavior, and the possible influence of variation in food supply. *Mar. Mammal Sci.* 19(3): 545-562.
- Jackson G. D., M. J. A. George & N. G. Buxton. 1998. Distribution and abundance of the squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) in the Falkland Islands region of the South Atlantic. *Polar Biol.*, 20: 161-169.
- Jackson G.D., A. G. P. Shaw & C. Lalas. 2000. Distribution and biomass of two squid species off southern New Zealand: *Nototodarus sloanii* and *Moroteuthis ingens*. *Polar Biol.*, 23: 699-705.
- Jereb P., & C. F. E. Roper. 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. 4(2).
- Jereb, P., C.F.E. Roper, & M. Vecchione. 2010. Introduction. In P. Jereb & C.F.E. Roper, eds. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2. Rome, FAO, 1–11.
- Keyl F., J. Arguelles, L. Mariátegui, R. Tafur, M. Wolff & C. Yamashiro. 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 49: 119-128.
- Karakulak F. S., A. Salman & I. K. Oray. 2009. Diet composition of the bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean Sea, Turkey. *J. Appl. Ichtyol.*, 25: 757-761.
- Kind'yushev V. I., 1970. Seasonal variations of water masses in California region of the Pacific Ocean. *Oceanol.*, 10: 456-464.
- Klett A. 1984. Estado actual de la pesquería de calamar gigante en el Estado de Baja California Sur. *Instituto Nacional de Pesca*, 21: 1-37.
- Konchina Y. 1983. The feeding niche of the hake (*Merluccius gayi*: Merluccidae) and the jack mackerel, *Trachurus simetricus* (Carangidae) in the trophic system of the Peruvian coastal upwelling. *J. Ichthyol.*, 23(2):87-98.

- Lapko V. & O. Ivanov. 1994. Composition and distribution of the sound-scattering layer in Pacific Kurile waters. *Oceanology*, 33:497–501.
- Laptikhovskiy V. 2002. Diurnal feeding rhythm of the short-fin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Falkland waters. *Fish. Res.*, 59(1-2): 233-237.
- Lavaniegos B. E. 2009. Influence of a multiyear event of low salinity on the zooplankton from Mexican eco-regions of the California Current. *Progr. Oceanogr.*, 83: 369-375.
- Lipinski M. R., & L. G. Underhill. 1995. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum?. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 15, 207-223.
- Lleonart, J. 1990. La Pesquería de Cataluña y Valencia: descripción global y planteamiento de bases para su seguimiento. *Final Report. EEC DG XIV-CSCIC*. 849p.
- Lluch-Belda D., D. B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C. A. Salinas-Zavala & R. A. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 32: 105-111.
- Lluch-Cota S. E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanol. Acta*, 23(6): 731-740.
- Lombarte A., Ò. Chic, V. Parisi-Baradad, R. Olivella, J. Piera & E. García-Ladona. 2006. A web-based environment from shape analysis of fish otoliths. The AFORO database. *Sci. Mar.*, 70: 147-152.
- Lordan C., M. A. Collins, L. N. Key, & E. D. Browne. 2001. The biology of the ommastrephid squid, *Todarodes sagittatus*, in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 81: 299-306.
- Luo J., P. Ortner, D. Forcucci & S. Cummings.- 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res.*, II 47:1451–1473.
- Lynn R. J. & J. J. Simpson. 1987. The California Current System. The seasonal variability of its physical characteristic. *J. Geophys. Res.*, 92 : 12947-12966.
- McGowan J. A., D. R. Cayan & L. M Dorman. 1998. Climate-Ocean Variability and Ecosystem Response in the Northeast Pacific. *Science*, 281: 210-217.
- MacLennan D., P. Fernandes & J. Dalen.- 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.* 59:365–369.
- Marchal E. and A. Lebourges.- 1996. Acoustic evidence for unusual diel behavior of a mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES J. Mar. Res.*, 53: 443-447.
- Massutí E., S. Deudero, P. Sánchez, & B. Morales-Nin. 1998. Diet and feeding of dolphin (*Coryphaena hippurus*) in western Mediterranean waters. *Bull. Mar. Sci.*, 63(2): 329-341.

- Markaida U. 2006. Food and Feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event. *Fish. Res.*, 1-12.
- Markaida U. & Sosa-Nishizaki O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 83: 507-522.
- Markaida U., J. Rosenthal & W. Gilly.- 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, México. *Fish. Bull.*, 103: 219-226.
- Markaida U., W. F. Guilly, C. A. Salinas-Zavala, R. Rosas-Luis & J. A. T. Booth. 2008. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California during 2005-2007. *Cal. Coop. Ocean. Fish.*, 49: 90-103.
- Mauchline J., 1984. Euphausiid, Stomatopod and Leptostracan Crustaceans. (Doris M. Kermack and P. S. K. Barnes Ed.). The Linnean Society of London, London. 91 p.
- McAllister M. K., S. L. Hill, D. J. Agnew, G. P. Kirkwood, & J. R. Beddington. 2004. A Bayesian hierarchical formulation of the De Lury stock assessment model for abundance estimation of Falkland Islands' squid (*Loligo gahi*). *Can. J. Aquat. Sci.*, 61: 1048-1059.
- Méndez M. 1981. Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Bol. Inst. Mar Peru.* 5-170.
- Miller A. J. & N. Schneider. 2000. Interdecadal climate regime dynamics in the North Pacific Ocean: theories, observations and ecosystem impacts. *Progr. Oceanogr.*, 47: 355-379.
- Miyashita, K., K. Tetsumura, S. Honda, T. Oshima, R. Kawabe & K. Sasaki.- 2004. Diel changes in vertical distribution patterns of zooplankton and walleye pollock *Theragra chalcogramma* off the Pacific coast of Eastern Hokkaido, Japan, estimated by the volume back scattering strength (Sv) difference method. *Fish. Oceanogr.* 13(1): 99-110.
- Morales-Bojórquez E. 2002. Comentarios acerca de la relación entre la temperatura y la captura del calamar gigante. *Cienc. Mar.*, 28(2): 211-218.
- Morales-Bojórquez E., A. Hernández-Herrera, M. O. Nevárez-Martínez, A. J. Díaz de León, G. I. Rivera-Parra & A. Ramos. 1997. Abundancia poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en las costas de Sonora, México. *Oceánides.* 12(2) 90-95.
- Morales-Bojórquez E., A. Hernández-Herrera, M. O. Nevárez-Martínez, M. A. Cisneros-Mata & F. J. Guerrero-Escobedo. 2001. Population size and exploitation of giant squid (*Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, Mexico. *Sci. Mar.*, 65(1): 75-80.
- Morón O., P. Villanueva, M. Girón, E. Gómez, P. Chapilliquén. 1999. Monitoreo oceanográfico pequero en áreas seleccionadas: Paita, Chimbote, Callao, Pisco e Ilo (MOPAS 9711) Noviembre, 1997.

- Morón O. 2000. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. *B. Instituto del Mar del Perú*, 19(1-2): 179-204.
- Mouat B., M. A. Collins, & J. Pompert. 2001. Patterns in the diet of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Falkland Islands jigging fishery. *Fish. Res.*, 52: 41-49.
- Nakken O. & A. Dommasnes.- 1975. The application of an echo integration system in investigations of the stock strength of the Barents Sea capelin 1971-1974. *Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea C.M.-ICES/B:25*. 20.
- Newel G. 1963. Marine plankton a practical guide. *Hutchison Biological Monographs*. London, England. 1-207.
- Nigmatullin C.M., 1989. Squid of the world ocean. In Development of the fishery in the open oceanic waters (ed. V.V. Ivchenko), pp. 26-48. Kaliningrad: Kaliningrad Book Press.
- Nigmatullin Ch., K. Nesis & A. Arkhipkin.- 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.*, 54: 9-19.
- Olivar M. P., M. Emelianoy, I. Uriarte, F. Vellarte, I. Álvarez, E. Morote, B. Fuerstenau & B. Molí. 2007. Demographic structure of early stages of *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* and water mass circulation in the southern Catalan sea. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 38: 559.
- Ortega-García S., J. A. Trigueros-Salmerón, R. Rodríguez-Sánchez, S. Lluch-Cota & H. Villalobos. 2000. El golfo de Tehuantepec como un centro de actividad biológica y su importancia en las pesquerías. In: Lluch-Belda, D., Elourduy-Garay, J., Lluch-Cota, S. E. & Ponce-Díaz, G (Eds). *BAC Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano*. CIBNOR S.C., La Paz, Mexico, pp. 335-356.
- Overholtz W. J., J. S. Link, & L. E. Suslowicz. 2000. Consumption of important pelagic fish and squid by predatory fish in the northeastern USA shelf ecosystem with some fishery comparisons. *ICES. J. Mar. Sci.*, 57: 1147-1159.
- Pacheco-Ayub C. A. & J. J. Bautista-Romero. 2003. Optimal Interpolation Sea Surface Temperature - CD (Ver. 2.0). CIBNOR, S.C.
- Palma E. D., R. P. Matano & A. R. Piola. 2008. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Stratified ocean response to local and offshore forcing. *J. Geophys. Res.*, 113, C11010, doi:10.1029/2007JC004720.
- Peristeraki P., G. Tserpes & E. Lefkaditou. 2005. What cephalopod remains from *Xiphias gladius* stomach can imply about predator-prey interactions in the Mediterranean Sea?. *J. Fish Biol.*, 67: 549-554.

- Petric M., I. Mladinero & S. K. Sifner. 2011. Insight into the short-finned squid *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) feeding ecology: is there a link between helminth parasites and food composition?. *J. Parasitol.*, 97(1): 55-62.
- Phillips K. L., G. D. Jackson, & P. D. Nichols. 2001. Predation on myctophids by the squid *Moroteuthis ingens* around Macquarie and Heard Islands: stomach contents and fatty acid analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*. 215: 179-189.
- Phillips K. L., P. D. Nichols, & G. D. Jackson. 2003. Dietary variation of the squid *Moroteuthis ingens* at four sites in the Southern Ocean: stomach contents, lipids and fatty acid profiles. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83: 523-534.
- Phillips K. L., P. D. Nichols, & G. D. Jackson. 2003a. Size-related dietary changes observed in the squid *Moroteuthis ingens* at the Falkland Islands: stomach contents and fatty-acid analysis. *Polar Biol.*, 26: 474-485.
- Piatkowski, U., V. Hernández-García, & M. R. Clarke. 1998. On the biology of the European flying squid *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798)(Cephalopoda, Ommastrephidae) in the Central Eastern Atlantic. In: Payne, A. I. L., Lipinski, M. R., Clarke, M. R., Roeleveld, M. A. C. (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 20: 375-383.
- Piatkowski U., G. J. Pierce, & M. M. Cunha. 2001. Impact of the cephalopods in the food chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. *Fish. Res.*, 52: 5-10.
- Pierce G. J., V. D. Valavanis, A. Guerra, P. Jereb, L. J. M. Orsi-Relini, Bellido, I. Katara, U. Piatowski, J. Pereira, E. Balguerías, I. Sobrino, E. Lefkaditou, J. Wang, M. Santurtun, P. R. Boyle, L. C. Hastie, C. D. MacLeod, J. M. Smith, M. Viana, A. F. González & A. F. Zuur. 2008. A review of cephalopod-environmental interactions in European Seas. *Hydrobiologia*, 612: 49-70.
- Pierce G. J., L. Allcock, I. Bruno, P. Bustamante, A. González, A. Guerra, P. Jereb, E. Lefkaditou, S. Malham, A. Moreno, J. Pereira, U. Piatkowski, M. Rasero, P. Sánchez, M. B. Santos, M. Santurtún, S. Seixas, I. Sobrino & R. Villanueva. 2010. Cephalopod biology and fisheries in Europe. ICES Cooperative Research Report 303, 175p.
- Piola R. A., E. J. D. Campos J. R. Moller, M. Charo, & C. Martinez, 2010. Subtropical shelf front off Eastern South America. *J. Geophysical Res.*, 105: 6565-6578.
- Ponomaryova L. A., & A. S. Suslyayev. 1980. On the movement of some planktonic organisms. *Oceanology*. 20(2): 301-305.
- Portela J. M., R. Vilela & M. Sacau. 2006. Pesquerías de la flota gallega en el Atlántico Sudoccidental: descripción, problemática y perspectivas. Boletín del Instituto de Estudios Vigueses. 12: 1-17.
- Portela J. M., G. J. Pierce, J. L. del Río, M. Sacau, T. Patrocinio & R. Vilela. 2010.

- Preliminary description of the overlap between squid fisheries and VMEs on the high seas of the Patagonian Shelf. *Fish. Res.*, 106: 229-238.
- Quetglas A., F. Alemany, A. Carbonella, P. Merella, & P. Sánchez, 1998. Some aspects of the biology of *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Balearic Sea (Western Mediterranean). *Sci. Mar.*, 62(1-2): 73-82.
- Quetglas A., F. Alemany, A. Carbonell, P. Merella, & P. Sánchez. 1999. Diet of the European flying squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Balearic Sea (western Mediterranean). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 79: 479-486.
- Quetglas A., & B. Morales-Nin. 2004. Age and grow of the ommastrephid squid *Todarodes sagittatus* from the western Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 84: 421-426.
- Rasero M., A. F. González, B. G. Castro & A. Guerra. 1996. Predatory relationships of two sympatric squid *Todaropsis eblanae* and *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Galician waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 76, 73-87.
- Reid J. L., R. A. Schwaetzlose & D. M. Brown. 1963. Direct measurement of a small surface eddy off Northern Baja California. *J. Mar. Res.*, 21: 205-218.
- Reynolds R.W., N.A. Rayner, T.M. Smith, D.C. Stokes, & W. Wang, 2002: An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. *Journal of Climate*, 16:1609-1625; adquirida en el sitio <ftp://ftp.cdc.noaa.gov/Datasets/noaa.oisst.v2/sst.mnmean.nc>
- Rinaldi S. 1994. Season and chaos in ecosystems. *Research Report. IIASA*. 12 pp.
- Rivas A. L., A. I. Dogliotti & D. A. Galiardini. 2006. Seasonal variability in satellite-measured surface chlorophyll in the Patagonian Shelf. *Cont. Shelf Res.*, 26: 703-720.
- Robinson C. J., J. Gómez-Gutierrez & D. A. Salas de León. 2013. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll *a* (1998-2012). *Fish. Res.*, 137: 97-103.
- Roden I. 1971. Aspect of transition zone in the Northeastern Pacific. *J. Geophys. Res.*, 5: 3462-3475.
- Rodhouse P. G., C. Symon, & E. M. C. Hatfield. 1992. Early life cycle of cephalopods in relation to the major oceanographic features of the southwest Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 183-195.
- Rodhouse P. G., & Ch. M. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 351: 1003-1022.
- Rosas-Aloya J., A. Hernandez-Herrera, F. Galván-Magaña, L. Abitia-Cárdenas & A. Muhlia-Melo. 2002. Diet composition of salifish (*Istiophorus platypterus*) from the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.*, 57(2): 185-195.

- Rosas-Luis R.- 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) D'Orbigny, 1835 en la costa occidental de la península de Baja California. Master Thesis. CIBNOR, México. 1-67.
- Rosas-Luis R. 2012. Calamares dominan el océano y los mares mexicanos. *Biodiversitas*, 100: 11-16
- Rosas-Luis R., C. A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. del Monte-Luna & M. V. Morales-Zárate. 2008. Importance of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol. Model.*, 218: 149-161.
- Rosas-Luis R., R. Tafur-Jiménez, A. R. Alegre-Norza, P. R. Castillo-Valderrama, R. M. Cornejo-Urbina, C. A. Salinas-Zavala & P. Sánchez. 2011. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current system off Peru. *Sci. Mar.*, 75(3): 549-557.
- Rosecchi E., D. M. Tracey, & W. R. Webber. 1988. Diet of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae) on the Challenger Plateau, New Zealand. *Mar. Biol.*, 99:293-306.
- Roy C. & Ch. Reaso. 2001. ENSO related modulation of coastal upwelling in the eastern Atlantic. *Progr. Oceanogr.*, 49; 245-255.
- Ruiz-Cooley R., U. Markaida, D. Gendron & S. Aguiñiga.- 2006. Stable isotopes in jumbo squid *Dosidicus gigas* beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86: 437-445.
- Sabatès A., J. M. Gili & F. Pagès. 1989. Relationship between zooplankton distribution, geographic characteristics and hydrographic patterns off the Catalan coasts (Western Mediterranean). *Mar. Biol.*, 103: 153-159.
- Sabatini M. E. & G. L Alvarez-Colombo. 2001. Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinean shelf off Southern Patagonia (45°-55°S). *Sci. Mar.*, 65 (1): 21-31.
- Sabatini M., R. Reta & R. Matano. 2004. Circulation and zooplankton biomass distribution over the southern Patagonian shelf during later summer. *Cont. Shelf Res.*, 24: 1359-1373.
- Salat, J., M.A. Garcia, A. Cruzado, A. Palanques, L. Arín, D. Gomis, J. Guillén, A. León, J. Puigdefàbregas, J. Sospedra & Z.R. Velázquez. 2002. Seasonal changes of water mass structure and shelf slope exchanges at the Ebro Shelf (NW Mediterranean). *Cont. Shelf Res.*, 22: 327-348.
- Salat J. & J. Pascual. 2007. Climatological trends from 32 years of observations at Léstartit station, near the Catalan coast (NW Mediterranean). *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 38: 196.

- Salat J., M. Emelianov & J. L. López-Jurado. 2007. Atypical western Mediterranean deep water formation during Winter 2005. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 38: 197.
- Salinas-Zavala C. A., G. Bazzino-Ferrari, S. Camarillo-Coop, R. Rosas-Luis, A. Mejía-Rebollo and J. E. Ramos-Castillejos. 2010. El calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835). En: G. Gaxiola-Castro and R. Durazo (Edit). 2010. Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007. Diez años de investigaciones mexicanas de la corriente de California. 501p.
- Salman A. 2004. The role of cephalopods in the diet of swordfish (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Bull. Mar. Sci.*, 74(1): 21-29.
- Salman A., & F. S. Karakulak. 2009. Cephalopods in the diet of albacore, *Thunnus alalunga*, from the eastern Mediterranean. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 89(3): 635-640.
- Sánchez P. 1982. Régimen alimentario de *Illex coindetii* (Verany, 1837) en el mar Catalán. *Inv. Pesq.*, 46(3), 443-449.
- Sánchez, P. 1982a. Algunos aspectos biológicos de la pota (*Todarodes sagittatus* Lamarck) de las aguas de Namibia. *Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish.* 9(2), 319-322.
- Sanchez P. 2003. Cephalopods from off the pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Sci. Mar.* 67(1): 81-90.
- Sánchez P., A. F. González, P. Jereb, VV. Laptikhovsky, K. M. Mangold, Ch. M. Nigmatullin, & S. Ragonese. 1998. *Illex coindetii*. In: Rodhouse P. G., E. G. Dawe and R. K. O'Dor (Eds). Squid recruitmen dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. *FAO Fisheries Technical Paper*, 376: 59-76.
- Santos M. B., M. R. Clarke, & G. J. Pierce. 2001. Assesing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. *Fish. Res.*, 52: 121-139.
- Santos R. A., & M. Haimovici. 1997. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fish. Res.*, 33: 139-147.
- Santos R. A., & M. Haimovici. 2000. The Argentine short-finned squid *Illex argentinus* in the food webs of southern Brazil. *Sarsia*. 85: 49-60.
- Santos R. A., & M. Haimovici. 2002. Cephalopods in the trophic relations off Southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.*, 71(2): 753-770.
- Sars G. O., 1899. An account of the Crustacea of Norway: Isopoda. The Bergan Museum. 270 p.
- Sato T. 1976. Results of exploratory fishing for *Dosidicus gigas* (D'orbigny) off California and Mexico. Rep. 1976. Jap. Mar. Fish. Resour, Res. Cent., Tokyo, 1976. 7pp.

Schetinnikov A. S. 1986. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) and its variation during night pp. 132-142 In: Resursy i perspektivy ispol'zovaniia kal'marov mirovogo okeana : sbornik nauchnykh trudov / [redaktsionnaia kollegiia: B. G. Ivanov (otv. red.) (i dr.)]. Moskva : [VNIRO], 1986.

Schetinnikov A. S. 1989. Food spectrum of the squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. *Zool. Zhurnal*, 68 (7): 28-39

Simmonds J., & MacLennan D. 2005. *Fisheries Acoustics. Theory and practices*. 2nd Ed. Chapman and Hall. 325p.

Smale M. J., G. Watson & T. Hecht. 1995. Otolith atlas of southern African Marine Fishes. *Ichthyological Monographs*, 1. 253 p.

Smith P. & G. Moser. 1988. CALCOFI time series: an overview of fishes. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 29:66–78.

Soule M. A., I. Hampton & M. R. Lipinski.- 2010. Estimating the target strength of live, free-swimming chokka squid *Loligo reynaudii* at 38 and 120 kHz. *ICES J. Mar. Sci.*, 67: 1381-1391.

Staaf D. J., L. D. Zeidberg & W. F. Gilly. 2011. Effects of temperature on embryonic development of the Humboldt squid *Dosidicus gigas*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 441: 165-175.

Storch H. V. & F. W. Zwiers. 1999. *Statistical analysis in climate research*. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.

Sverdrup H. U. & R. H. Fleming. 1941. The waters off southern California March to July 1937. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif., La Jolla*, 4: 261-378.

Sverdrup H., M. Johnson & R. Fleming. 1942. *The Oceans, Their Physics, Chemistry and General Biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. N.J., 1087 p.

Taylor M. H., M. Wolff, F. Vadas & C. Yamashiro. 2008. Trophic and environmental drivers of the Sechura Bay Ecosystem (Peru) over an ENSO cycle. *Helgoland Mar. Res.*, 62, 1, 15-32.

Torres G. 2005. Áreas de mayor productividad biológica (clorofila "a") en el Pacifico Ecuatorial (82°W-92°W) durante 1988-1999 y su relación con eventos El NIÑO. *Acta Oceanogr Pacifico*, 13(1): 23-35.

Tranter D. J. 1959. A method for determining zooplankton volumes. *J. Conseil*, 25: 272-278.

Tuset V. M., A. Lombarte, & C. A. Assis. 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Sci. Mar.*, 72(S1): 7-198.

- Ulloa P., M. Fuentealba & V. Ruiz. 2006. Hábitos alimentarios de *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Teuthoidea) frente a la costa centro-sur de Chile. *Revista de Historia Natural*. 79: 475-479.
- Velásquez Z.R. 1997. El fitoplancton en el Mediterráneo Noroccidental. Ph.D. thesis, Univ. Politècnica de Catalunya, pp 258.
- Vélez-Muñoz H. S. 1981. Análisis cuantitativo de la variabilidad estacional y espacial de las masas de agua de 0 a 500 m en la región de la Corriente de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California. Escuela Superior de Ciencias Marinas. Ensenada Baja California. 131 pp.
- Villasante S. & R. Sumaila. 2010. Linking environmental economics, game theory and fisheries: An estimation of the economic benefits to sharing the *Illex argentinus* fishery in the Patagonian marine ecosystem. Paper presented at the Annual Bank Conference on Development Economics (ABCDE) - Sweden. Development Challenges in a Post-Crisis World May 30th- June 2nd, 2010.
- Waluda C. M., P. G. Rodhouse, G. P. Podestá, P. N. Trathan & G. J. Pierce. 2001. Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability. *Mar. Biol.*, 139: 671-679.
- Waluda, C. M., P. N. Trathan & P. G. Rodhouse. 2004. Synchronicity in southern hemisphere squid stocks and the influence of the Southern Oscillation and Tran Polar Index. *Fis. Oceanogr.*, 13(4): 255-266.
- Waluda C. M., C. Yamashiro & P. G. Rodhouse. 2006. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: An analysis of remotely sensed data. *Fish. Res.*, 79: 56-63.
- Waluda C. M., Griffiths, H. J., Rodhouse, P. G., 2008. Remotely sensed spatial dynamics of the *Illex argentinus* fishery, Southwest Atlantic. *Fish. Res.*, 91: 196-202.
- West JA & M. J. Imber. 1986. Some foods of Buller's mollyhawk *Diomedea bulleri*. *NZ J. Zool.* 13:169-174.
- Winder M. & D. E. Schindler. 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, 85(8): 2100-2106.
- Wolff G. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. *NOAA-NMFS Tech. Rep.*, 17: 1-50.
- Wolter K. 1986. The Southern Oscillation in surface circulation and climate over the tropical Atlantic Eastern Pacific, and Indian Oceans as captured by cluster analysis. *J. Clim. Appl. Meteorol.*, 26: 540-558.

Xavier J. C. & Y. Cherel. 2009. Cephalopod beak guide for the Southern Ocean. British Antarctic Survey, Cambridge, UK. 129 p.

Yamashiro C., L. Mariategui, J. Rubio, J. Arguelles, R. Tafur, A. Taípe & M. Rabí.- 1998. Jumbo flying squid fishery in Peru. In: Okutani, T. (Ed.). *Large Pelagic Squids*. Japan Marine Fishery Resources Research Centre, Tokyo. 119–125.

Zariquiey-Alvarez R., 1986. Crustaceos Decápodos Ibéricos. *Investigación Pesquera*, 32, 510 p.

California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations data series. Available at: <http://calcofi.org/data.html>. Last accessed 8 May 2012

Annual Fisheries Report Mexico. Available at: http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca. Last accessed 8 May 2012

Subagency of Fisheries and Aquaculture MAGyP Argentina. Available at: <http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/pesca>. Last accessed 16 May 2012

ANEXO 1

ABREVIATURAS

°C: Grados centígrados

ANOVA: Análisis de Varianza

APE: Agua del Pacífico Ecuatorial

ASP: Agua Subártica del Pacífico

AStS Agua Subtropical Superficial

Atr: Agua de Transición

CALAOCEAN: Proyecto Cultivo larvario de calamares oceánicos

CalCOFI: California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (Investigaciones cooperativas Oceanográficas y Pesqueras de California)

CC: Corriente de California

CE: Corriente del Ecuador

CH: Corriente de Humboldt

CIBNOR: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.

CICESE: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

Cl *a*: Clorofila *a*

CONACyT: Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología

CU: Contra Corriente Subsuperficial

FAO: Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura

FO: Frecuencia de ocurrencia

IC: Contra Corriente Costera

ICM: Instituto de Ciencias del Mar

IIR: Índice de Importancia Relativa

IMARPE: Instituto del Mar del Perú

IMECOCAL: Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California

LM: Longitud del manto

MAGyP: Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca

NCCIB: Programa de Interpolación de datos satelitales de TSM

RLM: Regresión Lineal Múltiple

S: Salinidad

SCC: Sistema de Corriente de California

CSIC: Consejo Superior de Investigaciones Científicas

TSM: Temperatura Superficial del Mar

UABC: Universidad Autónoma de Baja California

ups: Unidades porcentuales de sal

Zoo: Zooplancton

ENGLISH ABBREVIATIONS

°S: Degrees South

ANOVA: Analysis of Variance

BC: Brazilian Current

BFC: Brazil/Flaklands/Malvinas Confluence

BW: Body Weight

CalCOFI: California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations

Cla, Chl: Chlorophyll a

FC: Falklands/Malvinas Current

FO: Frequency of Occurrence

FWI: Fullness Weight Index

IRI: Importance Relative Index

ML: Mantle Length

MLR: Multiple Linear Regression

NWMediterranean: North West Mediterranean

SCW: Stomach Content Weight

SOI: Southern Oscillation Index

SST: Sea Surface Temperature

Zoo: Zooplankton

ANEXO 2:

Listado de especies

Género y especie

Abraliopsis affinis
Anchilomera blossevillei
Ancistroteuthis lichtensteinii
Aptenodytes patagonicus
Architeuthis dux
Arctozenus risso
Argentina sp.
Ariomma sp.
Aristeus antennatus
Bathyteuthis sp.
Benthoosema glaciale
Carcharhinus falciformis
Cerastocopelus maderensis
Chauliodus sloani
Coelorinchus sp.
Diogenichthys laternatus
Diomedea bulleri
Diomedea epomophora
Diomedea exulans
Doryteuthis gahi
Dosidicus gigas
Engraulis mordax
Eudytes chrysocome
Eudytes pachyrhynchus
Eudiptula minor
Euphausia lucens
Euphausia sp.
Evermannella balbo
Globicephalus melaena
Gnatie maxillaris
Gonatus sp.
Gymnoscopelus nicholsi
Histioteuthis reversa
Histioteuthis sp.
Hoplostethus atlanticus
Hyale sp.
Illex argentinus
Illex coindetii
Illex illecebrosus
Istiophorus platypterus
Kondakovia longimana
Lampanyctus pusillus

Género y especie

Micromesistius poutassou
Mirounga leonina
Mullus barbatus
Munida gregaria
Munida intermedia
Munida spinosa
Munida subrugosa
Myctophum nitidulum
Myctophum punctatum
Nansenia sp.
Notophycis marginata
Notoscopelus elongatus
Nototodarus sloanii
Nyctiphanes sp.
Ommastrephes bartramii
Onychoteuthis banksii
Onykia ingens
Onykia robusta
Onykia sp.
Paranotothenia microlepidota
Parapeneus longirostris
Pasiphaea multidentata
Pasiphaea sivado
Pasiphaea spp.
Phronima sedentaria
Phrosina semilunata
Physeter macrocephalus
Plesionika acanthonatus
Plesionika heterocarpus
Plesionika martia
Plesionika sp.
Plesionika spp.
Pleuroncodes planipes
Primmo sp.
Protomyctophum sp.
Sagitta elegans
Salilota australis
Sardinops caeruleus
Scomber japonicus
Sphyrna lewini
Stenopleura atlantica
Symphodus cinereus

Lampris immaculatus
Lestidiops sp.
Loligo forbesii
Loligo reynaudii
Macroronus novaezelandiae
Makaira mazara
Martyalia hyadesi
Maurolicus muelleri
Megadyptes antipodes
Meganyctiphanes norvegica
Merluccius merluccius
Merluccius sp.
Mesonychoteuthis hamiltoni
Micromesistius australis

Symphodus mediterraneus
Taningia danae
Tetrapturus audax
Themisto gaudichaudi
Thysanoessa sp.
Thysanopoda sp.
Thysanoteuthis rhombus
Todarodes pacificus
Todarodes sagittatus
Todaropsis eblanae
Trachurus trachurus
Vibilia sp.
Vinciguerria lucetia
Vinciguerria nimbaria

ANEXO 3:

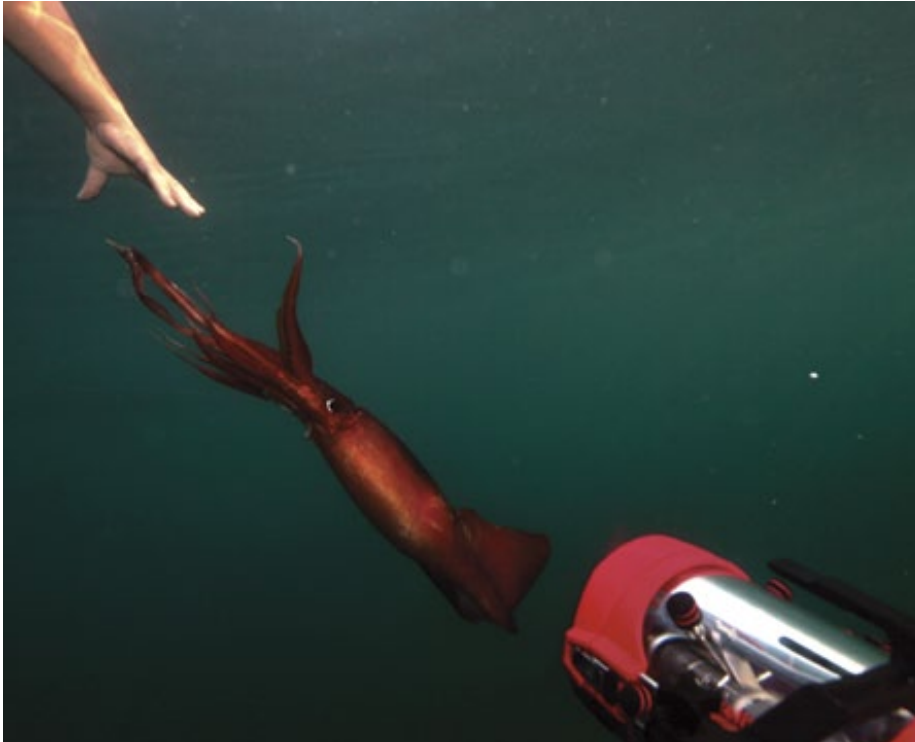
PUBLICACIONES

Citar como:

Rosas Luis, R. 2012. Calamares dominan el oceano y los mares mexicanos. CONABIO. Biodiversitas, 101:11-16

CALAMARES DOMINAN EL OCÉANO y los mares mexicanos

RIGOBERTO ROSAS LUIS*



Buceo con el Demonio
rojo del Golfo de
California.

Foto: © Carlos Aguilera Calderón

Los registros históricos sobre la presencia de calamares en aguas oceánicas se remontan a la época de los exploradores escandinavos y griegos del primer tercio del siglo XVI, quienes describían a monstruos marinos que emergían a la superficie y devoraban los navíos y su tripulación. Con el paso de los años estos monstruos marinos fueron siendo descritos como animales de cuerpos alargados, como serpientes, que asomaban su cabeza y nadaban a gran velocidad. Estas características sólo se pueden apreciar si se observa de cerca la morfología de los calamares y los hábitats donde suelen encontrarse. Así, los ejemplares más grandes de este grupo de animales se hallan relacionados a zonas marinas de gran profundidad, por lo que no es de extrañar que los navíos guerreros de los antiguos griegos tuvieran encuentro con verdaderos calamares gigantes durante sus travesías por los océanos. En el pasado los calamares jugaron un papel importante en la regulación de los ecosistemas

marinos ya que fueron depredadores activos de los grandes peces e invertebrados y sirvieron de alimento a los grandes depredadores, como el mayor tiburón que ha existido *Carcharodon megalodon* y las grandes ballenas dentadas antecesores de los cachalotes actuales (Fig. 1). El fin del periodo de los monstruos marinos, que concluyó paralelamente a la desaparición de los dinosaurios, provocó que los calamares gigantes declinaran pero no que desaparecieran. Las suposiciones que se han planteado sobre el destino de estos ancestros de los calamares actuales se dirigen a una disminución en su talla en respuesta a los cambios ambientales y a la mengua de sus presas potenciales. Esta disminución de talla o gigantismo en estos organismos dio como resultado su diversificación en el océano, por lo que actualmente se puede encontrar un digno representante de estos calamares gigantes ancestrales en prácticamente cualquier ambiente marino.

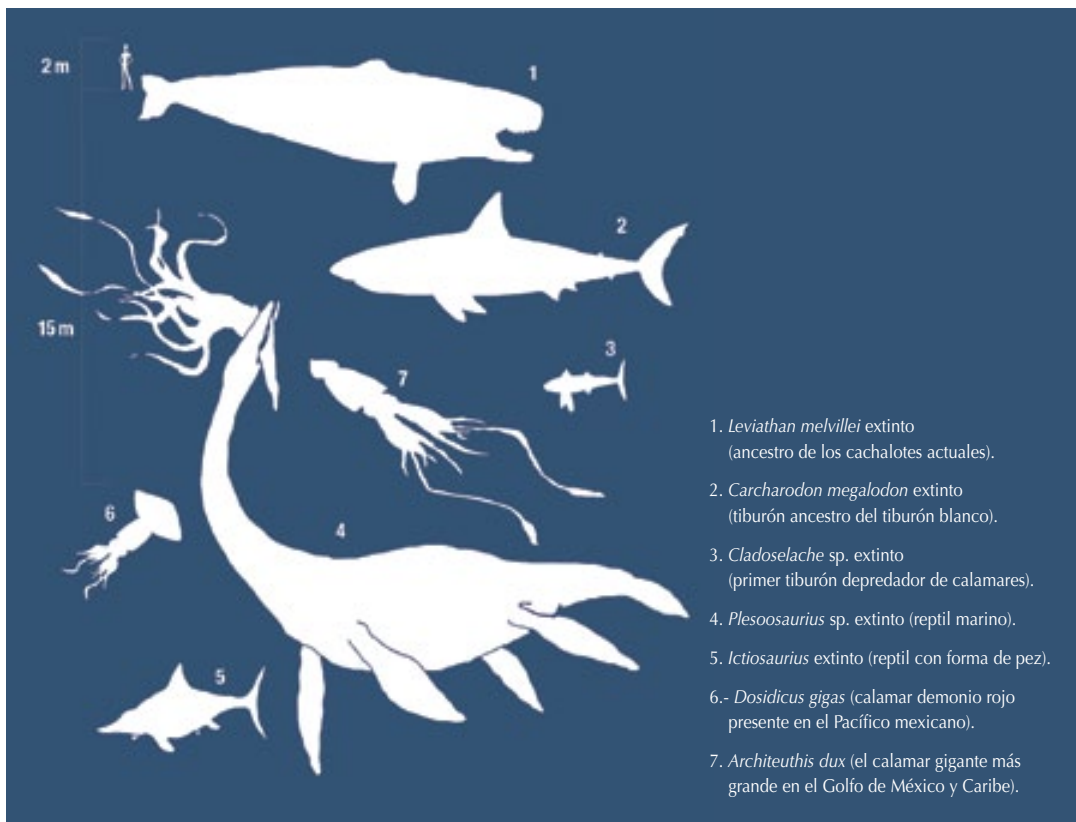


Figura 1. Depredadores gigantes de los océanos.

Edición: © Rigoberto Rosas Luis

La forma adecuada para un medio marino peligroso

Que los calamares sean organismos marinos exitosos se debe principalmente a su forma hidrodinámica y que acortaron su tiempo de maduración sexual, lo que les permitió incrementar su supervivencia individual. La morfología de estos organismos los distingue del resto del reino animal y de sus competidores oceánicos. Si se pidiera a una persona que describiera a un calamar, lo primero que vendría a la mente serían los misiles y torpedos utilizados en la guerra, ya que esta forma tubular terminada en punta es la mejor para abrirse paso entre cualquier obstáculo. En el medio marino la figura de torpedo en los calamares les permite desplazarse con rapidez y a grandes distancias al romper fácilmente con la fricción del agua, sin embargo, no sería del todo adecuada sin un motor que propulsase al torpedo. El modo en que los calamares solucionaron este problema fue el desarrollo de la propulsión a chorro. Dentro de su cuerpo el calamar guarda su mejor sistema de propulsión, absorbe agua y la arroja fuera por medio de un sifón logrando así escapar a cualquier depredador potencial.

La propulsión a chorro y la forma hidrodinámica del calamar son dos de las mejores adaptaciones que la naturaleza ha mantenido y esto se demuestra por su gran eficacia en el medio marino y la razón por la cual los calamares no han modificado su forma en su historia evolutiva desde su aparición en el Devónico

(el fósil de calamar más antiguo que se tiene registrado es del periodo Jurásico hace 196.5 millones de años). Los grandes representantes de los calamares en el pasado y los actuales comparten entre sí estas características. La figura 2 indica cómo la morfología de estos organismos se ha mantenido y sólo ha variado en lo que se refiere a la talla de los ejemplares y en el largo de los brazos y tentáculos.

Calamares alrededor del mundo

Existen más de 300 especies de calamares del orden Teuthida, que corresponden a 28 familias en el océano y los encontramos distribuidos en todas las latitudes y en todos los ambientes marinos registrados. Desde las aguas más frías de las zonas polares hasta las más cálidas del ecuador, y desde las zonas más oscuras abisales hasta la capa más superficial de la columna de agua. La amplitud en el rango de distribución de estos organismos y la tolerancia a los cambios ambientales que representa esta distribución demuestran su grado de adaptabilidad.

Alrededor de la década de 1970 los calamares eran considerados como organismos secundarios y de poca relevancia en las investigaciones marinas, ya que no representaban impacto en las pesquerías o en los censos de la vida marina (Fig. 3). Sin embargo sí eran importantes para los estudiosos de los grandes mamíferos marinos, pues se observó que una gran

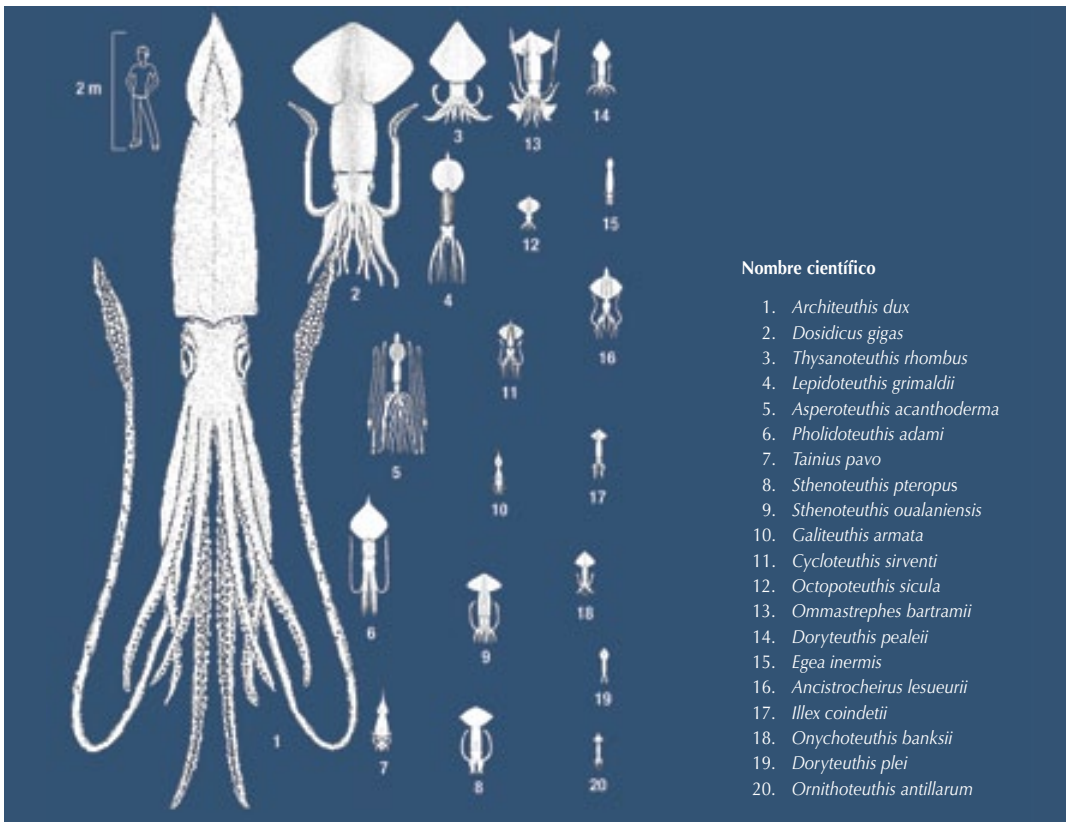


Figura 2. Calamares de más de 30 cm de longitud del manto presentes en las aguas de los mares mexicanos.

Edición: © Rigoberto Rosas Luis

cantidad de calamares eran devorados por las ballenas dentadas. Así, Clarke y colaboradores en 1992 y 1993, en las aguas del Pacífico Sur ya advertían el papel importante de los calamares en las tramas tróficas de estos ecosistemas y dentro del Golfo de California, Diane Gendron encontraba una relación directa entre la presencia de cachalotes y la abundancia de calamares. A partir de 1980, cuando las poblaciones de

los principales recursos pesqueros y de los grandes depredadores experimentan un declive importante, los calamares comienzan a ser reconocidos en la investigación de los océanos. Desde esa fecha los reportes de avistamiento de calamares en todo el planeta se incrementan y en las regiones pesqueras como México, Perú, Argentina, Sudáfrica y el Mar Mediterráneo se reportan capturas altas (Fig. 3).

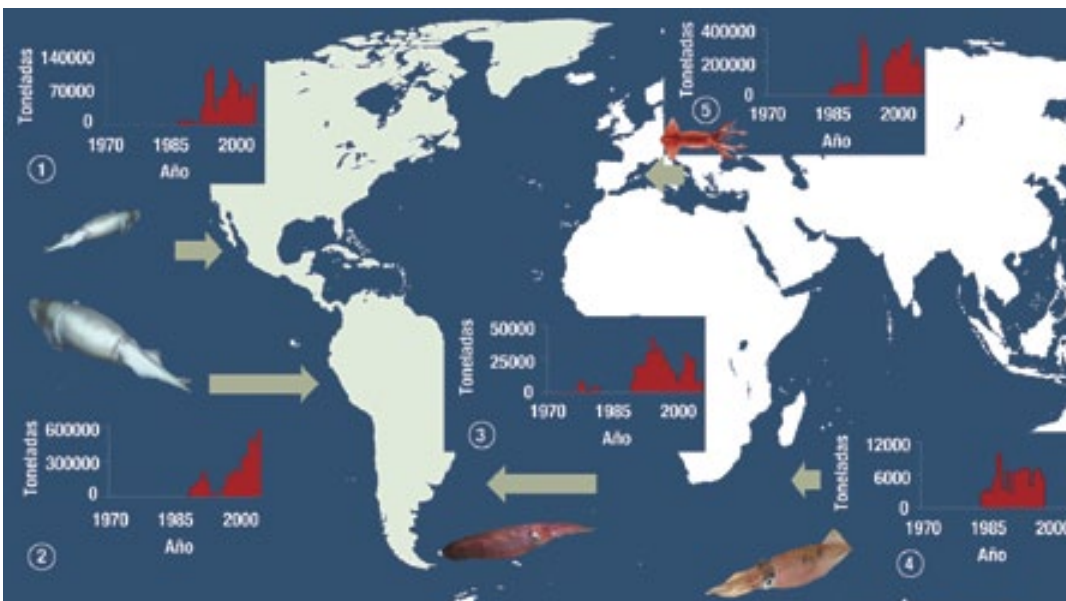


Figura 3. Evolución de las principales pesquerías de calamares

- 1 y 2. Océano Pacífico Americano: pesca de calamar gigante
3. Océano Atlántico Sur: pesca de calamar argentino
4. Océano Índico: pesca de calamar africano
5. Mar Catalán Mediterráneo: pesca de calamar *Illex*

Nota: elaboración a partir de datos propios:
© Rigoberto Rosas Luis

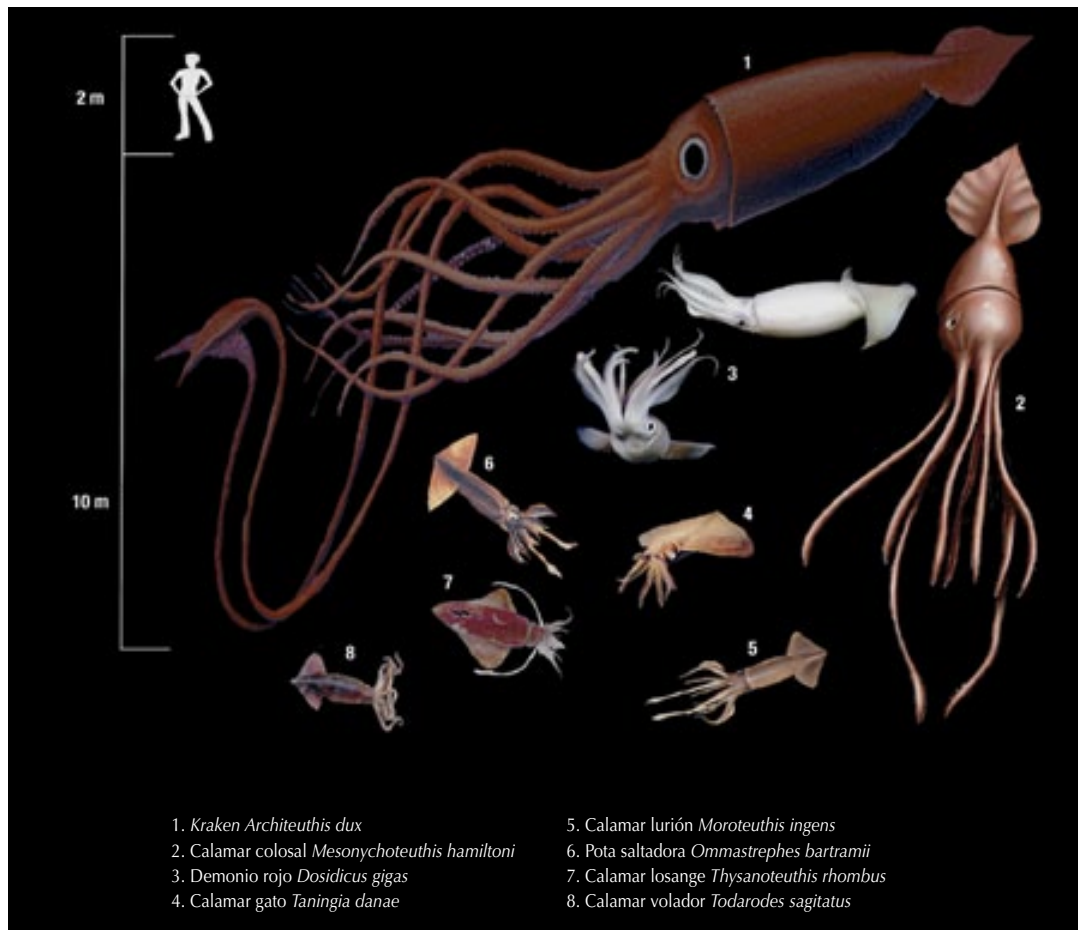


Figura 4. Calamares colosales de los océanos.
Edición: © Rigoberto Rosas Luis

1. Kraken *Architeuthis dux*
2. Calamar colosal *Mesonychoteuthis hamiltoni*
3. Demonio rojo *Dosidicus gigas*
4. Calamar gato *Taningia danae*
5. Calamar lurión *Moroteuthis ingens*
6. Pota saltadora *Ommastrephes bartramii*
7. Calamar losange *Thysanoteuthis rhombus*
8. Calamar volador *Todarodes sagittatus*

El interés por los calamares a nivel global fue reforzado con la aparición de ejemplares de diferentes formas y sobre todo de tallas. El calamar gigante más grande registrado fue uno de la especie *Architeuthis dux* (Kraken), con una longitud total de 22 metros, en las aguas del océano Atlántico. Sin embargo éste no es el único representante gigante en las aguas oceánicas, existen al menos 11 especies más de calamares gigantes entre las que se encuentran *Mesonychoteuthis hamiltoni* (9 m), *Moroteuthis robusta* (5 m), *Dosidicus gigas* (5 m), *Ommastrephes bartramii*, *Taningia danae*, *Moroteuthis ingens*, *Kondakovia longimana*, *Thysanoteuthis rhombus* y *Onykia* sp. (2 m), *Todarodes sagittatus* (1.5 m). Estas especies de calamares se encuentran en todos los ambientes marinos conocidos y su presencia y abundancia se consideran como herramientas para entender la evolución del ecosistema y el futuro de los océanos (Fig. 4).

Calamares de las aguas mexicanas

Entre las funciones de los calamares en los océanos se distingue la de regular las poblaciones de peces y crustáceos y la de transmitir energía de un nivel trófico bajo a los niveles altos, donde están los grandes tiburones y las ballenas dentadas. Cuando en el eco-

sistema se encuentra el grupo de calamares en los niveles tróficos medios, se alimentan de una gran cantidad de peces, crustáceos y moluscos y a su vez son parte importante en la dieta de los grandes mamíferos marinos, tiburones y aves. Esta particularidad de los calamares es la primordial para entender que en las aguas de los mares mexicanos los calamares iniciaron un proceso de colonización, expansión y crecimiento que los ha colocado como uno de los grupos más importantes de nuestros ecosistemas.

En las aguas de los mares mexicanos existen 79 especies de calamares de las más de 300 descritas y entre ellas dos de las más grandes que hayan existido en los océanos: el calamar gigante o demonio rojo (*Dosidicus gigas*) que habita el Golfo de California y el Pacífico Mexicano y el calamar gigante del océano Atlántico o Kraken (*Architeuthis dux*). Además, uno de los representantes más pequeños y que por nacimiento e historia de vida es mexicano: el calamar *Pickfordiateuthis vossi* de tan sólo dos centímetros (únicamente habita en el Golfo de California y en la costa occidental de la Península de Baja California). Por su parte, el más grande de estos calamares es el Kraken que puede alcanzar hasta los 22 metros de longitud total, mientras que el demonio rojo

del Golfo de California sólo llega a los 4.5 metros. Ambas especies son depredadores activos capaces de alimentarse de una gran cantidad de organismos, ya que no son selectivos en su alimentación, lo que los convierte en máquinas devoradoras del mar.

En México los calamares son especies de importancia comercial, sin embargo una ha logrado posicionarse como la principal y éste es el llamado demonio rojo. Su pesquería se inició en 1974 debido a la cercanía del recurso a la costa y fue inicialmente de tipo artesanal. Para 1977, sólo tres años después, se incorporaron buques japoneses y hacia 1978 la flota camaronera, lo que provocó un aumento en las capturas, que se incrementaron exponencialmente en la década de 1990 y hasta la fecha, pues se han estimado abundancias de más de 180 mil toneladas sólo para el Golfo de California. Otros calamares de importancia comercial en México son de menor talla como los calamares blancos del género *Loligunculla* spp. que no rebasan los 30 cm de longitud, pero que son siempre reportados en las pesquerías de los diferentes puertos pesqueros.

En México las pesquerías de los grandes peces oceánicos –como los atunes, pez espada, tiburones y, en el pasado, los mamíferos marinos– han provocado que estas especies se encuentren en estado crítico; y si a esto se suma la modificación de las características ambientales por el cambio climático, no es raro esperar que el resultado sea un océano prácticamente vacío. Sin embargo, a últimas fechas, se ha observado un resultado favorable en las poblaciones mexicanas de calamares, las cuales se han adaptado a estos cambios ambientales y por ausencia de depredación de los grandes peces, tiburones y mamíferos marinos, han logrado recuperar sus poblaciones e incrementar su biomasa y distribución. Esta recuperación es clave para el desarrollo del ecosistema, pues las especies depredadoras podrán utilizar estos recursos y regresar a un estado saludable en nuestros mares mexicanos.

Importancia de los calamares para los ecosistemas marinos

Por su abundancia y amplia distribución, los calamares del orden Teuthida están considerados como organismos importantes en términos ecológicos. Son presa de un gran número de especies de peces, mamíferos marinos, aves e incluso de ellos mismos, y como depredadores son organismos voraces capaces de atacar una gran variedad de presas. Esto provoca que los cambios en su abundancia influyan tanto en el tamaño como en la distribución de las poblaciones de sus depredadores y en el control del flujo de energía y biomasa en el ecosistema, debido a las interac-



Calamar gigante de las costas de Perú.

Foto: © Rigoberto Rosas Luis

ciones interespecíficas e intraespecíficas, que afectan la diversidad en el ecosistema marino.

A nivel mundial se ha observado que la población de depredadores tope (tiburones, ballenas dentadas y grandes peces pelágicos) está en declive y por ello sus presas calamares han incrementado y están expandiendo su distribución y biomasa, además de lograr un mayor tamaño. Esto ha provocado que en el ecosistema pelágico del océano el flujo de energía esté siendo regulado principalmente por estos nuevos depredadores (calamares). En este sentido se puede acentuar la importancia de los calamares en las redes tróficas de los océanos que, en las últimas dos décadas, han logrado posicionarse como los nuevos depredadores tope de los ecosistemas marinos.

Como punto final se ha dicho que los calamares y en especial los calamares gigantes pueden ser la punta de un iceberg que oculta graves lesiones a los ecosistemas y animales marinos, cuyas repercusiones ambientales, económicas y culturales son impredecibles (de acuerdo con Guerra y colaboradores). Si esto es así se puede afirmar que los calamares son animales emblemáticos y se les podría considerar como especies clave para el entendimiento de los procesos ambientales y de la evolución de nuestros océanos. Por lo que el estudio de sus hábitats y desarrollo de sus poblaciones nos brindarán una visión panorámica de la evolución de los ecosistemas marinos y en particular de los ecosistemas marinos mexicanos.



Demonio rojo
del Golfo de California
y potera de pesca.

Foto: © Carlos Aguilera Calderón

Agradecimientos

El presente trabajo se desprende de la tesis de doctorado del autor que es apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. Doctorado en Ciencias del Mar en la Universitat de Barcelona y el Institut de Ciències del Mar del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España.

Bibliografía

- Caddy, J.F., y P.G. Rodhouse. 1998. "Cephalopod and Groundfish Landings: Evidence for Ecological Change in Global Fisheries?", en *Fish Biology and Fisheries* 8:431-444.
- Clarke, R., O. Paliza y A. Aguayo. 1992. "La pesca en desarrollo del calamar de la corriente de Humbolt *Dosidicus gigas* y la recuperación de la existencia del cachalote *Physeter catodon* en el Pacífico Sureste", en *Resúmenes del X Congreso Nacional de Biología*. Lima, 2-7 de agosto.
- Clarke, R., O. Paliza y A. Aguayo. 1993. "Riesgo para la recuperación de la existencia de cachalotes en el Pacífico Sureste debido al desarrollo de la pesca de la pota", en *Boletín de Lima* 85:73-78.
- Diehl, S. 1992. "Fish Predation and Benthic Community Structure: The Role of Omnivory and Habitat Complexity", en *Ecology* 73 (5):1646-1661.
- Ehrhardt, N.M., A. Solís, P. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, G. Gonzáles y F. García. 1986. "Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980", en *Ciencia Pesquera* 5:63-76.
- Guerra, A. 2006. "Estrategias evolutivas de los cefalópodos", en *Investigación y Ciencia*, 50-59.
- Guerra, A., A.F. González, F. Rocha, J. Gracia y L. Laria (eds). 2006. *Enigmas de la ciencia: el calamar gigante*. Instituto de Investigaciones Marinas. Vigo.
- Klett, A. 1996. "Pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas*", en M. Casas Valdez y G. Ponce Díaz. *Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur*. SEMARNAP/Gobierno del Estado de Baja California, La Paz, pp. 127-151.
- Rosas Luis, R., C. Salinas Zavala, V. Koch, P. del Monte Luna y V. Morales Zárte. 2008. "Importance of Jumbo Squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the Pelagic Ecosystem of the Central Gulf of California", en *Ecological Modelling* 218:149-161.
- Rosas Luis, R., R. Tafur Jimenez, A.R. Alegre Norza, P.R. Castillo Valderrama, R.M. Cornejo Urbina, C.A. Salinas Zavala y P. Sánchez. 2010. "Trophic Relationships Between the Jumbo Squid (*Dosidicus gigas*) and the Lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru", en *Scientia Marina* 75(3):549-557.
- Sambily, Jr. 1993. "Proximate Analysis of Selected Organisms Important for Constructing Trophic Models of Ecosystems", en V. Christensen y D. Pauly (eds.). *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, pp 353-355.
- Zuev, V., y K. Nesis. 1971. "Squid (Biology and Fishing)", en Michael J. Sweeney (comp.). 2003. *Selected English Translations of Publications on Cephalopods*. Smithsonian Institution Libraries, Washington, D.C.

* Institut de Ciències del Mar CSIC, Barcelona, España;
rigoberto@icm.csic.es riroluis@yahoo.com.mx

Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru

RIGOBERTO ROSAS-LUIS¹, RICARDO TAFUR-JIMENEZ², ANA R. ALEGRE-NORZA²,
PEDRO R. CASTILLO-VALDERRAMA², RODOLFO M. CORNEJO-URBINA³,
CESAR A. SALINAS-ZAVALA⁴ and PILAR SÁNCHEZ¹

¹ Instituto de Ciencias del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, 08003 Barcelona, Spain.
E-mail: rigoberto@icm.csic.es

² Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esquina Gamarra con General Valle s/n, Chucuito, Callao, Peru.

³ Programa de Doctorado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160C, Concepción, Chile.

⁴ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Mar Bermejo 195, Colonia Playa, Palo de Santa Rita, La Paz B.C.S. México.

SUMMARY: Acoustic surveys for assessing the biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) were carried out in the Humboldt Current System of Peru in 2007 and 2008. At the same time, 937 jumbo squid were caught and their stomach contents analyzed. The diet of the jumbo squid was dominated by mesopelagic fish. The first component of their fish diet was *V. lucetia* and the second component was the myctophid fish *Diogenichthys laternatus*. Acoustic biomass estimates of these species show that *V. lucetia* is an important component in aggregative structures in the Humboldt Current System of Peru and its distribution and movements are closely related to the migratory movements of the jumbo squid. The trophic relationship observed between *D. gigas* and *V. lucetia* promotes an increase in jumbo squid biomass and, has a positive trophic effect on the ocean ecosystem.

Keywords: jumbo squid, *Dosidicus gigas*, *Vinciguerria lucetia*, trophic relationships, acoustic method, Humboldt Current.

RESUMEN: RELACIONES TRÓFICAS ENTRE EL CALAMAR GIGANTE *DOSIDICUS GIGAS* Y EL PEZ LUMINOSO *VINCIGUERRIA LUCETIA* EN EL SISTEMA DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT DE PERÚ. – La biomasa de calamar gigante *Dosidicus gigas* y el pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* se obtuvo a partir de detección acústica en la Corriente de Humboldt de Perú durante 2007 y 2008. Simultáneamente, 937 calamares fueron capturados y se les analizó el contenido estomacal. La dieta de *D. gigas* estuvo dominada por peces, siendo *V. lucetia* el principal componente y en segundo lugar el mictófido *Diogenichthys laturnatus*. A partir de la evaluación de la biomasa de ambas especies, estimada por el método acústico, se observó que *V. lucetia* es uno de los principales componentes en el sistema de la Corriente de Humboldt de Perú y sus patrones de distribución y movimientos espacio-temporal están fuertemente relacionados a los desplazamientos migratorios del calamar. Estas relaciones tróficas promueven un incremento de la biomasa de *D. gigas* que es resultado de un patrón similar en *V. lucetia*, lo que propicia un efecto trófico positivo en el ecosistema oceánico.

Palabras clave: calamar gigante, *Dosidicus gigas*, *Vinciguerria lucetia*, relaciones tróficas, método acústico, corriente de Humboldt.

INTRODUCTION

The jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) is a voracious predator that attacks a great va-

riety of prey, including fish, crustaceans and other invertebrates (Ehrhardt *et al.*, 1986, Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003, Markaida *et al.*, 2008). It is considered an important organism in the ecosystem due

to its voracity and its tendency not to feed selectively (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003). It has become an important commercial resource in the eastern Pacific Ocean. In Peru the jumbo squid fishery has been one of the most important fisheries since 1990 (Yamashiro *et al.*, 1998, Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003, Rosas-Luis *et al.*, 2008, Keyl *et al.*, 2008). This species feeds mainly at night, but there are reports of jumbo squid feeding during the day in the California Current System of Mexico (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003, Rosas-Luis *et al.*, 2008), and in the Humboldt Current System of Peru (Alegre-Norza, personal observations, 2010), which shows that the species carries out both vertical (Gilly *et al.*, 2006) and horizontal migrations (Markaida *et al.*, 2005).

In the Humboldt Current System of Peru, upwelling events on the coast result in high concentrations of primary and secondary production that are exploited by *D. gigas* and other species such as mesopelagic fish. A remarkable feature of mesopelagic fish, such as the lanternfish (Myctophidae) and lightfish (Phosichthyidae), is that they perform extensive vertical migrations and form dense patches. Vertical migration is one of the most widespread patterns of animal behaviour in mesopelagic zones (Frank and Widder, 2002), and influences the life histories of non-migrating and migrating fish and cephalopods (mainly the jumbo squid) and the feeding behaviour and spatial distribution patterns of predators (Konchina, 1983, Benoit-Bird and Au, 2002, Bertrand *et al.*, 2002). Aggregations, densities and the geographic distribution of species can be quantified and mapped by acoustic methods, such as sound scattering layers (Lapko and Ivanov, 1994, Luo *et al.*, 2000, Cornejo and Koppelman, 2006). This is very useful for estimating the abundance of marine organisms. Data from acoustic surveys can also provide biological information, such as spatial distribution patterns and migratory movements. These methods have therefore been used to study the predator-prey relationship when species are well discriminated (Miyashita *et al.*, 2004). For *D. gigas*, the acoustic method has been standardized and acoustic detection has frequently been used to estimate biomass in Mexico and Peru (Benoit-Bird *et al.*, 2008). However, acoustic detection of the lightfish (*Vinciguerria lucetia*, Garman, 1899) is always compared with trawls that are monitored and controlled by an acoustic net-recorder (Marchal and Lebourges, 1996, Cornejo and Koppelman, 2006).

Dosidicus gigas is an important commercial resource and like *V. lucetia*, it is important to marine ecology. *V. lucetia* is one of the most abundant species of mesopelagic fish in the eastern Pacific Ocean both in tropical and warm waters (Ahlstrom, 1968), and it has been reported in studies on the feeding habits of squid (Schetinnikov, 1986, Schetinnikov, 1989, Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003, Markaida, 2006, Rosas-Luis, 2007). Due to the abundance of *D. gigas*, its feeding behavior and its importance as a fishery resource, and also the dynamism and abundance of *V.*

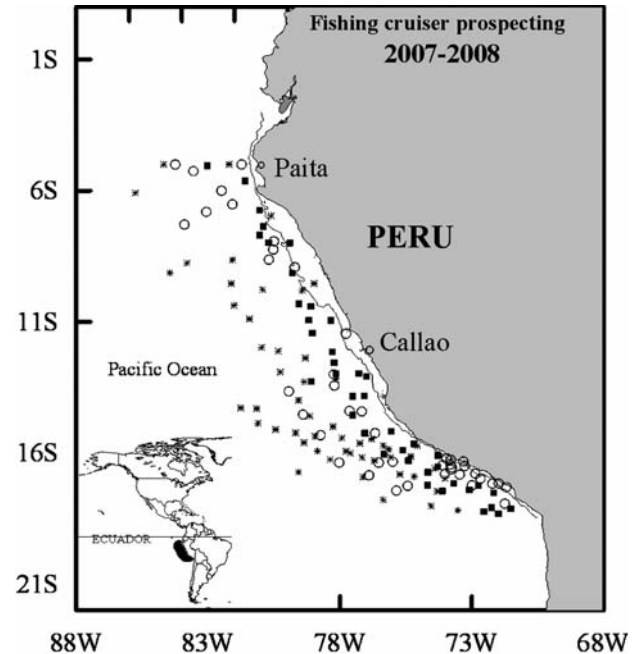


FIG. 1. – Pacific Ocean off Peru, principal area of jumbo squid fishing in the Humboldt Current System (Fishing cruiser prospecting: ◻, March 2007, * June-July 2008 and, ◦ November-December 2008).

lucetia, the objective of this study was to determine the trophic relationship between *D. gigas* and *V. lucetia* in the pelagic ecosystem in the southeast Pacific Ocean off Peru (Fig. 1), based on the data analysis of acoustic measurements, midwater trawl fishing and stomach content analyses in 2007 and 2008.

MATERIALS AND METHODS

Biological data

Three bio-acoustic surveys were carried out by the Instituto del Mar del Peru (IMARPE) aboard the BIC *Humboldt* and *José Olaya Balandra* in the Humboldt Current System off Peru in March (summer) of 2007 and June-July (autumn-winter) and November-December (spring) of 2008.

Jumbo squid were caught, measured and the stomach contents were sampled. Hard structures and tissues of fish, cephalopods and crustaceans were used to identify prey in 829 stomachs, while 108 stomachs were empty. The stomach contents were passed through a 500 μ mesh sieve in the Trophic Ecology Laboratory of IMARPE. Observations were made under a binocular microscope (60-120x) over a black and white background to aid identification.

Hard structures were identified by consulting the work of Fitch and Brownell (1968), and Garcia-Godos (2001) for fish, Wolff (1984) for cephalopods, Newell (1963) and Mendez (1981) for crustaceans and Alamo and Valdivieso (1987) for molluscs.

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. The

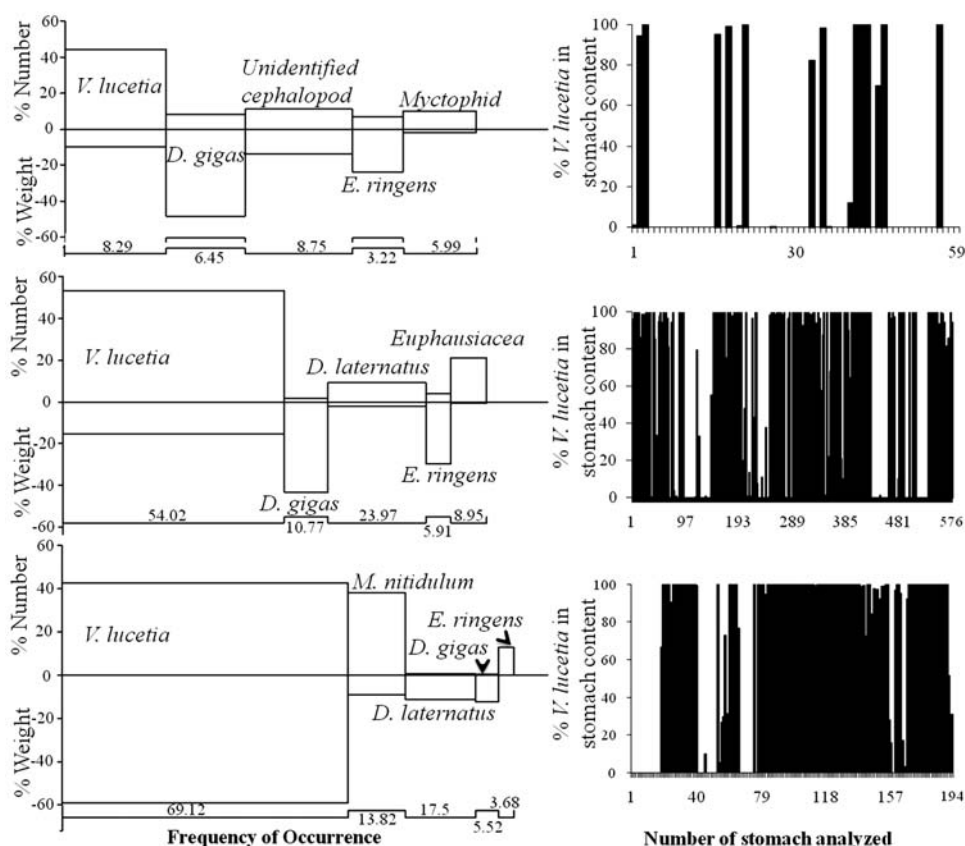


FIG. 2. – Left: Composition by percentage number (%N) and weight (%W)(vertical axis) and frequency of occurrence (%FO, horizontal axis) of the main prey found in the stomach contents of jumbo squid collected in the Humboldt Current System off Peru (March 2007, June-July 2008 and November-December 2008). Right: Percentage of *V. lucetia* found in the stomach contents of jumbo squid.

frequency of occurrence (%FO) was calculated as the percentage of jumbo squid that fed on a certain prey, the number (%N) was the number of individuals of a certain prey in relation to the total number of individual prey, and the weight (%W) was defined as the weight of a certain prey in relation to the total weight of all the prey (Cailliet, 1977).

Graphs of the index of relative importance (IRI) were plotted to illustrate the diet compositions obtained from scientific cruises (Pinkas *et al.*, 1971) (Fig. 2). The most important prey according to the IRI were included in the plots. $IRI = (\%N + \%W) * \%FO$.

Acoustic data

Acoustic data were collected with a Simrad EK60 dual frequency quantitative scientific echo sounder that consisted of split-beam transducers of 38 and 120 kHz mounted on the ship's hull, which were calibrated prior to the survey using standard procedures (Foote *et al.*, 1987). The data were processed with Echoview (Simmonds and MacLennan, 2005). The water column was investigated down to depths of 500 m. Figure 3 shows the acoustic survey area and the 11 parallel transect lines. Each transect line crossed the continental shelf to the oceanic zones (about 300 nautical miles from

the shore), where sea depths range from 5 to 500 m. A daytime survey (from 1 h after sunrise to 1 h before sunset) and a night-time survey (from 1 h after sunset to 1 h before sunrise) were conducted for each transect line within 24 h.

For mesopelagic fish, acoustic detection with a -70 dB threshold was applied to minimize bias due to noise or non-mesopelagic fish. With this threshold, the nautical-area-backscattering coefficients were recorded along survey tracks at georeferenced elementary distance sampling units of 1 nautical mile each. The result can be considered to represent the biomass of mesopelagic fish (Bertrand *et al.*, 1999, MacLennan *et al.*, 2002). Sometimes several species were found in mixed concentrations so that the marks on the echogram from each species could not be distinguished. The echogram shows that the echo-integrals can provide data about a group of mixed species as one category, but not about the individual species. However, it is possible to make further divisions to species level by referencing the composition of the trawl catches (Nakken and Dommasnes, 1975). To support this process, organism samples were collected at the same time by non-closing pelagic trawls (Length: 55 m; mesh codend: 13 mm). Commercial midwater trawls were used to determine the taxonomic composition of the mesopelagic fish in

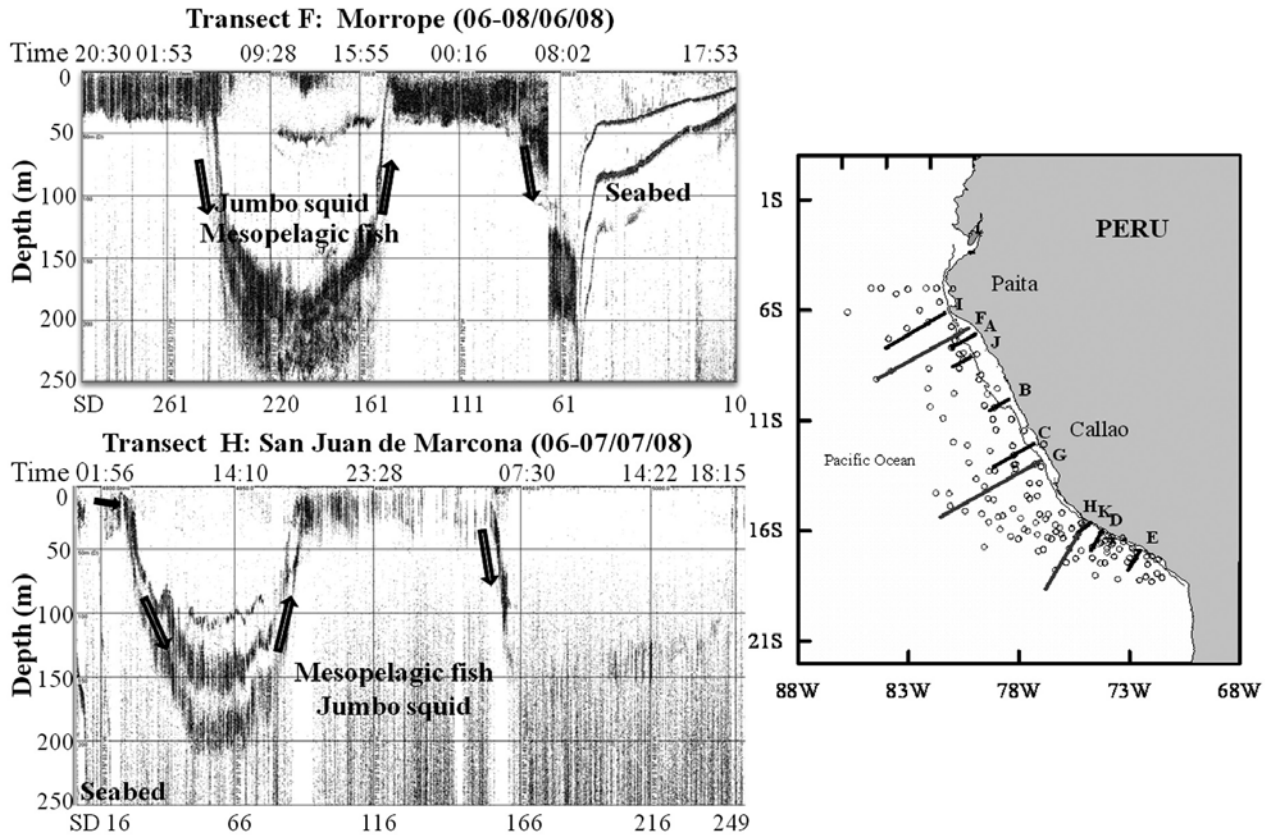


FIG. 3. – Acoustic detection of *V. lucetia* and *D. gigas* in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. Transect A, B, C, D and E were completed in March 2007; F, G and H in June-July 2008; and I, J and K in November-December 2008. SD, seashore distance in nautical miles. Vertical movements of jumbo squid and *V. lucetia* were clearly detected in the echogram of transects F and H.

the water column according to the distribution of the sound scattering layers (SSLs) observed on the echo sounder. Acoustic backscatter energy was detected in up to four layers of 50 m intervals (5 to 220 m) during the night-time and up to ten layers (5-500 m) during the daytime.

The nautical-area-backscattering coefficients (S_A) were calculated for each trawl for cells in which fish were present (S_{A+}), which is an index of fish density. We used the following expression for calculating the biomass:

$$\begin{aligned}
 \text{Biomass} &= C \cdot A \langle S_A \rangle \\
 C &= C_i / (1000 \sigma_{kg}) \\
 \sigma_{kg} &= 4\pi \cdot 10^{TS_{kg}/10} \\
 TS_{kg} &= TS - 10 \log (\langle w \rangle / 1000)
 \end{aligned}$$

- V. lucetia*: TS= 20 Log L-79.06 (dB), L: 3.5 to 6.5 cm (Gutierrez and Herrera, 1998)
- D. gigas*: TS= 20 Log L-92.82 (dB), L: 65.5 to 93.5 cm (Castillo and Gonzales, 2000)
- D. gigas*: TS= 20 Log L-86.17 (dB), L: 22 to 38 cm (Castillo and Gonzales, 2000)

where:

TS: target strength, specific to each species.

$\langle S_A \rangle$: nautical coefficient average of dispersal area (m^2/nm), ecoinTEGRATION average of isoparalitoral area.

A: isoparalitoral area (nm^2)

σ_{kg} : retrodispersed acoustic section (kg).

C_i : instrumental constant of echosounder.

$\langle w \rangle$: weight average of species (g).

L: body length of a scatterer (normally this is the total length for fish, and dorsal mantle length for squid)

C: acoustic constant.

Consumption of *V. lucetia*

The percentage of *V. lucetia* in the total stomach contents of each jumbo squid was calculated and plotted to show the trophic relationship between these two species. To estimate the consumption rate (Q_i) of *V. lucetia* by *D. gigas*, we determined three parameters: (1) the biomass of the predator (B_j); (2) the consumption-biomass relationship of the predator (Q/B_j) [taken from Alarcon-Muñoz *et al.* (2008)]; and (3) the diet composition (DC_{ij}) of the prey (i) in the stomach contents of the predator (j). The following expression was used to calculate the consumption rate:

$$Q_i = \sum_{j=1}^n B_j (Q/B)_j \cdot DC_{ij}$$

TABLE 1. – Summary data of jumbo squid collected in the Humboldt Current system off Peru in 2007-2008

Fishing cruiser prospecting	Date	Female	Sex Male	Unknown	Total	Mantle length (cm)
Bic. Olaya 0702-04	March 3-10	30	29	2	61	14.5-81.5
Bic. Humboldt 0805-07	June 4-July 12	346	313		659	6.7-103.5
Bic. Humboldt 0811-12	November 9- December 18	96	114	7	217	3.2-101.0
Total		472	456	9	937	3.2-103.5

RESULTS

A total of 937 jumbo squid was sampled (472 females, 456 males and 9 unknown). The dorsal mantle length (ML) was measured, and ranged in size between 3.2 and 103.5 cm (Table 1). The most usual size of males and females was 10 to 30 cm ML, and large jumbo squid (>70 cm ML) were observed on all research cruises.

Diet description

The stomach contents of *D. gigas* revealed two main groups: fish and molluscs (mainly cephalopods). Fish were found in practically every stomach (81.62% FO) in 2008 and (18% FO) 2007, and were the most important group in both years. The index of relative importance (IRI) was used to determine the importance of each group in the diet of *D. gigas*. In 2007 fish and cephalopods (Teuthida) were the most important groups and we observed that *D. gigas* fed primarily on these two groups (Fish IRI=1841, Teuthida=1238). The situation changed drastically in 2008, when jumbo squid were found to feed mainly on fish (Fish IRI=12795.82 and Teuthida=852.5). *V. lucetia* was the main item in the jumbo squid diet. In 2007 it accounted for 44.1%N, IRI=445.4, and in 2008 it was present in over half of the samples (54% and 69.12% FO) and accounted for 53.3% and 42.6%N (IRI=3734 and 7029). The second most important fish was the myctophid *Myctophum nitidulum*, which was present in both years, and showed particularly high values in November-December 2008 (IRI=651). Another myctophid in the squid's diet was *Diogenichthys laternatus*, which was only present in 2008 (IRI 268 and 199) (Table 2).

Cephalopods were next in importance, and were found in 19.4% of stomachs in 2007 and 10.8%, and 5.53% in 2008, and accounted for 19.4% of the prey in 2007 and 4.62% and 0.77% in 2008. *D. gigas* was the main item in the group as it was found in 6.45% of samples in 2007 and accounted for 8.24% of prey (IRI= 364.3). In 2008 its importance in the diet declined (IRI=479.7 and 69.7)(Table 2).

Other groups were present in the diet such as the crustaceans: *Pleuroncodes monodon*, pteropoda and protista but they were not significant (IRI less than 35) (Table 2).

The stomach samples collected represent the climatic seasons of Peru: March (summer), June-July (autumn-winter) and November-December (spring). *D. gigas* mainly fed on *V. lucetia* in the three seasons (Fig.

2), and the importance of this fish increased throughout the year (IRI summer= 445.4, autumn-winter= 3734 and spring= 7029.2) (Fig. 2, spelling bars). The diet of *D. gigas* did not vary over the year, and we always found the same prey groups (fish, cephalopods and crustaceans); however, the frequency of occurrence of these groups varied in the two years (Table 2).

Acoustic observation of the distribution patterns of *D. gigas* and *V. lucetia*

Typical echograms at 38 and 120 kHz (Fig. 3) allowed us to explain the distribution patterns and the aggregative behaviour of *D. gigas* and *V. lucetia* in the Humboldt Current System of Peru. We observed the daily vertical migration of mesopelagic fish distributed in the sound scattering layers. The midwater trawls indicated that these acoustic structures were formed mainly by micro-nektonic organisms such as *V. lucetia*. In the summer 2007, *D. gigas* was detected at depths of between 2 and 215 m, and it was observed interacting with *V. lucetia* (Fig. 3). The distribution of the two species was similar at between 26 and 290 nautical miles (nm) from the seashore. Both species came close to the surface water at night, and migrated to deeper waters during the day. Biomass detection of these species with acoustic methods showed *V. lucetia* to be a principal component of the mesopelagic system, and its movements were related to those of *D. gigas*.

Transect F and H in Figure 3 show important interaction between *D. gigas* and *V. lucetia* in 2007 and 2008. The echograms were plotted during day and night. The vertical migration of the two species is the main component of the echogram; during the day, they occupied deeper waters from 120 to 300 m depth and at sunset they returned to surface water. Generally, *D. gigas* and *V. lucetia* shared the same distribution range at the same times. In the northern area at night they were detected in two areas (257-300 nm and 60-160 nm) near the surface water and at 50 m depth, whereas in the day the distribution was between 160 and 250 nm in deeper water (155-250 m depth) (Transect F). The same day-night pattern was found in the southern area, but the distribution of the two species was between 20 and 160 nm (Transect H).

Consumption of *V. lucetia* by *D. gigas*

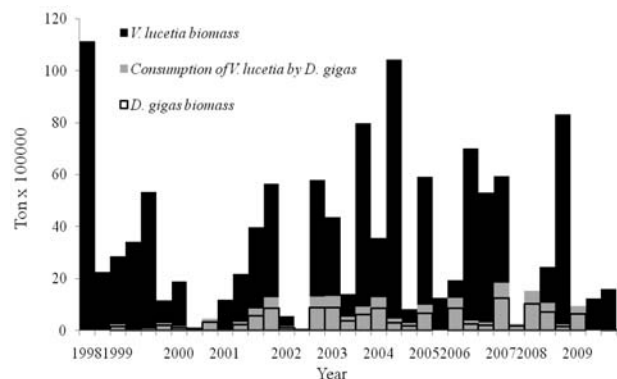
Table 3 shows the acoustic biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* obtained in 2007 and 2008. Ac-

TABLE 2. – Frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of prey in the stomach contents of jumbo squid during 2007-08, weight in grams.

Pices	March 3-10, 2007			June 4-July 12, 2008			November 9-December 18, 2007			IRI												
	FO	N	W	FO	N	W	FO	N	W													
Myctophidae	39	17.97	111	65.3	125	37.11	1840.50	529	80.27	3184	71.40	2524.52	55.24	10165.65	180	82.95	7498	98.52	2462.45	87.43	15426	
<i>Myctophum aurolatermatum</i>								21	3.19	29	0.65	99.87	2.19	9.04	10	4.61	21	0.28	13.43	0.48	3.5	
<i>Myctophum nitidulum</i>								11	1.67	13	0.29	7.75	0.17	0.77	30	13.82	2897	38.07	253.97	9.02	651	
<i>Diogenichthys laternatus</i>	2	0.92	2	1.18	1.79	0.53	1.57	158	23.98	400	8.97	101.24	2.22	268.15	37	17.05	44	0.58	313.71	11.14	199.80	
<i>Lampanyctus</i> sp.								30	4.55	38	0.85	12.21	0.27	5.10	5	2.30	10	0.13	130.95	4.65	11	
<i>Myctophum</i> sp.								5	0.76	24	0.54	18.30	0.40	0.71	5	2.30	27	0.35	16.70	0.59	2.20	
Unidentified Myctophidae	13	5.99	17	10	6.70	1.98	71.79	30	4.55	61	1.37	23.73	0.52	8.59	5	2.30	155	2.04	28.46	1.01	7	
Phosichthyidae								356	54.02	2379	53.34	720.74	15.77	3733.62	150	69.12	3239	42.56	1665.17	59.13	7029.20	
<i>Vinciguerra lucetia</i>	18	8.29	75	44.12	32.35	9.58	445.39	4	0.61	5	0.11	2.09	<0.05	0.10								
Bathylagidae								1	0.15	1	<0.05	22.03	0.48	0.08								
Carangidae								13	1.97	14	0.31	144.10	3.15	6.84	6	2.76	125	1.64	38.25	1.36	8.29	
Nomeidae								39	5.92	172	3.86	1356.35	29.68	198.49	8	3.69	980	12.88	1.80	0.06	47.71	
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>								40	6.07	48	1.08	16.12	0.35	8.67	41	18.89	59	0.77	351.92	12.49	250.74	
Engraulidae	7	3.23	12	7.06	79.78	23.61	98.95	198	30.04	206	4.61	200.74	43.78	1454.33	12	5.52	29	0.38	344.46	12.23	69.74	
<i>Engraulis ringens</i>	5	2.30	5	2.94	4.77	1.41	10.03	38	5.77	38	0.85	9.36	0.20	6.09	19	8.76	21	0.28	5.16	0.18	4.01	
Unidentified fish	33	15.21	33	19.41	209.44	61.99	1237.97	59	8.95	936	20.99	36.93	0.81	195.13	9	4.15	9	0.12	2.31	0.08	0.83	
Teuthida								71	10.77	72	1.61	1960.79	42.91	479.71	12	5.52	29	0.38	344.46	12.23	69.74	
Onnastrephidae	14	6.45	14	8.24	162.95	48.23	364.29	88	13.35	96	2.15	30.59	0.67	37.68	19	8.76	21	0.28	5.16	0.18	4.01	
<i>Dosidicus gigas</i>								38	5.77	38	0.85	9.36	0.20	6.09	9	4.15	9	0.12	2.31	0.08	0.83	
Enoploteuthidae								59	8.95	936	20.99	36.93	0.81	195.13	1	0.46	24	0.32	<0.05	<0.05	<0.05	
<i>Abraliopsis affinis</i>	19	8.75	19	11.18	46.50	13.76	218.38	11	1.67	44	0.99	0.32	<0.05	1.66	1	0.46	5	0.07	<0.05	<0.05	<0.05	
Unidentified teuthida								1	0.15	1	0.02	0.06	<0.05	<0.01	1	0.46	9	4.15	1.78	0.06	0.75	
Crustacea								8	1.21	8	0.18	1.12	<0.05	0.25	1	0.46	13	0.17	0.09	<0.01	0.08	
Euphausiacea	2	0.92	14	8.24	0.55	0.16	7.74	14	2.12	20	0.45	<0.05	<0.05	0.95	1	0.46	5	0.07	<0.05	<0.05	<0.05	
Galatheidae	8	3.69	11	6.47	2.46	0.73	26.54	7	1.06	17	0.38	0.40	<0.05	0.41	9	4.15	9	0.12	1.78	0.06	0.75	
<i>Pleuroncodes monodon</i>								7	1.06	39	0.87	2.30	0.05	0.98	1	0.46	13	0.17	0.09	<0.01	0.08	
Ostracoda								4	0.61	4	0.09	<0.01	<0.01	0.05	4	1.84	2	<0.01	<0.05	<0.05	<0.05	
Carcidae paralarvae	1	0.46	1	0.59	<0.05	<0.05	0.27	14	2.12	20	0.45	<0.05	<0.05	0.95	1	0.46	5	0.07	<0.05	<0.05	<0.05	
Unidentified crustacea								7	1.06	17	0.38	0.40	<0.05	0.41	9	4.15	9	0.12	1.78	0.06	0.75	
Pteropoda								7	1.06	39	0.87	2.30	0.05	0.98	1	0.46	13	0.17	0.09	<0.01	0.08	
<i>Atlanta</i> sp.								4	0.61	4	0.09	<0.01	<0.01	0.05	4	1.84	2	<0.01	<0.05	<0.05	<0.05	
<i>Diacria</i> sp.								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Unidentified								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Gastropoda								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
<i>Natica</i> sp.								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Protista								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Phaeophyceae								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Laminariales								1	0.15	1	0.02	3.01	0.07	<0.01								
Total			170		337.85			4460		4569.43					7610		2816.27					

TABLE 3. – Acoustic biomass estimation of jumbo squid and *V. lucetia*, and estimated consumption of *V. lucetia* by *D. gigas* between 2007 and 2008. Q/B of jumbo squid= 5.8, taken from Alarcon-Muñoz *et al.* (2008).

Fishing cruiser prospecting	<i>DCij</i>	Hydroacoustic biomass <i>D. gigas</i> (t)	<i>D. gigas</i> predation on <i>V. lucetia</i> (t)	Hydroacoustic biomass <i>V. lucetia</i> (t)	Estimation of predation by jumbo squid on <i>V. lucetia</i> biomass %
2007 02-04	0.09	1231713.3	625390.1	5948499.9	10.51
2008 05-07	0.15	717086.8	570084.0	2445635.2	23.31
2008 11-12	0.59	154047.0	481704.9	8317821.4	5.79

FIG. 4. – Acoustic biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* in the Humboldt Current System off Peru, and estimates of jumbo squid consumption on *V. lucetia*.

According to the Q/B and the diet of *D. gigas*, predation on *V. lucetia* by *D. gigas* was of the order of 5% to 24% of the biomass estimate. The greatest predation impact by *D. gigas* was in 2008 with 23.3%, which means that the jumbo squid consumed 570 084 tons of *V. lucetia*. We averaged the diet consumption values ($DCij=0.30$), and using this value an estimate of jumbo squid consumption was made for 1998 to 2009 (Fig. 4). We should also highlight that there was a positive correlation between the biomass estimates of *D. gigas* and *V. Lucetia*. Accordingly, there was a moderate correlation throughout the entire series from 1999 to 2009 with an r^2 of 0.34 (90% confidence limits, $P= 0.05$). The biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* for 2007 and 2008 were used to contrast the trophic relationships. The regression value was less than the complete series ($r^2= 0.28$) but in both cases the regression values were positive. This shows that there is a moderate relation between *D. gigas* and the biomass of *V. lucetia*, which is expressed in the diet of the squid.

DISCUSSION

Jumbo squid sampled in 2007 and 2008 showed typical trophic behaviour: they fed on fish, cephalopods and crustaceans, and discarded the cannibalism. In general, studies on the feeding behaviour of jumbo squid are influenced by fishing activity because jumbo squid nibble fishery products, which has led to misconceptions about its feeding activity (Nigmatullin *et al.*, 2001, Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003, Markaida, 2006, Ruiz-Cooley *et al.*, 2006, Field *et al.*, 2007, Rosas-Luis, 2007, Markaida *et al.*, 2008). However, when

the data come from scientific sources, the results are more reliable: cannibalism is reduced or absent (Rosas-Luis, 2007), which is also reflected in this study. Samples of jumbo squid were taken on fishing cruises and the stomach contents were immediately frozen to preserve the tegument, scales and otoliths, which are the main structures used for identifying prey. The main group in the diet of the jumbo squid was found to be mesopelagic fish and the principal prey was the lightfish *V. lucetia*.

The acoustic biomass estimates made for *D. gigas* and *V. lucetia* are considered realistic because the target strengths were contrasted in situ with jig sampling of squid and fish trawls for *V. lucetia*. It is possible for acoustic signals to be misinterpreted; however different ways of obtaining the best signal for squid have been contrasted and it has been shown that the squid length is the best factor for obtaining the best target strength estimate (Castillo and Gonzales, 2000, Benoit-Bird *et al.*, 2008). In fact, other considerations can modify the final biomass values (sex proportion, maturity stage and size) but the error is not significant (Soule *et al.*, 2010). In mesopelagic fish is more difficult to identify the acoustic signal because different fish aggregate at the same time. However, in order to correctly estimate biomass the values obtained with the acoustic method can be contrasted with net trawls, in which the collected organisms are identified and analyzed. This provides a tool for verifying the fish composition in the water column (Marchal and Lebourges, 1996, Cornejo and Koppelman, 2006). Both *D. gigas* and *V. lucetia* form aggregations. This characteristic and acoustic detection supported the hypothesis of a strong relationship between these two species, which is reflected in the jumbo squid's feeding activity (Fig. 2) and the vertical migrations shown in the echograms (Fig. 3).

Trophic relationships between *D. gigas* and *V. lucetia* are evident during the day and night and *D. gigas* probably feeds on *V. lucetia* in deeper waters. Alarcon *et al.* (2004) carried out experimental fishing with semipelagic trawls for lightfish and recorded large catches of jumbo squid. In research surveys of pelagic resources carried out by IMARPE, the jumbo squid catches also coincided with the detection of mesopelagic fish layers. The acoustic biomass estimates and echogram signals of *D. gigas* and *V. lucetia* in the water column suggest a close relationship between prey and predator, as the estimated distribution of jumbo squid near and offshore the continental shelf break overlapped with that of *V. lucetia*. During the night, *D. gigas* was near

the surface water surrounded by *V. lucetia* (Fig. 3). They were together until the first hours of the day when both *V. lucetia* and *D. gigas* moved to mid- and deeper water. They were in the same water layer during the day and returned to the surface water in the first hours of the night. This trophic relationship is reflected in the stomach content analysis of the squid, in which *V. lucetia* was the main component (Fig. 2). Evidently, jumbo squid prey on other species, such as the Peruvian anchovy (*E. ringens*) and other Myctophids, which were present in the stomach contents at the same time as *V. lucetia*. However, their abundance in the ecosystem is probably lower than that of *V. lucetia*. Moreover that *V. lucetia* and *D. gigas* migrate to deeper waters during the day (migratory behaviour: Markaida *et al.*, 2005, Gilly *et al.*, 2006) and it is the factor that determines the dominance of *V. lucetia* in the squid's stomach contents.

Based on the stomach content analysis of *D. gigas* and the acoustic detection we can infer that *V. lucetia* was the main component of the jumbo squid's diet in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. As mesopelagic fish are important components of oceanic ecosystems, they are abundant and have a wide distribution in the ocean (Ahlstrom *et al.*, 1976). These characteristics of the group are evident in *V. lucetia*, one of the most important fish in the Humboldt Current System of Peru. It is found between 5° and 18°S and can dominate the total catch in up to 68% of scientific cruises (Cornejo and Koppelman, 2006). This dominance is expressed in other parts of the ocean. In the eastern tropical and subtropical Pacific this species has the third largest biomass after the northern anchovy *Engraulis mordax* and the Pacific hake *Merluccius productus* (Smith and Moser, 1988). The acoustic biomass estimates of *V. lucetia* and *D. gigas* made in the Humboldt Current System off Peru since 1998 show that there is a relation between the two species (Fig. 4). When there is a high biomass of *V. lucetia*, *D. gigas* has been observed to focus its feeding on this species (Table 3). Like other cephalopods, jumbo squid do not feed selectively, which causes direct impacts on the biomass of the most abundant species present in the same water layer. Therefore, the importance of the prey species lies in its ability to support jumbo squid predation.

V. lucetia is a species with dynamic development that promotes rapid population growth, which is reflected in a high abundance and wide distribution in the ocean. If trophic relations in the ocean ecosystem are influenced by the distribution and abundance of prey groups and *V. lucetia* is an important mesopelagic component of this ecosystem, then it can maintain the biomass of different predators, even *D. gigas*. Due to these trophic relationships, an increase in *D. gigas* biomass may be the result of a similar increase in biomass in *V. lucetia*, which promotes a positive trophic effect as well as the development of other species in the ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Instituto del Mar del Peru (IMARPE) for the acoustic data and trophic ecology databases. Thanks to Katherine Stonehouse and Mark Bray for their support and observations on the English version, Carmen Yamashiro and Veronica Blaskovic for their support and orientation in marine research in Peru, and Paula Belmar Zapata for her observations on the final version. This article is partly based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas Luis. His doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México).

REFERENCES

- Alamo, V. and V. Valdivieso. – 1987. Lista sistemática de moluscos marinos en el Perú. *Bol. Inst. Mar Perú. Exceptional volumen*, 1-205.
- Ahlstrom, E. – 1968. Mesopelagic and bathypelagic fishes in the California Current region. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 13: 39-44.
- Ahlstrom, E., H. Moser and M. Toole. – 1976. Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish *Lampanyctodes hectoris* (Gunther), off the west coast of southern Africa with a discussion of phylogenetic relationship of the genus. *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, 75: 138-152.
- Alarcón, J., C. Salazar, F. Ganoza, G. Chacon, J. Calderon, M. TakHIA, O. Wiji, and Y. Masatsugu. – 2004. Efectos del incremento del tamaño de malla del copo de la red semipelágica en la captura de *Vinciguerria lucetia*. *Reunión Científica Internacional. Instituto del Mar del Peru-Japan Deep Sea Trawler Association*. Peru.
- Alarcón-Muñoz, R., L. Cubillos and C. Gatica. – 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 49: 157-166.
- Benoit-Bird, K. and W. Au. – 2002. Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. *J. Acoust. Soc. Am.*, 110: 812-819.
- Benoit-Bird, K., W.F. Willy, W.W. Au and B. Mate. – 2008. Controlled and in-situ target strengths of the jumbo squid *Dosidicus gigas* and identification of potential acoustic scattering sources. *J. Acoust. Soc. Am.*, 123(3): 1318-1328.
- Bertrand, A., R. Le Borgne and E. Josse. – 1999. Acoustic characterization of micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 127-140.
- Bertrand, A., F. Bard and E. Josse. – 2002. Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Biol.*, 140: 1023-1037.
- Cailliet, G.M. – 1977. Several approaches to the feeding ecology of fishes. In: C.A. Simenstad and S.J. Lipovsky (eds.), *Fish food habits studies. 1st Pacific Northwest Technical Workshop Proceedings, Astoria, OR, October 13-15, 1976*, pp. 1-13. Washington Sea Grant, Univ. of Washington, Seattle, WA.
- Castillo, R. and A. Gonzales. – 2000. Mediciones in situ de fuerza de blanco del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) para la frecuencia de 38 kHz determinadas en el crucero BIC Olaya 0007-08, Zorritos a Callao. *Inf. Inst. Mar Peru*. Editing IMARPE.
- Cornejo, R. and R. Koppelman. – 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* Garman, 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current off Peru. *Mar. Biol.*, 149: 1519-1537.
- Ehrhardt, N., A. Solís, P. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, G. González and 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.
- Field, J., K. Baltz, J. Philips and W. Walker. – 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 48: 131-146.
- Fitch, J. and R. Brownell. – 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs

- and their importance in interpreting feeding habits. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 25(12): 2561-2574.
- Frank, T. and E. Widder. – 2002. Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, 140: 1181-1193.
- Footte, K., H. Knudsen, D. Vestnes, D. MacLennan and E. Simmonds. – 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. *ICES Coop. Res. Rep.*, 144: 1-69.
- García-Godos, I. – 2001. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano. *Bol. Inst. Mar Perú*, 20(1-2): 1-83.
- Gilly, W., U. Markaida, C. Baxter, B. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robinson, G. Bazzino and C. Salinas. – 2006. Vertical and horizontal migrations by squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 324: 1-17.
- Gutiérrez, M. and N. Herrera. – 1998. Mediciones in situ de diversas especies a finales del invierno de 1998. Crucero 9808-09. *Inf. Inst. Mar Perú*, 141: 7-12.
- Keyl, F., J. Arguelles, L. Mariategui, R. Tafur, M. Wolff and C. Yamashiro. – 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern pacific ocean. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 49: 119-128.
- Konchina, Y. – 1983. The feeding niche of the hake (*Merluccius gayi*: Merlucciidae) and the jack mackerel, *Trachurus simetricus* (Carangidae) in the trophic system of the Peruvian coastal upwelling. *J. Ichthyol.*, 23(2): 87-98.
- Lapko, V. and O. Ivanov. – 1994. Composition and distribution of the sound-scattering layer in Pacific Kurile waters. *Oceanology*, 33: 497-501.
- Luo, J., P. Ortner, D. Forcucci and S. Cummings. – 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res. II*, 47: 1451-1473.
- MacLennan, D., P. Fernandes and J. Dalen. – 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 365-369.
- Marchal, E. and A. Lebourges. – 1996. Acoustic evidence for unusual diel behavior of a mesopelagic fish (*Vinciguerra nimbaria*) exploited by tuna. *ICES J. Mar. Res.*, 53: 443-447.
- Markaida, U. and O. Sosa-Nishizaki. – 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass.*, 83: 507-522.
- Markaida, U., J. Rosenthal and W. Gilly. – 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, México. *Fish. Bull.*, 103: 219-226.
- Markaida, U. – 2006. Food and Feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event. *Fish. Res.*, 79: 16-27.
- Markaida, U., W. Gilly, C. Salinas-Zavala, R. Rosas-Luis and J. Booth. – 2008. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California during 2005-2007. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 49: 90-103.
- Méndez, M. – 1981. Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Bol. Inst. Mar Perú*, 5: 1-170.
- Miyashita, K., K. Tetsumura, S. Honda, T. Oshima, R. Kawabe and K. Sasaki. – 2004. Diel changes in vertical distribution patterns of zooplankton and walleye pollock *Theragra chalcogramma* off the Pacific coast of Eastern Hokkaido, Japan, estimated by the volume back scattering strength (Sv) difference method. *Fish. Oceanogr.*, 13(1): 99-110.
- Nakken, O. and A. Dommasnes. – 1975. The application of an echo integration system in investigations of the stock strength of the Barents Sea capelin 1971-1974. *Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea C.M.-ICES/B:25*, 1-20.
- Nigmatullin, Ch., K. Nesis and A. Arkhipkin. – 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.*, 54: 9-19.
- Newell, G. – 1963. Marine plankton a practical guide. *Hutchinson Biological Monographs*, pp. 1-207. London, England.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant and K. Iverson. – 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. California Department Fish and Game. *Fish. Bull.*, 152: 1-105.
- Rosas-Luis, R., C. Salinas-Zavala, V. Koch, P. Del Monte Luna and V. Morales-Zárate. – 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol. Model.*, 218: 149-161.
- Rosas-Luis, R. – 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) D'Orbigny, 1835 en la costa occidental de la península de Baja California. Master thesis. CIBNOR, México.
- Ruiz-Cooley, R., U. Markaida, D. Gendron and S. Aguiñiga. – 2006. Stable isotopes in jumbo squid *Dosidicus gigas* beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86: 437-445.
- Schetinnikov, A.S. – 1986. Geographical variability of food spectrum of *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae). In: B.G. Ivanov (ed.), *Resources and fishery perspectives of squid of the world ocean*, pp. 143-153. VNIRO Press, Moscow. (In Russian with English abstract).
- Schetinnikov, A.S. – 1989. Food spectrum of the squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. *Zool. Zh.*, 68(7): 28-39.
- Simmonds, J. and MacLennan D. – 2005. *Fisheries Acoustics. Theory and practices*. 2nd Ed. Chapman and Hall.
- Smith, P. and G. Moser. – 1988. CALCOFI time series: an overview of fishes. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, 29: 66-78.
- Soule, M.A., I. Hampton and M.R. Lipinski. – 2010. Estimating the target strength of live, free-swimming chokka squid *Loligo reynaudii* at 38 and 120 kHz. *ICES J. Mar. Sci.*, 67: 1381-1391.
- Wolff, G.A. – 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. *NOAA-NMFS Tech. Rep.*, 17: 1-50.
- Yamashiro, C., L. Mariategui, J. Rubio, J. Arguelles, R. Tafur, A. Taípe and M. Rabí. – 1998. Jumbo flying squid fishery in Peru. In: T. Okutani (ed.), *Large Pelagic Squids*, pp. 119-125. Japan Marine Fishery Resources Research Centre, Tokyo.

Scient. ed.: A. Guerra.

Received October 8, 2010. Accepted January 25, 2011.

Published online June 3, 2011.



Contents lists available at ScienceDirect

Fisheries Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/fishres



Trophic habits of the Ommastrephid squid *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* in the northwestern Mediterranean Sea

Rigoberto Rosas-Luis*, Roger Villanueva, Pilar Sánchez

Institut de Ciències del Mar-CSIC, Passeig Marítim de la Barceloneta 37-49, E-08003 Barcelona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 December 2012
Received in revised form 10 October 2013
Accepted 13 October 2013

Keywords:

Illex coindetii
Todarodes sagittatus
Feeding habits
Northwestern Mediterranean Sea
Trophic ecology

ABSTRACT

Squids *Illex coindetii* and *Todarodes sagittatus* were collected from commercial trawls in the NW Mediterranean Sea and their stomach contents were analyzed to describe and compare their feeding habits. Fish, crustaceans and squids were found in the stomach contents of both squid species; however *T. sagittatus* had a wider trophic spectrum composed by fifteen prey items more than *I. coindetii*. This difference was attributed to the availability of feeding resources in the water column and the larger size and deeper distribution of *T. sagittatus*. The index of relative importance showed that the crustacean *Pasiphaea multidentata* was the most important prey for both squids, and that *I. coindetii* fed secondly on *Anchilomera blossevillei*, *Pasiphaea sivado* and the fish *Lestidiops* sp., while *T. sagittatus* fed secondly on *Phronima sedentaria* and the fish *Arctozenus risso*. The feeding habits of the two squids varied for two prey items at the size interval between 9.1 and 21 cm ML. This difference was due to the presence of the amphipod *P. sedentaria* and the squid *Ancistroteuthis lichtensteinii* in the stomach contents of *T. sagittatus*, which are species with deeper distributions. *T. sagittatus* larger than 21 cm ML preyed on other crustaceans and fish, such as big Pandalidae crustaceans and gadiform fish. Finally, the %FO analysis showed that there were fifteen common prey species in the feeding habits of the two squids, but they did not have the same importance for each squid. *I. coindetii* fed mainly on *Lestidiops* sp., *Chauliodus sloani* and *P. multidentata* and *T. sagittatus* fed on *A. risso* and *P. sedentaria*. These species correspond to mesopelagic fish, decapod crustaceans and amphipods. This suggests that these species are easy to prey at different levels in the water column, which affects the predation and distribution of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Commercial catches of cephalopods show annual fluctuations that are generally attributed to the life cycle and habitat changes of the species (Pierce et al., 2008). *Illex coindetii* (Verany, 1839) and *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798) are two of the most common cephalopod species in the Mediterranean Sea (Sánchez et al., 1998) and are considered equally important by catch. Both *I. coindetii* and *T. sagittatus* are demersal, neritic species in the Mediterranean Sea. The main catches of *I. coindetii* are at depths of 60–400 m (Jereb and Roper, 2010) and *T. sagittatus* is usually caught at depths of 400–800 m (Quetglas et al., 1998). They are also important components of the ecosystem because they are the main feeding resource of some marine mammals, birds and fish (Massutí et al., 1998; Santos et al., 2001; Salman, 2004; Peristeraki et al., 2005; Castriota et al., 2008; Karakulak et al., 2009; Salman and Karakulak, 2009).

Moreover, the squid' low selectivity in food and their voracity are the two characteristics that make them good predictors of ecosystem changes when the biomass and distribution of their prey are modified (Overholtz et al., 2000; Fabry et al., 2008; Rosas-Luis et al., 2008; Coll et al., 2012).

Relationships between squid species in the ecosystem can be described with trophic ecology studies. These relationships are generally stronger when squids form dense aggregations (Arkhipkin and Middleton, 2002) because one species may affect another indirectly by competition or directly by feeding on adults or juveniles. Other factors, such as the availability, quality and size of feeding resources, are limitations to the squid' life cycle, and they can modify the behavior of predators (Castro and Hernández-García, 1995). It is known that the main fishing depths of the squids *I. coindetii* and *T. sagittatus* are different but that they can both be found in depths at 400 m. Therefore, we described the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus* to understand the relationships that the squid species have in common, considering that trophic ecology is useful for explaining the interaction of different species, the predator' distribution, the diving process, foraging behavior and ecology (Clarke

* Corresponding author. Tel.: +34 932309605.

E-mail addresses: rigoberto@icm.csic.es, riroluis@yahoo.com.mx (R. Rosas-Luis).

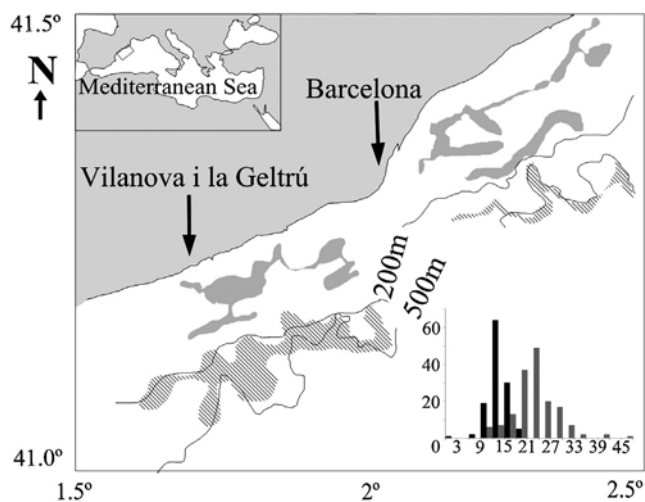


Fig. 1. Fishing ports of Barcelona and Vilanova i la Geltrú in the NW Mediterranean Sea. Gray areas represent the main fishing points lower than 200 m depth, and black lines represent fishing points deeper than 200 m (figure modified from Leonart, 1990). The histogram represents the size distribution of the ML in cm: black bars are for *I. coindetii* and gray bars are for *T. sagittatus*.

and Kristensen, 1980). It is thus possible to make conclusions about the ecology of the prey species and their distribution.

2. Materials and methods

A total of 121 *I. coindetii* and 161 *T. sagittatus* were collected from the fishing ports of Barcelona and Vilanova i la Geltrú, northwestern Mediterranean Sea, captured by the local bottom trawl fleets during October–November 2010, July 2011 and March, May–July 2012 (Fig. 1). The commercial vessels fished during the daytime, mainly between 08:00 and 15:00 in depths ranging from 110 to 650 m. Squid were collected from the fish market when the vessel arrived and placed immediately on ice before being transported to the laboratory and stored at 4 °C. Fresh squids were dissected during the next 12–24 h. Mantle length ML and body weight BW were measured, the sex was noted and the stage of maturity was assigned according to Lipinski and Underhill (1995). Finally, a subjective, visual stomach fullness index was assigned to every squid: 0, empty; 1, scarce remains; 2, half full; 3, almost full; 4, completely full (Breiby and Jobling, 1985). Stomach content weight (SCW), and the fullness weight index (FWI = (SCW × 100)/(BW – SCW), Rasero et al., 1996) were calculated for all squids with food remains: $n = 121$ *I. coindetii* and $n = 94$ *T. sagittatus*. The stomach contents were frozen in plastic containers at –20 °C for posterior analysis.

Differences in FWI between samples of the two species were tested using a Kruskal–Wallis nonparametric ANOVA. The correlation between FWI and BW was also tested. Stomach contents were observed under a binocular microscope (60–120 magnification) to aid identification and the most conspicuous prey items were weighed to the nearest 0.01 g.

Fish sagittal otoliths were identified by consulting Smale et al. (1995), Lombarte et al. (2006) and Tuset et al. (2008). Cephalopod beaks were identified following Clarke (1986) and a personal collection of the first author. Crustaceans were identified by their exoskeleton and by consulting the works of Sars (1899), Zariquiey-Alvarez (1986) and Mauchline (1984).

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. Frequency of occurrence (%FO) was calculated according to the percentage of squid that fed on a certain prey. The number of individuals of a certain prey relative to the total number of individual prey (%N), and the weight of a

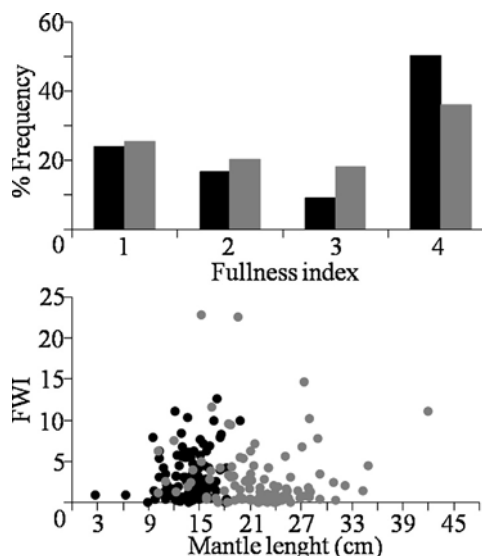


Fig. 2. Stomach fullness of squid species collected in the NW Mediterranean Sea, expressed in frequency distribution of stomach fullness index (upper figure) and relationship between fullness weight index (FWI) and squid mantle length (lower figure). Black bars are for *Illex coindetii* ($n = 121$ individuals); gray bars are for *Todarodes sagittatus* ($n = 94$ individuals).

certain prey relative to the total weight of all preys (%W) (Cailliet, 1976) were also obtained. Graphs of the index of relative importance, $IRI = (\%N + \%W) \times (\%FO)$, were plotted to illustrate the diet of each squid species. Only the most important prey was included in the plots. A graphic of the IRI of fish, crustacean and squid groups were plotted by interval size of each squid. The IRI was expressed as

$$\%IRI = \frac{IRI}{SIRI} \times 100$$

We selected the common and most important prey items (by FO) to make a comparison of the squid species. Comparisons were tested using contingency tables and by estimating G statistics (Crow, 1981). This statistic has a χ^2 distribution.

$$G = 2 \times \sum_{i,j} X_{ij} \ln \left(\frac{X_{ij}}{(X_i X_j / N)} \right)$$

where X_{ij} is the FO of prey of the i category ingested by the j squid category, X_i is the FO of prey of the i category ingested by all squid, X_j is the total FO of prey ingested by the j squid category, and N is the total number of prey items ingested by all squid.

3. Results

3.1. Stomach fullness

The stomach content analysis for *I. coindetii* showed that most stomachs were full, while for *T. sagittatus* most stomachs were half full or had few food traces (Fig. 2). Fullness weight index (FWI) values were different for the two species (Kruskal–Wallis ANOVA, $H(1, n = 278) = 28.47, p < 0.001$). No significant correlation was found between FWI and the total weight (*I. coindetii* $r^2 = 0.04, p > 0.05, n = 121$, and *T. sagittatus* $r^2 = 0.007, p > 0.05, n = 161$).

3.2. Diet

Three main groups of preys were found in the diet of both squid species: fish, crustaceans and molluscs (mainly squid). Tables 1–3 show the general descriptions of 121 stomachs of *I. coindetii* and 94 stomachs of *T. sagittatus*. Prey items were similar between females

Table 1

Index of relative importance (IRI), frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of fish in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>							<i>T. sagittatus</i>						
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO	
Cordata														
Actinopterygii	119	31.2	102.3	34.0	72	59.5	3877.3	117	14.5	258.1	28.0	51	54.3	2307.5
Aulopiformes														
Evermannellidae														
<i>Evermannella balbo</i>								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3
Paralepididae														
<i>Arctozenus risso</i>	3	0.8	3.6	1.2	3	2.5	4.9	22	2.7	57.4	6.2	13	13.8	123.9
<i>Lestidiops</i> sp.	13	3.4	12.9	4.3	10	8.3	63.4	3	0.5	1.7	0.1	2	1.2	0.8
Gadiformes														
Gadidae														
<i>Micromesistius poutassou</i>								28	3.5	47.8	5.2	1	1.1	9.2
Macrouridae														
<i>Coelorrinchus</i> sp.								1	0.1	11.9	1.3	1	1.1	1.5
Merluccidae														
<i>Merluccius</i> sp.								1	0.1	2.2	0.2	1	1.1	0.4
Myctophiformes														
Myctophidae														
<i>Benthosema glaciale</i>	7	1.8	0.8	0.3	2	1.7	3.5							
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	5	1.3	4.4	1.4	5	4.1	11.2	7	0.9	23.6	2.6	6	6.4	21.9
<i>Lampanyctus pusillus</i>	4	1.0	2.0	0.7	4	3.3	5.6	12	1.5	24.9	2.7	3	3.2	13.4
<i>Myctophum punctatum</i>	2	0.5	0.9	0.3	2	1.7	1.4	2	0.2	0.8	0.1	1	1.1	0.4
<i>Notoscopelus elongatus</i>	4	1.0	3.0	1.0	3	2.5	5.0							
Unidentified	9	2.4	11.1	3.7	9	7.4	45.0							
Osmeriformes														
Microstomatidae														
<i>Nansenia</i> sp.								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3
Mullidae														
<i>Mullus barbatus</i>	1	0.3	0.4	0.1	1	0.8	0.3							
Perciformes														
Ariommatidae														
<i>Ariomma</i> sp.								1	0.1	0.4	0.0	1	1.1	0.2
Carangidae														
<i>Trachurus trachurus</i>								1	0.1	1.7	0.2	1	1.1	0.3
Labridae														
<i>Symphodus cinereus</i>	28	7.3	7.1	2.4	3	2.5	24.0							
<i>Symphodus mediterraneus</i>	1	0.3	2.5	0.8	1	0.8	0.9							
Stephanoberyciformes														
Melamphidae														
<i>Scopelogadus</i> sp.								1	0.1	5.3	0.6	1	1.1	0.7
Stomiiformes														
Stomiidae														
<i>Chauliodus sloani</i>	6	1.6	9.3	3.1	6	5.0	23.0	1	0.1	0.4	0.0	1	1.1	0.2
Sternoptychidae														
<i>Maurollicus muelleri</i>	6	1.6	1.6	0.5	4	3.3	7.0	4	0.5	3.2	0.3	3	3.2	2.7
Gonostomatidae														
<i>Gonostoma elongatum</i>	1	0.3	2.4	0.8	1	0.8	0.9	3	0.4	3.2	0.3	1	1.1	0.8
<i>Gonostoma denudatum</i>								4	0.5	1.8	0.2	2	2.1	1.5
Unidentified fish 1								2	0.2	5.7	0.6	2	2.1	1.8
Unidentified fish 2								1	0.1	0.0	0.0	1	1.1	0.1
Unidentified	29	7.6	40.4	13.4	29	24.0	504.0	22	2.7	64.7	7.0	20	21.3	207.5
Total number and weight	119		102					118		258.9				
Total of stomach analyzed	121							94						

and males of the same species (Mann–Whitney *U* test, $p > 0.05$) and consequently all individuals were mixed for each species. A total of 34 different preys in *I. coindetii* and 49 in *T. sagittatus* were identified.

3.2.1. Fish

Fish from the families Myctophidae, Stomiidae, Sternoptychidae, Gonostomatidae and Paralepididae were found in the diet of both squids. Labridae and Mullidae were identified in *I. coindetii*, and Evermannellidae, Carangidae, Gadidae, Macrouridae, Merluccidae, Melamphidae and Microstomatidae in *T. sagittatus*. The results show that *I. coindetii* fed mainly on the Paralepididae *Lestidiops* sp. (IRI=63.4), the Labridae *Symphodus cinereus* and the Stomiidae *Chauliodus sloani* (IRI=23). *T. sagittatus* fed mainly on

the Paralepididae *Arctozenus risso* (IRI=123), and the Myctophidae *Ceratoscopelus maderensis* (IRI=21) and *Lampanyctus pusillus* (IRI=13) (Table 1 and Fig. 3).

3.2.2. Crustaceans

Pasiphaeidae, Euphausiacea, Penaeidae and Phrosinidae (Amphipoda) were the main prey items found in the diet of the two squid. *Pasiphaea multidentata* was the main prey for *I. coindetii* (IRI=2817) and the amphipod *Anchylomera blossevillei* (IRI=191) the second. *T. sagittatus* fed mainly on *P. multidentata* (IRI=254) and the amphipod *Phrosina sedentaria* (IRI=221). Hippolytidae, Pandalidae, Galatheidae and the amphipods Phronimidae were only identified in the diet of *T. sagittatus* (Table 2 and Fig. 3).

Table 2

Index of relative importance (IRI), frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of crustaceans in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>							<i>T. sagittatus</i>						
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO	
Crustacea	246	64.4	180.0	59.8	64	52.9	6571.7	263	32.6	276.5	30.0	68	72.3	4531.6
Amphipoda														
Hyalidae														
<i>Hyale</i> sp.								1	0.1	0.1	0.0	1	1.1	0.1
Phronimidae														
<i>Phronima sedentaria</i>								83	10.3	42.4	4.6	14	14.9	221.9
Phrosinidae														
<i>Anchylomera blossevillei</i>	67	17.5	10.6	3.5	11	9.1	191.4	49	6.1	22.1	2.4	9	9.6	81.1
<i>Phrosina semilunata</i>								17	2.1	15.2	1.6	5	5.3	20.0
Copepoda														
Unidentified								1	0.1	0.7	0.1	1	1.1	0.2
Decapoda														
Euphausiacea														
<i>Thysanopoda</i> sp.								1	0.1	2.8	0.3	1	1.1	0.5
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>							1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3	
Unidentified	7	1.8	2.8	0.9	4	3.3	9.2	12	1.5	0.4	0.0	3	3.2	4.9
Galatheidae														
<i>Munida intermedia</i>								1	0.1	3.1	0.3	1	1.1	0.5
Hippolytidae														
<i>Ligur</i> sp.								4	0.5	4.9	0.5	2	2.1	2.2
Pandalidae														
<i>Plesionika acanthonatus</i>								2	0.2	1.1	0.1	1	1.1	0.4
<i>Plesionika martia</i>								1	0.1	1.1	0.1	1	1.1	0.3
<i>Plesionika heterocarpus</i>								2	0.2	2.4	0.3	2	2.1	1.1
<i>Plesionika</i> sp.								2	0.2	5.4	0.6	2	2.1	1.8
Pasiphaeidae														
<i>Pasiphaea multidentata</i>	142	37.2	138.2	46.0	41	33.9	2817.0	52	6.5	139.3	15.1	11	11.7	252.4
<i>Pasiphaea sivado</i>	26	6.8	27.9	9.3	5	4.1	66.4	8	1.0	13.4	1.5	7	7.4	18.2
Penaeidae														
<i>Parapeneus longirostris</i>	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	2	0.2	5.5	0.6	2	2.1	1.8
Unidentified								12	1.5	11.7	1.3	12	12.8	35.2
Unidentified Nantia								3	0.4	0.6	0.1	3	3.2	1.4
Isopoda														
Gnathiidae														
<i>Gnathia maxillaris</i> larvae	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	2	0.2	0.0	0.0	1	1.1	0.3
Unidentified	1	0.3	0.5	0.2	1	0.8	0.3							
Unidentified crustacea	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2	7	0.9	3.3	0.4	7	7.4	9.2
Total number and weight	246		180					263		276.5				
Total of stomach analyzed	121							94						

Isopoda larvae of *Gnathia maxillaris* was found in the diet of both species (Table 2).

3.2.3. Molluscs

I. coindetii fed on *Todaropsis eblanae*, *T. sagittatus*, *Loligo forbesii* and *I. coindetii*, and *T. sagittatus* fed on *I. coindetii*, *Histioteuthis reversa*, *T. sagittatus* and *Ancistroteuthis lichtensteinii*. The cannibalism was not important for either of the two squids (Table 3).

3.3. Diet by size interval

The feeding habits of the squids were generally composed by the three prey groups fish, crustaceans and squids, but the IRI varied according to the squid size (Fig. 4). The diet of *I. coindetii* between 6 and 12 cm ML was mainly composed by fish, and *I. coindetii* larger than 12 cm ML fed mainly on crustaceans. The feeding habits of *T. sagittatus* between 9 and 12 cm ML were mainly composed by fish,

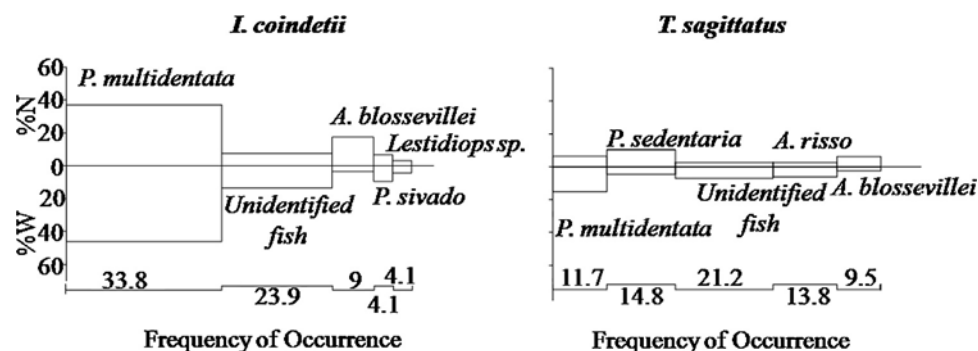


Fig. 3. Composition by percentage number (%N) and weight (%W) (vertical axis) and frequency of occurrence (%FO, horizontal axis) of the main prey items found in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

Table 3

Index of relative importance (IRI), frequency of occurrence (FO), number (N), and weight (W) of molluscs and other preys in the stomach contents of *I. coindetii* and *T. sagittatus* in the NW Mediterranean Sea (0.0 are values below 0.05).

Prey	<i>I. coindetii</i>							<i>T. sagittatus</i>						
	Number		Weight		FO		IRI	Number		Weight		FO		IRI
	N	%N	W	%W	FO	%FO		N	%N	W	%W	FO	%FO	
Mollusca	14	3.7	17.1	5.7	14	11.6	108.3	20	2.5	382.5	41.5	17	18.1	795.7
Cephalopoda														
Teuthida														
Histioteuthidae														
<i>Histioteuthis reversa</i>								4	0.5	2.7	0.3	2	2.1	1.7
Loliginidae														
<i>Loligo forbesii</i>	1	0.3	3.4	1.1	1	0.8	1.1							
Ommastrephidae														
<i>Illex coindetii</i>	1	0.3	1.8	0.6	1	0.8	0.7	2	0.2	24.4	2.6	2	2.1	6.2
<i>Todaropsis eblanae</i>	2	0.5	5.7	1.9	2	1.7	4.0							
<i>Todarodes sagittatus</i>	1	0.3	0.7	0.2	1	0.8	0.4	1	0.1	0.6	0.1	1	1.1	0.2
Onychoteuthidae														
<i>Ancistroteuthis lichtensteinii</i>							5	0.6	11.8	1.3	4	4.3	8.1	
Unidentified								1	0.1	269.3	29.2	1	1.1	31.2
Unidentified squid 1	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2							
Unidentified squid 2	2	0.5	2.9	1.0	2	1.7	2.5	4	0.5	72.8	7.9	4	4.3	35.7
Unidentified squid 3	3	0.8	0.1	0.0	3	2.5	2.0	3	0.4	1.0	0.1	3	3.2	1.5
Unidentified cephalopod	1	0.3	1.4	0.5	1	0.8	0.6							
Gastropoda														
Opisthobranchia														
Unidentified 1	1	0.3	0.4	0.1	1	0.8	0.3							
Unidentified 2	1	0.3	0.7	0.2	1	0.8	0.4							
Algae														
Phaeophyta														
Unidentified	1	0.3	0.0	0.0	1	0.8	0.2							
Unidentified organic matter	2	0.5	1.4	0.4	2	1.7	1.6	4	0.5	4.1	0.4	4	4.3	4.0
Plastic thread								2	0.2	0.1	0.0	2	2.1	0.6
Total number and weight	17		18.5					26		386.7				
Total of stomach analyzed	121							94						

and then it changed to crustaceans in the size between 12 and 27. *T. sagittatus* larger than 33 cm fed mainly on fish. *I. coindetii* between 12 and 18 cm ML and *T. sagittatus* between 12 and 30 cm ML fed on squid.

Table 4 shows the %FO by size interval of the two squid species. *I. coindetii* in the size interval 0.0–3.0 cm ML fed on the Euphausiacea group, then squids in the size interval between 6.1 and 9.0 cm ML

fed on fish, and in the size interval between 9.1 and 21.0 cm ML they fed on *P. multidentata* and the amphipod *A. blossevillei*. Fish were important in the size interval between 9.1 and 18.0 cm ML and *B. glaciale*, *C. sloani* and *Lestidiops* sp. were the main prey species. The fish *Lestidiops* sp. was found in the stomach contents of squid in the size interval between 9 and 18 cm ML, and its %FO increased according to the squid size. The squid group was found in the diet of squid between 9.1 and 18.0 cm.

T. sagittatus squid ranged between 9 and 48 cm ML. Squids between 9.1 and 15.0 cm ML fed on *G. maxillaris* larvae, *Plesionika* sp. and *P. sedentaria*, and squids between 15.1 and 36.0 cm ML fed on a greater number of prey items (Table 4). The amphipod *P. sedentaria* was the main prey found in the size interval between 12.1 and 36.0 cm ML, and the crustaceans *P. multidentata* and *Pasiphaea sivado* were identified in the size interval between 15.1 and 33.0 cm ML. Squid between 30.1 and 48.0 cm ML fed on Penaeidae, Hippolytidae, Pandalidae and Galatheididae crustaceans. The myctophid fish were identified in the stomach contents in the size interval between 9.1 and 12.0, 15.1 and 18.0 cm, and between 24 and 36 cm ML, and *C. maderensis* and *L. pusillus* were the main myctophid species. The paraplepididae *A. risso* was also important in the size interval between 18.1 and 33.0 cm ML. Molluscs were generally found as prey in the diets of *T. sagittatus* and *I. coindetii*, and *A. lichtensteinii* was the main prey species identified in the stomach contents of squids between 15.1 and 30.0 cm ML. We also identified plastic thread in the stomach contents of two squid of 30.1–36.0 cm ML (Table 4).

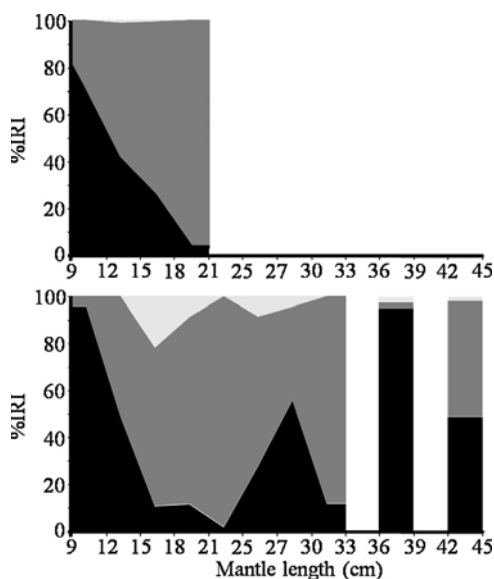


Fig. 4. Percentage of the IRI by interval size for *I. coindetii* (upper graphic) and *T. sagittatus* (lower graphic). Black area represents fish, gray area represents crustaceans and the light gray area represents the squid group.

3.4. Common prey items in *I. coindetii* and *T. sagittatus*

Six fish and three crustaceans were the main prey items for both squid species. The results of the statistical analysis are shown in

Table 4
 Most important prey species, organized by squid mantle length (ML) and percentage of frequency of occurrence (%FO), identified in the diet of *I. coindetii* and *T. sagittatus*.

Prey	%FO by ML size interval cm. <i>I. coindetii</i> and <i>T. sagittatus</i>																					
	2.7-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21	21-24	24-27	27-30	30-33	33-36	36-39	39-42	42-45	45-48						
Cordata			100	68.4	100	59.4	57.1	60	40	20	40	33.3	66.7	66.7	83.3	100				100		
Actinopterygii																						
Aulopiformes																						
Paralepididae																						
<i>Arctozemus risso</i>					20	3.1		3.3		10		16.7		25	16.7							
<i>Lestidiops</i> sp.				5.3	20	7.8		13.3														
Myctophiformes																						
Myctophidae																						
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>					40	1.6		13.3				8.3		16.7	16.6							
<i>Lampanyctus pusillus</i>						1.6		10	10					8.3		50						
<i>Myctophum punctatum</i>				5.3		1.6																
Stomiiformes																						
Stomiidae																						
<i>Chauliodus sloani</i>				10.5		6.3						8.3										
Sternoptychidae																						
<i>Maurolicus muelleri</i>				5.3		3.1	14.3	3.3		5				8.3								
Gonostomatidae																						
<i>Gonostoma elongatum</i>								3.3	10													
<i>Gonostoma denudatum</i>							14.3			5										100		
Crustacea	100			47.4	40	50.0	71.42	66.7	80	40	70	83.3	75	66.7	83	50			50		100	
Amphipoda																						
Phrosinidae																						
<i>Anchylomera blossevillei</i>				5.3		9.4		13.3	40		5	16.7										
<i>Phrosina semilunata</i>									10		5	11.1		8.3								
Phronimidae																						
<i>Phronima sedentaria</i>							28.6		40		15	11.1	8.3	8.3	16.7							
Decapoda																						
Pasiphaeidae																						
<i>Pasiphaea multidentata</i>				26.3		34.4		43.3	10	20	20		8.3	25	33							
<i>Pasiphaea sivado</i>						3.1		6.7	10	20		22.2		16.7	17							
Mollusca				15.8	10.9			13.3	40		15	5.5	25	33.3	50					50		100
Cephalopoda																						
Teuthida																						
Ommastrephidae																						
<i>Illex coindetii</i>								3.3		5	5.5			8.3								
Onychoteuthidae																						
<i>Ancistroteuthis lichtensteini</i>									10			16.7	8.3									
Total of stomach analyzed	1		2	19	5	64	7	30	10	5	19	18	12	12	6				2	2		1

Table 5

Frequency of occurrence (FO) of the most important prey items in both squid species and statistical comparisons. Significance value $p = 0.05$.

Prey	FO		χ^2	p
	<i>I. coindetii</i>	<i>T. sagittatus</i>		
Fish group	72	84	1.5	n.s.
<i>Arctozenus risso</i>	3	22	10.70	*
<i>Lestidiops</i> sp.	10	2	8.36	*
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	5	7	0.01	n.s.
<i>Lampanyctus pusillus</i>	4	3	0.59	n.s.
<i>Chauliodus sloani</i>	6	1	5.37	*
<i>Maurolicus muelleri</i>	4	3	0.59	n.s.
Crustacean group	64	172	5.81	*
<i>Anchylomera blossevillei</i>	11	13	0.09	n.s.
<i>Pasiphaea multidentata</i>	41	15	26.20	*
<i>Pasiphaea sivado</i>	5	22	7.25	*

n.s., not significant.

* Indicates differences between species.

Table 5. Myctophidae and Paralepididae fish were the main families in both species, *L. pusillus* and *C. maderensis* were the main myctophid prey species but there was no significant difference between the diet of *I. coindetii* and *T. sagittatus*. The Stomiidae *C. sloani* and the Paralepididae *A. risso* and *Lestidiops* sp. were the three prey species that represented significant differences in the diet of the two squid species. *Lestidiops* sp. and *C. sloani* had a significant importance for *I. coindetii* and *A. risso* for *T. sagittatus*. *P. multidentata* and *P. sivado* were the crustacean prey items that represented a significant difference in the feeding habits of the two squid. According to the analysis of contingency tables *P. multidentata* had a large significance for *I. coindetii* and *P. sivado* for *T. sagittatus*.

4. Discussion

The ommastrephid squid species sampled in this study play a typical trophic role as they use a large diversity of resources, as previously reported by Coll et al. (2012). We inferred that at the time (daytime hour) when the squids were caught *I. coindetii* was feeding, because all the squid caught contained prey remains in their stomachs; however, this was not true for *T. sagittatus* (58% of the squids sampled contained prey remains in their stomachs) (Fig. 2). It is difficult to assess whether the variation was due to differences in squid size, the prey availability, or resulting from the sampling method used (bottom trawl), but it could be the result of the deeper distribution of this squid. It seems that *T. sagittatus* preys actively in deeper waters, where the largest concentrations of this squid are found (Quetglas et al., 1998). Although there were differences in the sampled stomachs, both squids fed on fish, crustaceans and molluscs, like other cephalopods species, classifying them as opportunistic and voracious organisms (Sánchez, 1982a; Sánchez et al., 1998; Lordan et al., 2001; Quetglas et al., 1999; Fanelli et al., 2012). These characteristics in the feeding habits could lead to a predation focused on the most readily available prey species.

This study highlights the particular importance of the crustacean *P. multidentata* and the amphipods *A. blossevillei* and *P. sedentaria* in the diets of *I. coindetii* and *T. sagittatus* (Table 1), which were the main prey items. *P. multidentata* was the first feeding resource for both squid species and its presence in their diets could be due to its high abundance in densely concentrated patches in the water column (Abelló et al., 1988) of the middle slope community (Cartes et al., 1994). *A. blossevillei*, *P. sivado* and *Lestidiops* sp. represented another important part of the diet of *I. coindetii*, whereas *P. sedentaria* and *A. risso* substitute them in the diet of *T. sagittatus*. These trophic habits suggest that the distribution of the two squids is probably affected by the availability of feeding resources in the

water column. As *A. blossevillei* and *P. sedentaria* have similar swimming capacities (24.9 m/h and 22 m/h respectively) (Ponomaryova and Suslyayev, 1980) other factors unrelated to their vertical movement capacity probably influence the predation of *I. coindetii* in the upper water and *T. sagittatus* in deeper waters.

The results show that *T. sagittatus* has a wide trophic spectrum, resulting from a wide vertical and horizontal distribution (Quetglas et al., 1998), and therefore *T. sagittatus* can feed on species which have a deeper distribution, like the squid *H. reversa* and *A. lichtensteini*. However, both squid species can be found at depths between 200 and 500 m and preying on the same feeding resources. This is reported in this work and by Piatkowski et al. (1998), who found that *T. sagittatus* caught near the coast fed on benthic preys, which are common feeding resources of *I. coindetii* (Castro and Hernández-García, 1995). It is important to note that although the two squid species can be found in the same water layer, this does not mean that they are interacting at the same time. Therefore, the interspecific predation was not important as only two *T. sagittatus* fed on *I. coindetii* and one *I. coindetii* fed on *T. sagittatus*, which could be a result of the narrow depth range that the two species have in common. Given this result, it seems likely that the two squid species do not feed at the same time in the same water layer.

The diet of *T. sagittatus* was composed by 49 prey items, and the diet of *I. coindetii* was composed by 34. This difference in prey items is because *T. sagittatus* is larger (Table 5) and because the two squid species have a different distribution in the water column. When the two squid species were in the same size interval, between 9.1 and 21.0 cm ML, their feeding habits varied in two prey items (*I. coindetii* fed on 11 prey items while *T. sagittatus* fed on 13 prey items); these two preys were the amphipod *P. sedentaria* and the squid *A. lichtensteini*, which were found in the stomach contents of *T. sagittatus*. These species have a deeper distribution (Cartes et al., 1994), which promotes the predation of *T. sagittatus* in deeper water (Sánchez, 1982a; Piatkowski et al., 1998). In addition, the increase in size of the squid species is an important factor determining prey selection (Castro and Hernández-García, 1995; Sánchez et al., 1998). The results of the IRI and %FO by size showed that the diet of squid less than 9 cm ML was composed mainly by little crustaceans, then it changed to fish and crustaceans in the size range between 9 and 15 cm ML. *T. sagittatus* larger than 21 cm ML fed on gadiform fish and bigger Pandalidae crustaceans, which means an addition of new preys to an already existing prey spectrum coinciding with that described by Piatkowski et al. (1998) for *T. sagittatus* in the central eastern Atlantic.

The analysis of the %FO showed that there were fifteen common prey species in the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus*, which suggests that these species are easy to prey on and they may also be abundant in the midwater zone; however, they did not have the same importance for each squid. The fifteen prey species correspond to mesopelagic fish, decapod crustaceans and amphipods, which form dense patches at different levels in the water column, mainly in the epipelagic zone (Abelló et al., 1988; Hopkins and Sutton, 1998; Cartes et al., 1994), which seems to be the depth at which the squid species mainly feed (Quetglas et al., 1999; Sánchez, 1982b). These characteristics of the feeding resources resulted in *I. coindetii* feeding mainly on *Lestidiops* sp., *C. sloani* and *P. multidentata*, while *T. sagittatus* fed on *A. risso* and *P. sedentaria*. This suggests active predation during the squids' vertical migration to deeper water layers where these preys are abundant.

Finally, and as a conclusion, these results show that the feeding habits of *I. coindetii* and *T. sagittatus* include a high number of prey species of fish, crustaceans and molluscs. The two squid used similar feeding resources and the most important prey species were *P. multidentata*, *A. blossevillei* and *P. sedentaria*. The dynamics of these prey species means that these squids show different trophic

behavior. Moreover, they feed at different depths, which minimize competition.

Acknowledgements

We would like to thank Giuliano Petroni for his support during collection and transport of samples to the Institut de Ciències del Mar. Thanks to Katherine Stonehouse and Jeremy Hand for their support and observations on the English version. This work is based on the PhD thesis in Marine Science by Rigoberto Rosas-Luis. His doctoral degree is supported by CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México). This study was partially funded by the research project CALOCEAN-2 (AGL2012-39077) by the Ministry of Economy and Competitiveness of Spain.

References

- Abelló, P., Valladares, F.J., Castellón, A., 1988. Analysis of the structure of decapod crustaceans assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Mar. Biol.* 98, 39–49.
- Arkipkin, A.I., Middleton, D.A.J., 2002. Inverse patterns in abundance of *Illex argentinus* and *Loligo gahi* in Falkland waters: possible interspecific competition between squid? *Fish. Res.* 59, 181–196.
- Breiby, A., Jobling, M., 1985. Predatory role of the flying squid *Todarodes sagittatus* in North Norwegian waters. *NAFO Sci. Counc. Stud.* 9, 125–132.
- Cailliet, G.M., 1976. Several approaches to the feeding ecology of fishes. In: Simenstad, C.A., Lipovsky, S.J. (Eds.), *Fish Food Habits Studies*. 1st Pacific Northwest Technical Workshop Proceedings. Astoria, OR, October 13–15, University of Washington. Washington Sea-Grant Publications, Seattle, pp. 1–13.
- Cartes, J.E., Company, J.B., Maynou, F., 1994. Deep-water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean: influence of submarine canyons and season. *Mar. Biol.* 120, 221–229.
- Castriota, L., Finoia, M.G., Campagnuolo, S., Romero, T., Potoschi, A., Andaloro, F., 2008. Diet of *Tetrapturus belone* (Istiophoridae) in the central Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 88 (1), 183–187.
- Castro, J.J., Hernández-García, V., 1995. Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behavior and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetii*. *Sci. Mar.* 59 (3–4), 347–355.
- Clarke, M.R., 1986. *A Handbook for the Identification of Cephalopod Beaks*. Clarendon Press, Oxford, 273 p.
- Clarke, M.R., Kristensen, T.R., 1980. Cephalopods beaks from the stomachs of two northern bottlenosed whales (*Hyperoodon ampullatus*). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 60, 151–156.
- Coll, M., Navarro, J., Olson, R.J., Christensen, V., 2012. Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of food-web models. *Deep-Sea Res. II*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.08.020>.
- Crow, M.E., 1981. Some statistical techniques for analyzing the stomach contents of fish. In: Cailliet, G.M., Simenstad, C.A. (Eds.), *Gut-shop'81, Fish Food Habits Studies*. Proceedings of the Third Pacific Workshop. December 6–9, Pacific Grove, CA, University of Washington. Washington Sea-Grant Publications, Seattle, pp. 8–15.
- Fabry, V.J., Seibel, B.A., Feely, R.A., Orr, J.C., 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* 65, 414–432.
- Fanelli, E., Cartes, J.E., Papiol, V., 2012. Assemblage structure and trophic ecology of deep-sea demersal cephalopods in the Balearic basin (NW Mediterranean). *Mar. Freshwater Res.* 63, 264–274.
- Hopkins, T.L., Sutton, T.T., 1998. Midwater fishes and shrimps as competitors and resource partitioning in low latitude oligotrophic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164, 37–45.
- Jereb, P., Roper, C.F.E., 2010. *Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date*, vol. 2. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes 4 (2), 262.
- Karakulak, F.S., Salman, A., Oray, I.K., 2009. Diet composition of the Bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean Sea, Turkey. *J. Appl. Ichthyol.* 25, 757–761.
- Lipinski, M.R., Underhill, L.G., 1995. Sexual maturation in squid: quantum or continuum? *S. Afr. J. Mar. Sci.* 15, 207–223.
- Lleonart, J., 1990. *La Pesquería de Cataluña y Valencia: descripción global y planteamiento de bases para su seguimiento* (Final Report. EEC DG XIV-CSCIC, 849 p.).
- Lombarte, A., Chic, Ò., Parisi-Baradad, V., Olivella, R., Piera, J., García-Ladona, E., 2006. A web-based environment from shape analysis of fish otoliths. The AFORO database. *Sci. Mar.* 70, 147–152.
- Lordan, C., Collins, M.A., Key, L.N., Browne, E.D., 2001. The biology of the ommastrephid squid, *Todarodes sagittatus*, in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 81, 299–306.
- Massuti, E., Deudero, S., Sánchez, P., Morales-Nin, B., 1998. Diet and feeding of dolphin (*Coryphaena hippurus*) in western Mediterranean waters. *Bull. Mar. Sci.* 63 (2), 329–341.
- Mauchline, J., 1984. In: Doris, M., Kermack, P.S.K., Barnes (Eds.), *Euphausiid, Stomatopod and Leptostracan Crustaceans*. The Linnean Society of London, London, p. 91.
- Overholtz, W.J., Link, J.S., Suslowicz, L.E., 2000. Consumption of important pelagic fish and squid by predatory fish in the northeastern USA shelf ecosystem with some fishery comparisons. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 1147–1159.
- Peristeraki, P., Tserpes, G., Lefkaditou, E., 2005. What cephalopod remains from *Xiphias gladius* stomach can imply about predator–prey interactions in the Mediterranean Sea? *J. Fish Biol.* 67, 549–554.
- Piatkowski, U., Hernández-García, V., Clarke, M.R., 1998. On the biology of the European flying squid *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798) (Cephalopoda, Ommastrephidae) in the Central Eastern Atlantic. In: Payne, A.I.L., Lipinski, M.R., Clarke, M.R., Roeleveld, M.A.C. (Eds.), *S. Afr. J. Mar. Sci.*, vol. 20, pp. 375–383.
- Pierce, G.J., Valavanis, V.D., Guerra, A., Jereb, P., Orsi-Relini, L., Bellido, J.M., Katara, I., Piatkowski, U., Pereira, J., Balguerías, E., Sobrino, I., Lefkaditou, E., Wang, J., Santurtun, M., Boyle, P.R., Hastie, L.C., MacLeod, C.D., Smith, J.M., Viana, M., González, A.F., Zuur, A.F., 2008. A review of cephalopod–environmental interactions in European Seas. *Hydrobiologia* 612, 49–70.
- Ponomaryova, L.A., Suslyayev, A.S., 1980. On the movement of some planktonic organisms. *Oceanology* 20 (2), 301–305.
- Quetglas, A., Alemany, F., Carbonella, A., Merella, P., Sánchez, P., 1998. Some aspects of the biology of *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Balearic Sea (Western Mediterranean). *Sci. Mar.* 62 (1–2), 73–82.
- Quetglas, A., Alemany, F., Carbonell, A., Merella, P., Sánchez, P., 1999. Diet of the European flying squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Balearic Sea (western Mediterranean). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79, 479–486.
- Rasero, M., Gonzalez, A.F., Castro, B.G., Guerra, A., 1996. Predatory relationships of two sympatric squid *Todaropsis eblanae* and *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Galician waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 76, 73–87.
- Rosas-Luis, R., Salinas-Zavala, C.A., Koch, V., del Monte-Luna, P., Morales-Zarate, M.V., 2008. Importance of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol. Model.* 218, 149–161.
- Salman, A., 2004. The role of cephalopods in the diet of swordfish (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Bull. Mar. Sci.* 74 (1), 21–29.
- Salman, A., Karakulak, F.S., 2009. Cephalopods in the diet of albacore, *Thunnus alalunga*, from the eastern Mediterranean. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 89 (3), 635–640.
- Sánchez, P., 1982a. Régimen alimentario de *Illex coindetii* (Verany, 1837) en el mar Catalán. *Inv. Pesq.* 46 (3), 443–449.
- Sánchez, P., 1982b. Algunos aspectos biológicos de la pota (*Todarodes sagittatus* Lamarck) de las aguas de Namibia. *Colln scient. Pap. Int. Commn. SE Atl. Fish.* 9 (2), 319–322.
- Sánchez, P., González, A.F., Jereb, P., Laptikhovskiy, V.V., Mangold, K.M., Nigmatullin, Ch.M., Ragonese, S., 1998. *Illex coindetii*. In: Rodhouse, P.G., Dawe, E.G., O'Dor, R.K. (Eds.), *Squid Recruitment Dynamics: The Genus Illex as a Model, the Commercial Illex Species and Influences on Variability*. FAO Fisheries Technical Paper, vol. 376, pp. 59–76.
- Santos, M.B., Clarke, M.R., Pierce, G.J., 2001. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. *Fish. Res.* 52, 121–139.
- Sars, G.O., 1899. *An Account of the Crustacea of Norway*. The Bergen Museum, *Isopoda*, 270 p.
- Smale, M.J., Watson, G., Hecht, T., 1995. Otolith atlas of southern African Marine Fishes. In: *Ichthyological Monographs*. J.L.B. Institute of Ichthyology, 1, 253 pp.
- Tuset, V.M., Lombarte, A., Assis, C.A., 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Sci. Mar.* 72 (S1), 7–198.
- Zariquiey-Alvarez, R., 1986. *Crustáceos Decápodos Ibéricos*. Investigación Pesquera, 32, 510 p.

