

Los Nautilus de papel (Cephalopoda: Argonautidae) del Pacífico sur mexicano

Oscar Illescas Espinoza¹, María del Carmen Alejo Plata^{2*}, Miguel Ángel Ahumada Sempoal², Juan Francisco Meraz Hernando² & Rolando Cardeña López²

Resumen

Los argonautas son extensamente reconocidos por las hermosas conchas blancas de las hembras encontradas en playas de todo el mundo. Recientemente, se les ha considerado como indicadores de acidificación del océano, así como de las tendencias del calentamiento global. El conocimiento de su biología y ecología es sorprendentemente limitado, a pesar de que son muy abundantes en el contenido estomacal de depredadores. A partir del análisis de contenido estomacal de cinco especies de peces (*Euthynnus lineatus*, *Thunnus albacares*, *Istiophorus platypterus*, *Coryphaena hippurus*, *Carcharhinus falciformis*) provenientes de la pesca artesanal de Oaxaca, México, en el periodo 2004-2007 y en 2016, se presenta información sobre la morfología de los aparatos reproductor y digestivo, picos y rádula, así como datos biológicos sobre las especies de argonautas que habitan en el Pacífico sur mexicano. En 535 estómagos analizados, los argonautas fueron la presa más recurrente entre los pulpos (98%) y el segundo grupo más importante de cefalópodos (35%) después de los calamares. Las hembras completas correspondieron a *Argonauta argo* (20.8%), *Argonauta nouryi*, con sus morfotipos *Argonauta cornuta* (29.3%) y *Argonauta nouryi* (16.3%), y *Argonauta sp.* (33.6%). *Argonauta sp.* presentó

Abstract

Female argonauts are widely recognized for their beautiful white shells found on beaches around the world. They are known as paper nautilus. They are also considered useful indicators of acidification and of global warming trends. Although they occur in large numbers in the stomach of predators, their biology and ecology is surprisingly very little known. Based on the analysis of stomach contents of five species of fish (*Euthynnus lineatus*, *Thunnus albacares*, *Istiophorus platypterus*, *Coryphaena hippurus*, *Carcharhinus falciformis*) from artisanal fisheries along the coast of Oaxaca, collected in 2004-2007 and in 2016, this paper presents information and biological data on the argonaut species in the southern Mexican Pacific. A total of 535 stomachs were examined, and the argonauts were the most common prey among octopuses (98%) and the second most important group among cephalopods (35%) after the squid. Complete females belonging to *Argonauta argo* (20.8%), *A. nouryi* with its morphotypes *A. cornuta* (29.3%) and *A. nouryi* (16.3%), and *Argonauta sp.* (33.6%) were observed. The latter presented characteristics corresponding to *Argonauta hians*; however, to date, this species has not been recorded in the eastern Pacific. This work reveals the value of the pelagic predators

¹ Licenciatura en Biología Marina, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel 70902, Oaxaca, México.

² Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel, Ciudad Universitaria, Puerto Ángel 70902, Oaxaca, México.

* Autor de correspondencia: plata@angel.umar.mx (MCAP)

características descritas para *Argonauta hians*; sin embargo, hasta el momento esta especie no ha sido registrada en el Pacífico oriental tropical. En este trabajo queda de manifiesto el valor de los depredadores pelágicos como "muestreadores" biológicos para obtener información sobre la biogeografía de los argonautidos, siendo el primer estudio de especies del Pacífico oriental tropical que integra la morfología de los aparatos reproductor y digestivo, pico, rádula y la concha de papel.

Palabras clave: Pacífico nororiental tropical, pulpos epipelágicos, *Argonauta argo*, *Argonauta hians*, *Argonauta nouryi*, *Argonauta cornuta*.

as biological samplers for obtaining information on the biogeography of the argonautids. This is the first study in the eastern tropical Pacific that integrates the morphology of the reproductive and digestive apparatuses of these species, as well as the peak, radula, and shell.

Key words: Northeastern tropical Pacific, epipelagic octopods, *Argonauta argo*, *Argonauta hians*, *Argonauta nouryi*, *Argonauta cornuta*.

Introducción

Los pulpos ocupan un lugar prominente en la cultura. Desde tiempos de la civilización Minoica (3000 a 1050 años A.C.) les conferían un significado relacionado con la muerte y la vida después de la muerte y eran elegidos para adornar jarrones con relieve (Alberti 2013). Los argonautas son una familia de pulpos pelágicos que habitan los océanos tropicales y templados de todo el mundo (Finn 2013), a pesar de ello, son todo un enigma y, a la fecha, se sabe poco sobre su biología. Aristóteles (300 años A.C.) estudió su comportamiento y Julio Verne les dedicó varias líneas en veinte mil leguas de viaje submarino (<http://www.biblioteca.org.ar/libros/656610.pdf>); también hay un poema dedicado a la madre argonauta (Moore 1940, <https://www.poets.org/poetsorg/poem/paper-nautilus>).

Los argonautas, conocidos como nautilus de papel (Sucksangchan *et al.* 2009, Finn 2013), se encuentran en aguas templadas y tropicales de todo el mundo. Las hembras tienen una concha blanca translúcida y quebradiza que funciona como una cámara de ovoposición para la protección de los huevos. Es construida de calcita-Mg a partir de una glándula especializada que se encuentra en los extremos distales del primer par de brazos dorsales (Smith *et al.* 2012). La hembra de argonauta, a diferencia de los moluscos, no se encuentra

unida a la concha, manteniéndola en su lugar usando las ventosas de los brazos, y las umbrelas del primer par de brazos se expanden para cubrir toda la superficie exterior de la concha (Finn 2009). La hembra de argonauta utiliza la concha para atrapar el aire de la superficie y encerrarlo, así contrarresta el peso corporal, lo que le permite sin esfuerzo ascender o hundirse (Finn & Norman 2010).

Los argonautas presentan un dimorfismo sexual extremo, siendo los machos de no más de 2 cm de longitud de manto (1:12 la longitud del manto de la hembra) y nunca producen concha (Finn 2009). Poseen un brazo hectocotilizado muy desarrollado que permanece encerrado en un saco bajo el ojo izquierdo y durante la cópula se desprende (Guerra 1992). Una hembra puede contener de uno a varios hectocotilos envueltos entre las branquias o sobre los huevos, llegando incluso a encontrarse machos intactos dentro de las conchas (Finn 2014).

El desconocimiento del cuerpo blando de los argonautas llevó a un sistema taxonómico para la familia basado únicamente en la concha. Sin embargo, la enorme plasticidad en la forma de esta concha entre especies ha causado confusión a los taxónomos a lo largo de los años, lo que ha dado lugar a 50 especies consideradas hoy como sinónimos (Finn 2013). La familia Argonautidae está compuesta por

un único género, *Argonauta*, con cuatro especies: *Argonauta nouryi* Lorois, 1852; *Argonauta argo* Linnaeus, 1758; *Argonauta hians* Lighthfoot, 1786 y *Argonauta nodosa* Lighthfoot, 1786 (Finn 2014). Se reconocen tres especies para México: *A. argo* y *A. hians* en el golfo de México (Salcedo-Vargas 1991, Voss 1956); *A. argo* y *A. nouryi* en el océano Pacífico (Finn 2014).

Los argonautas raramente se encuentran vivos, pero su frecuencia en los estómagos de los depredadores y los reportes de varamientos en masa sugieren que son abundantes (Nesis 1977, Rosa & Seibel 2010, Vidal *et al.* 2010). Remanentes de argonautas han sido recuperados en estómagos de una amplia gama de depredadores, incluyendo calamares, peces óseos, tiburones, mamíferos marinos, pingüinos y otras aves marinas (Boyle & Roadhouse 2005). Los argonautas son carnosos y de fácil digestión, la concha es muy delicada y se fragmenta fácilmente. Los picos quitinosos son los más usados para la identificación porque resisten la digestión y mantienen su forma; sin embargo, al no existir claves por especie la identificación se limita al nivel de género.

La principal fuente de datos para evaluar la presencia, la distribución y la abundancia de los cefalópodos es el análisis de los contenidos estomacales de depredadores dominantes, obtenidos principalmente de la pesca comercial. En el norte del Pacífico mexicano y en el golfo de California, los argonautas se encuentran en grandes números en la dieta de algunos peces depredadores tope (Dunning *et al.* 1993, Rosas-Alayola *et al.* 2002, Arizmendi *et al.* 2006, Markaida & Sosa Nishizaki 2010, Osuna-Peralta *et al.* 2014).

A partir del análisis de contenido estomacal de peces pelágicos (*Euthynnus lineatus*, *Thunnus albacares*, *Istiophorus platypterus*, *Coryphaena hippurus*, *Carcharhinus falciformis*) provenientes de la pesca artesanal del estado de Oaxaca, se presentan las características morfológicas de los aparatos reproductor y digestivo, así como del pico, de la rádula y de la concha de las especies de argonautas que habitan en el Pacífico sur mexicano.

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio corresponde al estado de Oaxaca que incluye la parte centro-oeste del golfo de Tehuantepec y se localiza dentro de la región oceanográfica conocida como Pacífico nororiental tropical. En el golfo, la plataforma continental se ensancha hacia el este, alcanzando una amplitud máxima de 106.8 km a los 93-94°W, y se reduce hacia el oeste, con una amplitud mínima de aproximadamente 17.8 km a los 95.5°W, con un talud pronunciado, donde se pueden alcanzar profundidades mayores a los 4000 m a corta distancia de la línea de costa.

Obtención de muestras y de datos

El área de muestreo comprendió las principales zonas de desembarco de la pesca ribereña del estado de Oaxaca: Puerto Escondido, Puerto Ángel, Santa Cruz Huatulco y Bahía Chipehúa (Fig. 1). Los equipos de pesca activos utilizados fueron: curricanes y rapalas para el barrilete negro, *E. lineatus* y el atún aleta amarilla, *T. albacares*; el palangre modificado con boyas para atún aleta amarilla, el pez vela, *I. platypterus* y el dorado, *C. hippurus*; mientras que los equipos pasivos como los palangres (cimbras) y las redes de enmalle se usaron para tiburón (principalmente *C. falciformis*), aunque incidentalmente también se capturaron pez vela y dorado. En muestreos mensuales de 2004 a 2007 y en 2016 se recolectaron 535 estómagos (37 de barrilete, 48 de vela, 34 de atún, 23 de dorado y 32 de tiburón).

Trabajo de laboratorio y análisis de datos

Los estómagos fueron inmediatamente removidos de los peces y se mantuvieron en frío hasta llegar al laboratorio donde fueron abiertos cuidadosamente. Cuando se encontraron argonautas o sus restos, estos se preservaron en etanol al 70% con unas gotas de glicerol. La identificación se realizó sobre la base del número de lamelas por hemibranchia, la morfología de los aparatos reproductor y digestivo, con énfasis en la glándula de la tinta, y

la morfología del *caecum*. Se usaron argonautas completos (organismo y concha) como referencia para identificar aquellos organismos sin concha, parcialmente digeridos, y los picos. Los ejemplares, picos y conchas, se depositaron en la colección de cefalópodos de la Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México (CEPHA-1167 a 1202).

Las biometrías del cuerpo y de la concha se obtuvieron de acuerdo a Finn (2013). Todas las mediciones se realizaron en organismos preservados. Se presentan los intervalos de medidas y los índices morfológicos. Los índices son útiles para ayudar en la comparación entre organismos de diferente tamaño. A cada organismo se le extrajo la masa bucal que fue transferida a hipoclorito de sodio al 30% en agua destilada para limpiar los picos y las rádulas. Después de la extracción fueron enjuagados en agua destilada y almacenados en etanol al 70% en agua destilada con gotas de glicerol. Las mediciones fueron obtenidas con una precisión de 0.1 mm; se midió la longitud del capuchón en la mandíbula superior (UHL, en inglés) y en la inferior (LHL, en inglés).

Estas dimensiones fueron elegidas debido a la facilidad de medición, por presentar diferentes opciones dependiendo de la condición del pico y para facilitar la comparación entre especies y con trabajos previos.

Se emplearon regresiones lineales para describir la relación entre la longitud del manto (LM) y la dimensión del pico (UHL o LHL) para cada especie: $Y = c + mX$; donde Y es la variable dependiente (LM) y X es la variable independiente (UHL o LHL).

Resultados

Se revisaron 535 estómagos de peces depredadores, 37% con alimento. De estos 70% contenían argonautas. Estos fueron la presa más significativa entre los pulpos (98%) y el segundo grupo más importante de cefalópodos (35%) después de los calamares. En la mayoría de estómagos, únicamente se encontró picos. Se examinaron 208 hembras, 28 (13.5%) correspondió a ejemplares con concha y huevos. Las hembras completas correspondieron a 43 individuos de *Argonauta argo*

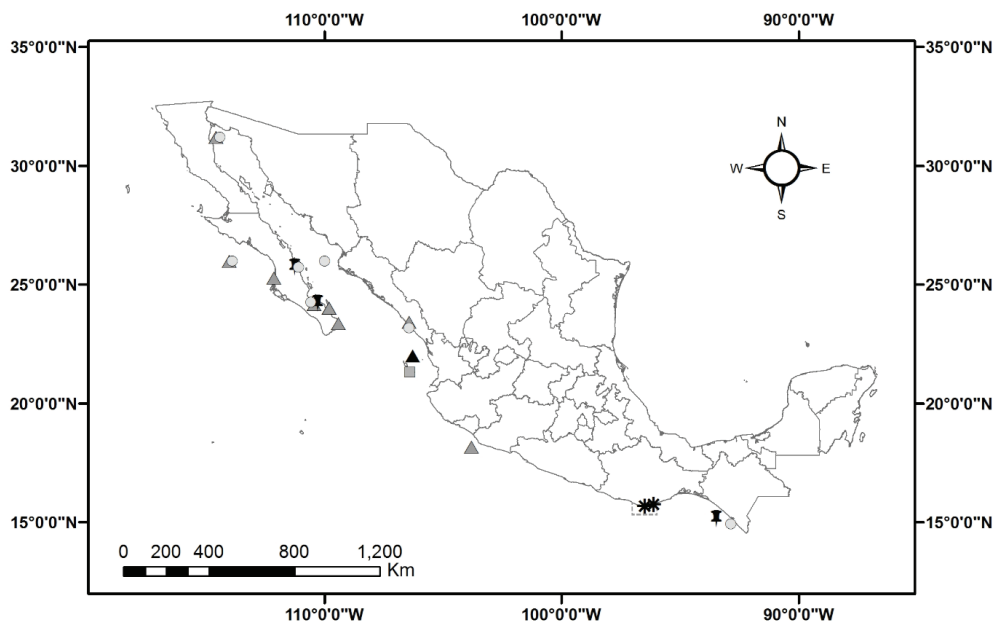


Figura 1. Ubicación de puntos de muestreo en la costa del Pacífico de México y el golfo de California. *A. nouryi*: (▲) Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH), (▲) Scripps Institute of Oceanography (SIOBIC); *A. argo*: (■) SBMNH; *A. cornuta*: (●) SBMNH; *A. hians*: (■) Hoyle (1904); presente estudio: *Argonauta* sp (*), *A. nouryi*, *A. cornuta* y *A. argo* (⋈).

(20.8%), 61 del morfotipo *Argonauta cornuta* (29.3%) y 34 de *Argonauta nouryi* (16.3%), así como 70 *Argonauta* sp. (33.6%). Las hembras pequeñas inmaduras y carentes de concha se encontraron en estómagos de barrilete y pez vela. Las biometrías de los cuerpos blandos así como el conteo de hectocotilos y lamelas se presentan en la tabla I. Para cada especie se muestran esquemas de los aparatos reproductivo y digestivo (Fig. 2-4).

Las hembras de *A. cornuta* y *A. nouryi* se encontraron maduras, con tallas de 15 a 55 mm LM. Las hembras catalogadas como *Argonauta* sp. tuvieron medidas de LM de 10 a 45 mm (Fig. 2). La única hembra registrada con concha presentó huevos y embriones en diferentes fases de desarrollo. Se observaron de uno a tres hectocotilos sobre las branquias de estas hembras y, sobre el ovario, filamentos de penes.

Tabla I. Recuentos e índices para hembras de *A. nouryi*, *A. cornuta*, *A. argo* y *A. sp.* del Pacífico sur de México. Abreviaciones: LDM, Longitud dorsal del manto; LVM, longitud ventral del manto, IMA, índice ancho del manto, IAC, índice ancho cabeza, IMC, índice manto cabeza; IDO, índice diámetro ojo; FB, fórmula brazos; ILB2, índice longitud brazo 2; ILB3, índice longitud brazo 3; ILB4, índice longitud brazo 4; I IB 4/2, índice longitud brazo 4/2; WF, fórmula umbrella; FLI, índice longitud sifón; GC, número de lamelas por hemibranchia.

Especies	<i>A. nouryi</i>	<i>A. cornuta</i>	<i>Argonauta</i> sp.	<i>A. argo</i>
Número	34	61	70	43
Talla brazos	2>4	2>4	2>4	4>2
LDM	13.9-24.1-50.8	10.9-24.3-44.6	6.2-23-41.1	11.6-16.2-18.9
LVM	14.9-21.3-39.6	8.1-18.8-32.-	4.4-18.2-35.2	9.1-13.8-19.1
IAM	44.1-52.9-57.9	47-59.3-86.9	39.9-53.7-76.8	-
IAC	30.1-33.6-39.8	28.5-59.3-55.4	26.9-44-70	-
IMC	69.1-73.9-75.8	47.6-63.4-75.4	47-81.6-100.3	-
IDO	11.2-17.9-22.1	13.9-19.1-27.1	7.1-24.3-40.3	-
FB	2≥3≥4	2≥3≥4	2≥3>4	4>2>3
ILB2	172.8-194-218.9	184.9-227.6-313.1	88-172.9-299.4	-
ILB3	142.9-156.5-165.7	101.9-227.6-319	73-139.4-301.6	-
ILB4	120.6-133.8-147.6	146.2-175.4-233.7	65.6-122.4-293.7	-
IB 4/2	61-69.3-77.3	74.6-77.6-79.1	39.9-72.3-397.8	-
WF	A≥B=D=C>E A≥E=B=D>C A=D=E=B=C	A=B=D=C=E BCADE ABDEC	A≥B≥D≥C>E	A≥D=E=B>C
FLI	41.2-56.1-61.4	40.9-56.8-74.3	35.3-59.1-96.5	-
GC	13-16	13-15	9-13	16-17
Caecum	Coloideo, estrías, una espiral	Coloideo, estrías, una espiral	Coloideo, una espiral, verticilación estrías	Coloideo, una espiral
#hectocotilo/ hembra	1-9	1-6	1-3	-
#ventosas/ hectocotilo	58-60	58-60	37-44	110

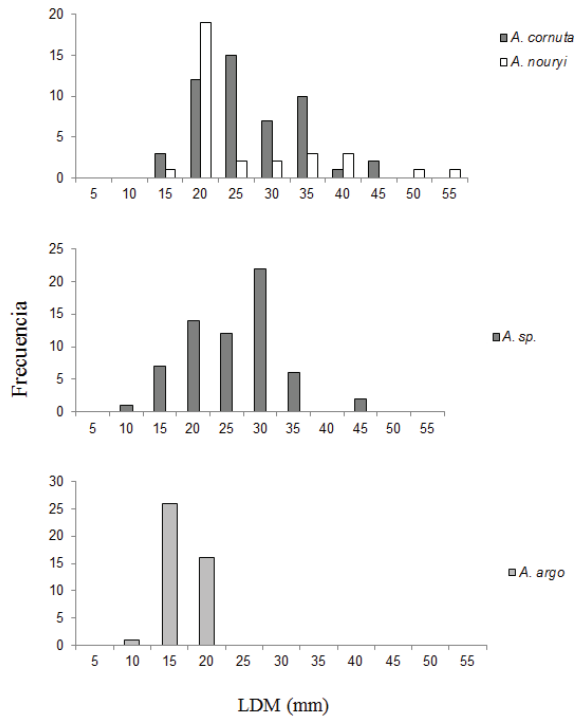


Figura 2. Distribución de tallas para las especies de argonauta en el sur del Pacífico de México.

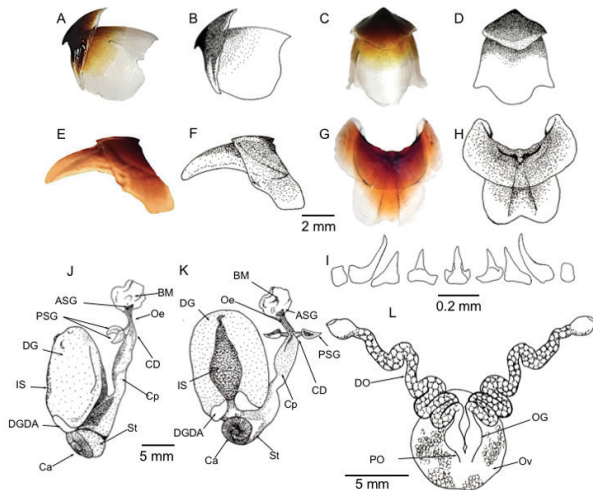


Figura 3. *Argonauta nouryi* (24.1 mm DML). A-H pico; A, B pico superior, vista lateral; C, D vista ventral; E, F pico inferior, vista lateral; G, H vista ventral; I, rádula; J, K aparato digestivo; L aparato reproductivo femenino. Abreviaciones: An-aletas anales; ASG-glándula salival anterior; BM-masa bucal; Ca-caecum; CD-divertículo del buche; Cp-Buche; DG-glándula digestiva; DO-oviducto distal; In-intestino; IS-saco de tinta; Ov-ovario; Oe-esófago; OG-glándula oviductal; PO-oviducto proximal; PSG-glándula salival posterior; St-estómago.

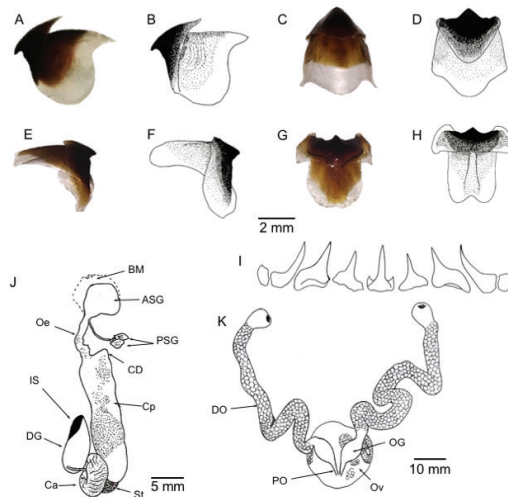


Figura 4. *Argonauta cornuta* (24.3 mm DML). A-H pico; A, B pico superior, vista lateral; C, D vista ventral; E, F pico inferior, vista lateral; G, H vista ventral; I, rádula; J, aparato digestivo; K aparato reproductivo femenino. Abreviaciones en Fig. 3.

Descripción de estructuras y biometría

Mandíbulas, rádulas y conchas - La descripción y comparación de las mandíbulas corresponden a las mandíbulas inferiores debido a que presentan las características más conspicuas.

Para la especie *A. argo* se verificó la descripción de la mandíbula realizada por Finn (2014), no se contó con datos suficientes para obtener la regresión lineal, por lo que se presenta la ecuación de Romero *et al.* 2011 (Tabla II). La rádula fue verificada de acuerdo a la descripción realizada por Smale *et al.* (1993), la cual menciona una rádula con siete dientes y dos placas marginales en cada fila transversal; todos los dientes bien desarrollados, alargados y aproximadamente de igual tamaño; diente raquídeo sin las cúspides laterales obvias (acúspide), las placas marginales relativamente bajas y ligeramente más profundas que anchas. Esta especie presenta conchas muy uniformes en sus dimensiones y en la escultura, la expresión de las nervaduras laterales puede variar ligeramente de fina a gruesa entre las conchas, costillas laterales

lisas, continuas; quilla delgada y de ancho consistente; tubérculos de la quilla de forma y tamaño consistentes.

Argonauta nouryi, fue verificada la descripción de la mandíbula realizada por Smile *et al.* (1993), la cual menciona un perfil lateral ampliamente ensanchado, rostro corto y chato, capuchón relativamente redondeado y aproximadamente con la mitad de la longitud de la cresta, alas anchas, paredes laterales que se estrechan posteriormente, margen medial posterior con ligera indentación, borde de corte con muesca y con pocos dientes pequeños o rudimentarios en los límites laterales (Fig. 3). Su concha presenta una pigmentación que comprende aproximadamente el 60% de los tubérculos de la quilla. Fuerte variación de la concha en los dos morfotipos: a) morfotipo *A. nouryi* (Fig. 6, Tabla III) con numerosas costillas finas, tubérculos de quilla reducidos y ausencia de orejas aparentes; b) morfotipo *A. cornuta* (Fig. 6, Tabla III) con un número reducido de costillas más pronunciadas, un número reducido de los tubérculos más grandes de la quilla y presencia de orejas. *A. nouryi/A. cornuta* poseen una rádula con siete dientes y dos placas marginales en cada fila transversal, todos los dientes bien desarrollados, alargados y aproximadamente de igual

tamaño, diente raquídeo simétrico, con cúspides laterales grandes las placas marginales relativamente bajas, ligeramente más profundas que anchas (presente trabajo).

Argonauta sp. posee un pico con el perfil lateral ensanchado; rostro separado, amplio y relativamente chato; capuchón relativamente corto, plano y con moderada pigmentación; alas ensanchadas y ligeramente pigmentadas; paredes laterales anchas y cuadradas; margen medial posterior con ligera indentación; borde de corte sin muesca ni dentición. La rádula presenta siete dientes y dos placas marginales en cada fila transversal (Fig. 5, Tabla II), todos los dientes bien desarrollados, alargados y aproximadamente de igual tamaño, diente raquídeo asimétrico, con cúspides laterales poco desarrolladas, placas marginales relativamente bajas y moderadas, ligeramente más profundas que anchas. Su concha es delgada y comprimida lateralmente; su color varía de blanco con tinte negro pardusco en los nódulos y costillas adyacentes a marrón claro con pigmentación marrón sobre la mayor parte de la superficie de la cáscara. Las conchas tienen quilla ancha, de 15 a 23 tubérculos prominentes, grandes y romos colocados en pares sobre la quilla (Fig. 6, Tabla III). Estas características se ajustan a la descripción de la especie *A. hians*.

Tabla II. Ecuaciones utilizadas para reconstruir la masa corporal a partir del tamaño del pico para cada especie.

Especies	Estructura	Ecuación	R ²	Referencia	No. De ind.
<i>Argonauta nouryi</i> (Morfotipo)	Mandíbula superior	DML = 6.465 UHL - 9.03	0.8	En este documento	18
<i>Argonauta cornuta</i> (Morfotipo)	Mandíbula superior	DML = 4.052 UHL + 6.76	0.8551	En este documento	21
<i>Argonauta cornuta</i> (Morfotipo)	Mandíbula inferior	DML = 11.896 LHL - 1.916	0.8333	En este documento	21
<i>Argonauta cornuta</i> + <i>Argonauta nouryi</i>	Mandíbula superior	DML = 4.447 UHL + 3.056	0.8008	En este documento	39
<i>Argonauta</i> sp.	Mandíbula superior	DML = 5.03 UHL + 5.026	0.821	En este documento	32
<i>Argonauta</i> sp.	Mandíbula inferior	DML = 12.818 LHL - 0.468	0.8033	En este documento	32
<i>Argonauta argo</i> *	Mandíbula superior	lnW = -0.545 + 3.26 * ln LHL	-	Romero <i>et al.</i> (2011)	10

Tabla III. Medidas de la concha (en mm) en hembras maduras. Abreviaciones ShL, Longitud de la concha; APL, Longitud de Abertura; ApW, Ancho de abertura; KW, Ancho de la quilla; KTH, Altura de la quilla del tubérculo; KTD, Distancia entre tubérculos. * Conchas rotas.

Especie	<i>Argonauta nouryi</i>	<i>Argonauta cornuta</i>	<i>Argonauta sp.</i>
Número	9	13*	6
LM	13.9-24.1-50.8	10.9-24.3-44.6	6.2-23.0-41.1
ShL	33.3-39.8-51.4	15.74	26.7-30.7-38.0
ApL	24.4-29.2-38.4	13.62	18.7-22.1-25.7
ApW	9.4-19.6-28.2	---	15.1-19.2-21.9
KW	8.8-10.3-19.1	6.85	5.7-7.1-8.3
KTH	1.5-2.2-3.7	---	1.5-2.3-5.0
KTD	2.4-3.8-7.6	---	2.1-3.5-6.4

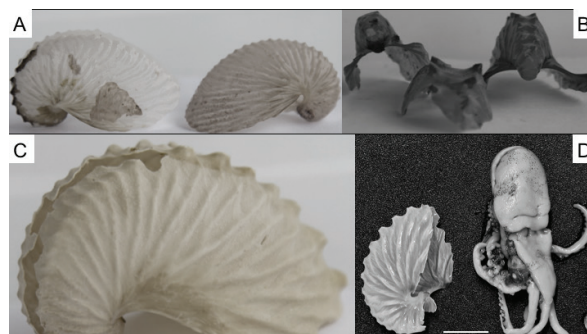


Figura 6. Conchas de argonautas. (A) *Argonauta nouryi*; (B) *Argonauta cornuta*; (C) y (D) *Argonauta sp.*

Discusión

Los argonautas, por su número y frecuencia de ocurrencia, son una de las cinco familias de cefalópodos más importantes en los contenidos estomacales de los depredadores tope que se distribuyen en el Pacífico tropical oriental. Básicamente, todos los registros sobre argonautas están relacionados con su papel como alimento de otros organismos (Abitia *et al.* 2010). Se han registrado argonautas como presas primarias en la dieta del pez vela *I. platypterus* (Rosas-Alayola *et al.* 2002, Arizmendi *et al.* 2006, Hernández-Aguilar *et al.* 2012) y representan un consumo elevado en varias especies de tiburones (por ejemplo: *Prionace glauca*, Markaida y Sosa-Nishizaki 2010; *Rhizoprionodon longurio*, Osuna-Peralta *et al.* 2014; *C. falciformis*, Cabrera-Chávez *et al.* 2010, Galván-Magaña *et al.* 2013, Duff *et al.* 2015). Aunque en menor proporción también se han registrado en el dorado *C. hippurus* (Tripp-Valdez *et al.* 2010) y en el atún aleta amarilla *T. albacares* (Olson *et al.* 2014). En la dieta de los depredadores analizados en este trabajo, los argonautas fueron los más importantes entre los pulpos y el segundo grupo de cefalópodos más importante después de los calamares. Sin embargo, son notablemente ausentes en las prospecciones de arrastre en la región (Sánchez 2003), posiblemente porque los métodos de muestreo tradicionales no son adecuados para detectar y capturar sus poblaciones.

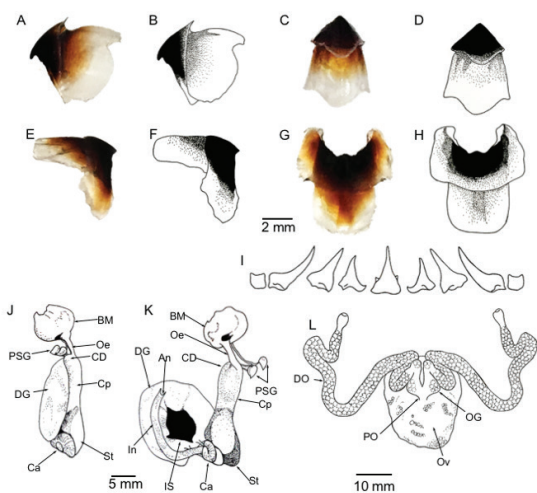


Figura 5. *Argonauta sp.* (23 mm DML). A-H pico; A, B pico superior, vista lateral; C, D vista ventral; E, F pico inferior, vista lateral; G, H vista ventral; I, rádula; J, K aparato digestivo; L aparato reproductivo femenino. Abreviaciones en Fig. 3.

El músculo blando de los cefalópodos es digerido rápidamente y, por lo general, sólo quedan los picos de los individuos como indicio de su consumo (Galván-Magaña *et al.* 2013). Además, en peces pelágicos la tasa metabólica puede ser hasta tres veces más alta que en otras especies de peces (Ware 1975); por ejemplo, la duración de la digestión en *C. hippurus* y *T. albacares* es de 6 a 18 horas (Olson & Galván-Magaña 2002). Encontrar en los estómagos de los depredadores revisados en este trabajo individuos completos con sus conchas intactas, aún llenas de huevos y embriones, sugiere que los argonautas son abundantes y se encuentran en el área de alimentación de los depredadores.

Para evitar la depredación, los argonautas han desarrollado estrategias de defensa como la tinta y el contracolor. No obstante, se alimentan cerca de la superficie, principalmente sobre presas planctónicas, y flotan con su concha haciéndose vulnerables a los depredadores epipelágicos como el dorado, el pez vela, los marlines y los túnidos (Nesis 1977). Además, las hembras forman agregaciones siendo presas muy visibles (Rosa & Seibel 2010). En los estómagos analizados se encontró hasta 18 hembras maduras con un grado mínimo de digestión, lo que sugiere que fueron consumidas juntas y que son abundantes en la zona de estudio. Vidal *et al.* (2010) reportan que los machos y hembras jóvenes sin concha se encuentran asociados a sitios poco profundos de surgencias; esto podría explicar la presencia de hembras pequeñas inmaduras carentes de concha en los estómagos de depredadores epipelágicos como el barrilete y el pez vela.

La identificación de los argonautas en los contenidos estomacales de depredadores ha presentado problemas debido a que generalmente no se encuentran las conchas completas. La determinación hasta especie basada en los picos es difícil por la carencia de claves ilustradas que integren a todas las especies y sus morfotipos. Debido a esto, la mayoría de los trabajos los reporta como *Argonauta* sp.

Argonauta argo es una especie cosmopolita y abundante (Finn 2013); sin embargo, en el

área de estudio se registró en 10% de los estómagos revisados representando el 20.8%. Los organismos identificados como *Argonauta* sp. difieren claramente de *A. argo*. Esta última se caracteriza por tener el cuarto par de brazos más largo que el segundo vs. *Argonauta* sp. que posee el segundo par de brazos más largo que el cuarto. También, *A. argo* posee 16-17 lamelas por hemibranchia vs. 9-10 lamelas en *Argonauta* sp. La presencia de una concha con numerosos tubérculos regulares y pareados en la quilla, es una característica única de *A. argo*.

Si bien *Argonauta* sp. comparte con *A. nouryi* tener el segundo par de brazos más largo que el cuarto, y menos de 16 lamelas por hemibranchia, las diferencias son notables: 9-10 lamelas vs. 13-15 en *A. nouryi*, menor número de ventosas en los brazos, así como diferencias en la morfología de la concha, pico y rádula.

Las características de los organismos registrados como *Argonauta* sp. corresponden a la descripción de *A. hians* (Finn 2013); sin embargo, la última revisión de la biogeografía de la familia (Finn 2013, 2014) remarca su ausencia en el Pacífico oriental. No obstante, algunos trabajos reportan su presencia en el sureste de California (Abbot 1968), en el sureste del golfo de California (Stadumant & Saul 2000), en el centro del Pacífico mexicano (Hoyle 1904), en Perú (Paredes *et al.* 1999) y en Chile (Rocha 1997). Con todo, Finn (2013, 2014) considera que estos reportes son erróneos y sugiere un error de identificación y una confusión con *A. nouryi*, especie restringida al Pacífico oriental. Corroborar la presencia de *A. hians* en el Pacífico mexicano requiere el análisis de un mayor número de organismos y verificar la presencia de sus paralarvas, así como apoyar estos aspectos mediante marcadores moleculares.

El interés científico en los argonautas se debía a la belleza y el misterio de su concha (Finn 2013), pero en la última década diversos trabajos han puntualizado su importancia en la red trófica pelágica (Arizmendi *et al.* 2006, Abitia *et al.* 2010, Galván-Magaña *et al.* 2013, Olson *et al.* 2014). También son considerados

indicadores útiles de condiciones oceanográficas inusuales, así como de las tendencias del calentamiento global (Guerra *et al.* 2002). La composición de calcita-Mg de la concha la hace susceptible de disolución a medida que el océano se calienta y disminuye el pH (Wolfe *et al.* 2012). Además, la concha carece de protección por mucosas o epitelio de recubrimiento y tiene una mayor proporción área-volumen de exposición (Smith *et al.* 2012). También, sus hábitos de vida pelágica los hacen particularmente vulnerables a la acidificación del océano.

En este trabajo queda de manifiesto el valor de los depredadores pelágicos como “muestreadores” biológicos para obtener información sobre la biogeografía de los argonautidos, siendo el primer estudio para las especies del Pacífico tropical oriental que integra la morfología de los aparatos reproductor y digestivo, así como del pico, rádula y concha.

Agradecimientos

A los pescadores de Oaxaca. A Ezequiel Rodríguez y Sairi León Guzmán por su ayuda en la separación de los contenidos estomacales y a dos revisores anónimos realizaron valiosas observaciones al presente trabajo. El financiamiento se obtuvo de dos proyectos, uno financiado por CONAPESCA y Gobierno del estado de Oaxaca (clave 2IR0502) y otro por CONACYT (clave CONACYT-PDCPN-1740).

Referencias

- Abitia-Cárdenas, L.A., D. Arizmendi-Rodríguez, N. Gudiño-González, F. Galván-Magaña. 2010. Feeding of blue marlin *Makaira nigricans* off Mazatlan, Sinaloa, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research* 38: 281-285.
- Alberti, L. 2013. The funerary meaning of the octopus in LM IIIc Crete. In: Benzi M, Graziadio G, Guglielmino R, Lenuzza V, Vitale S (eds.), *Studies in Mediterranean Archaeology for BAR International Series* 2460. Archaeopress, Oxford, pp: 69-77.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., L.A. Abitia-Cárdenas, F. Galván-Magaña & I. Trejo-Escamilla. 2006. Food habits of sailfish *Istiophorus platypterus* of Mazatlan, Sinaloa, México. *Bulletin of Marine Science* 79 (3): 777-791.
- Boyle, P. & P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 472.
- Cabrera-Chávez-Costa, A.A., F. Galván-Magaña & O. Escobar-Sánchez. 2010. Food habits of the silky *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, México. *Journal of Applied Ichthyology* 26: 499-503.
- Chapa-Balcorta, C., J.M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 1995. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120 (12) 7752-7770. DOI:10.1002/2015JC011249.
- Duffy, L.M., R.J. Olson, C.E. Linnet-Cody, F. Galván-Magaña, N. Bocanegra-Castillo & P.M. Kuhnert. 2015. Foraging ecology of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, captured by the tuna purse-seine fishery in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology* 162 (3): 571-593.
- Dunning, M.C., M.R. Clarke & C.C. Lu. 1993. Cephalopods in the diet of oceanic sharks caught off Eastern Australia. In: Okutani T, O'Dor RK, Kubodera T (eds.), *Recent advances in cephalopod fisheries biology*. Tokai University Press, Tokyo, pp: 119-131.
- Finn, J.K. & M.D. Norman. 2010. The argonaut shell: gas mediated buoyancy control in a pelagic octopus. *Proceedings of the Royal Society, London. Series B, Biological Sciences* 277: 2967-2971.
- Finn, J.K. 2009. Systematics and biology of the Argonauts or “paper nautilus” (Cephalopoda: Argonautidae). Ph.D. Thesis, La Trobe University, Bundoora.
- Finn, J.K. 2013. Taxonomy and biology of the argonauts (Cephalopoda: Argonautidae) with particular reference to Australian material. *Molluscan Research* 33: 143-222.
- Finn, J.K. 2014. Family Argonautidae. In: Jereb P, Roper CFE, Norman MD, Finn JK (eds.), *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids*, FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4/3. FAO, Rome, pp: 228-236.
- Galván-Magaña, F., C. Polo-silva, S.B. Hernández-Aguilar, A. Sandoval-Londoño, M.R. Ochoa-Díaz, N. Aguilar-Castro, D. Castañeda-Suárez, A. Cabrera-Chávez-Costa, A. Baigorri-Santa Cruz, E. Torres-Rojas & L.A. Abitia-Cárdenas. 2013. Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part II-Tropical Studies in Oceanography* 95: 52-62.
- Guerra, A., A.F. González & F. Rocha. 2002. Appearance of the common paper nautilus *Argonauta argo* related to the increase of the sea surface temperature in the north-eastern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association UK*. 82: 855-858.

- Guerra, A. 1992. Mollusca Cephalopoda. In: Ramos ME (ed.), Fauna Ibérica. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp: 1-327.
- Hernández-Aguilar, S.B., A. Abitia-Cárdenas, X.G. Moreno-Sánchez, M. Arellano-Martínez & E. González-Rodríguez. 2012. Trophic spectrum of the sailfish *Istiophorus platypterus* caught off Acapulco in the southern Mexican Pacific. *Journal of the Marine Biological Association UK.* 93 (4): 1097-1104.
- Hoyle, W.E. 1904. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U. S. Fish Commission steamer "Albatross" V. Reports on the Cephalopoda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge.* 43: 1-72.
- Lavin, M.F., J.M. Robles, M.L. Argote, E.D. Barton, R. Smith, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H.S. Vélez & J. García. 1997. Física del Golfo de Tehuantepec. *Ciencia y Desarrollo* 18 (103): 97-108.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2010. Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, México, with a review on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 90: 1-18.
- Nesis, K.N. 1977. The biology of paper nautilus, *Argonautaboettgeri* and *Argonauta hians* (Cephalopoda, Octopoda) in the Western Pacific Ocean and the seas of the East Indian Archipelago. *Zoologicheskyy Zhurnal* 56 (7): 1004-1014.
- Normark, Ch., M. Olsson, I. Tillander. 2008. Proficiency Abbott, R.T. 1968. Seashells of North America: a guide to field identification. Golden Press, New York, 280 pp.
- Olson, R.J., L.M. Duffy, P.M. Kuhnert, F. Galván-Magaña, N. Bocanegra-Castillo & V. Alatorre-Ramírez. 2014. Decadal diet shift in yellow tuna *Thunnus albacares* suggests broad-scale food web changes in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 497: 157-178.
- Olson, R.J. & F. Galván-Magana. 2002. Food habits and comparison rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 279-298.
- Osuna-Peralta, Y.R., D. Voltolina & R.E. Morán-Angulo. 2014. Stomach contents of the Pacific Sharpnose shark, *Rhizoprionodon longurio* (Carcharhiniformes, Carcharhinidae) in the Southeastern Gulf of California. *Latin American Journal of Aquatic Research* 42 (3): 438-444.
- Paredes, C., P. Huamán, F. Cardoso, R. Vivar & V. Vera. 1999. Present state of the knowledge of aquatic mollusks in Peru. *Revista Peruana de Biología* 6: 5-47.
- Rocha, F. 1997. Cephalopods in Chilean waters, a review. *Malacological Review.* 30: 101-113.
- Romeo, T., P. Battaglia, C. Peda, P. Perzia, P. Cosoli, V. Esposito & F. Andaloro. 2011. Pelagic cephalopods of the central Mediterranean Sea determined by the analysis of the stomach content of large fish predators. *Helgoland Marine Research* 66 (3): 295-306.
- Rosa, R. & B.A. Seibel. 2010. Voyage of the argonauts in the pelagic realm: physiological and behavioural ecology of the rare paper nautilus, *Argonauta nouryi*. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1494-1500.
- Rosas-Alayola, J., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cárdenas & A.F. Muhlia-Melo. 2002. Diet composition of Sailfish (*Istiophorus platypterus*) from the southern Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research* 57: 185-195.
- Salcedo-Vargas, M.A. 1991. Checklist of the cephalopods from the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 49: 216-220.
- Sánchez, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Scientia Marina* 67 (1): 81-90.
- Smale, M.J., M.R. Clarke, N.T.W. Klages & M.A.C. Roeleveld. 1993. Octopod beak identification resolution at a regional level (Cephalopoda, Octopoda: SouthernAfrica). *South African Journal of Marine Science* 13: 269-293.
- Smith, A.M., K. Wolfe & M. Byrne. 2012. Argonauta at risk: dissolution and carbonate mineralogy of egg cases. *Proceeding of the 12th International Coral Reef Symposium*, Cairns, Australia.
- Stadum, C.J. & L.R. Saul. 2000. Argonauts of the late Miocene, Los Angeles Basin, southern California. *Annual Report Western Society of Malacologists* 32: 47-50.
- Trasviña, A., E.D. Barton, J. Brown, H.S. Vélez, P.M. Kosro & R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research (C10)*: 20649-20663.
- Tripp-Valdez, A., F. Galván-Magaña & S. Ortega-García. 2010. Feeding habits of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 26 (4): 578-582.
- Vidal, E.A.G., M. Haimovici & V.C.S. Hackbart. 2010. Distribution of paralarvae and small juvenile cephalopods in relation to primary production in an upwelling area off southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1346-1352.
- Voss, G.L. 1956. A review of the cephalopods of the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 6: 85-178.
- Wang, C. & D.B. Enfield. 2001. The tropical Western Hemisphere warm pool. *Geophysical Research Letters* 28 (8): 1635-1638.

Ware, D.M. 1975. Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32 (1): 33-41.

Wolfe, K., A.M, Smith, P. Trimby & M. Byrne. 2012. Vulnerability of the paper nautilus (*Argonauta nodosa*) shell to a climate change ocean: potential for extinction by dissolution. *Biological Bulletin* 223: 236-244.

Recibido: 17 de octubre de 2017

Aceptado: 02 de abril de 2018