



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**BIOLOGÍA DEL CALAMAR DEDAL**  
*Lolliguncula panamensis* BERRY, 1911  
**(TEUTHIDA:LOLIGINIDAE) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

**TESIS**  
**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE**  
**DOCTOR**  
**EN**  
**CIENCIAS MARINAS**

**PRESENTA**

**DANA ISELA ARIZMENDI RODRÍGUEZ**

**LA PAZ, B.C.S., Noviembre de 2010**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**  
*ACTA DE REVISIÓN DE TESIS*

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 28 del mes de Octubre del 2010 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**“BIOLOGÍA DEL CALAMAR DEDAL *Lolliguncula panamensis***  
**BERRY, 1911 (TEUTHIDA: LOLIGINIDAE) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA”**

Presentada por el alumno:

**ARIZMENDI**  
Apellido paterno

**RODRÍGUEZ**  
materno

**DANA ISELA**  
nombre(s)

Con registro: 

B	0	7	1	2	1	3
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

**DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Directores de Tesis

\_\_\_\_\_  
**DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ**  
Director de Tesis

\_\_\_\_\_  
**DR. CÉSAR AUGUSTO SALINAS ZAVALA**  
Director de Tesis

\_\_\_\_\_  
**DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ**

\_\_\_\_\_  
**DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA**

\_\_\_\_\_  
**DR. ROBERTO FÉLIX URAGA**

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

\_\_\_\_\_  
**DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE**



**IPN**  
**CICIMAR**  
**DIRECCION**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 17 del mes Noviembre del año 2010  
el (la) que suscribe MC. DANA ISELA ARIZMENDI RODRÍGUEZ alumno(a) del  
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS  
con número de registro B071213 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:  
DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ y DR. CÉSAR AUGUSTO SALINAS ZAVALA  
y cede los derechos del trabajo titulado:

"BIOLOGÍA DEL CALAMAR DEDAL *Loliguncula panamensis*

BERRY, 1911 (TEUTHIDA: LOLIGINIDAE) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: adanaisela@gmail.com - cquinone@ipn.mx - csalinas@cibnor.mx

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

MC. DANA ISELA ARIZMENDI RODRÍGUEZ

*nombre y firma*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por darme la oportunidad de desarrollar mi posgrado, además por el apoyo económico otorgado por: CONACyT y PIFI (no. de proyectos), lo cual permitió realizar mis estudios de doctorado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., por el espacio para realizar el trabajo en los laboratorios de Cefalópodos e Histología y Histoquímica para el desarrollo de este estudio.

Al Dr. Casimiro Quiñónez Velázquez (Director interno), por su ayuda para desenvolverme en el medio de mi interés y apoyo económico. Por sus consejos y pláticas a lo largo de tres años y medio.

Al Dr. César Augusto Salinas Zavala (Director externo) por confiarme el material biológico, además, por su apoyo económico y disposición para concluir este trabajo.

Al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, por formar parte de mi comité y ayuda en mi desarrollo académico, también, por facilitarme el equipo de cómputo necesario para el desarrollo de mi ejercicio doctoral.

Al Dr. Roberto Félix Uruga y Dr. Federico Andrés García Domínguez, por su ayuda y disposición en esta investigación. Al Dr. Agustín Hernández Herrera (suplente), por disipar dudas.

Al laboratorio de Dinámica Poblacional del CICIMAR-IPN, por darme un espacio durante el desarrollo de mis estudios de posgrado.

A la M.C. Arminda Mejía Rebollo, por su ayuda al incursionar en el mundo calamarero, disposición para el procesamiento de las muestras, también, por compartir sus conocimientos y aclarar dudas.

A la M.C. María del Carmen Rodríguez Jaramillo (técnica encargada del laboratorio de Histología e Histoquímica), por su enseñanza, paciencia y compartir conmigo el interés de conocer las tácticas reproductivas de *Lolliguncula panamensis*. También, a la Técnica en Acuicultura María Eulalia Meza Chávez (técnica del laboratorio de Histología e Histoquímica) por su ayuda en los cortes de las muestras.

Al M.C. Felipe Neri Melo Barrera, por su apoyo técnico y explicaciones en lo referente a la edad y crecimiento de los organismos.

Al Biol. Mar. Jesús Padilla Serrato, por las recolectas de las muestras biológicas y al M.C. Raúl Martínez Rincón, por facilitarme las series de datos de temperatura.

A mi Familia, por la enseñanza, lo vivido y lo que esta por venir.

A Marcela Zúñiga, por su paciencia, cuidados, regaños y comidas, también, por compartir 16 años de tu vida, por ser mi gran amiga y hermana ¡Gracias! ☺..

A Saúl Ramírez, por su amistad y compañerismo en los estudios de posgrado.

A Genoveva, Gabriela y Gladis, por su amistad y compañía. Pero sobre todo por aguantarme.

A mis amigas Cibeñas: Minda, Vero y Gabi Galindo, gracias por permitirme entrar un poquito en su vida.

A Rin Rin (mi cielo nublado), por su cariño, amistad y entusiasmo. A Tecuaaaaa, por sus enseñanzas

A la familia Melo López, por adoptarme y compartir sus momentos familiares. También, por preocuparse por mí.

A la familia Quiñonez Banda, por su hospitalidad.

A mis compis Marbella y Loira por lo compartido y escuchado Mil gracias!!!!..

A Isela Vázquez y Familia, por estar al tanto de mí andar e incluirme en sus eventos sociales.

A mis compañeros: Xchel, Maribel, Yassir, Eduardo, Arturo, Deivis, Iván, Rebeca (Gracias por tu asesoría), Luis, Ulianov, Itzel, Marcial, Tania y Vanessa.

A C.P. Humberto Ceseña y Cesar Casas por su atinada atención en los trámites escolares.

A Pacheco y Susi por su disposición en la ayuda técnica para el uso del centro de computo.

A los integrantes de la Biblioteca (Teresa, Martina, Juan y Laura) por su ayuda en la búsqueda de bibliografía. A Magda, por los trámites de becas.

A ti, por leer este apartado. Pero lo importante esta en las siguientes hojas jaja

## ÍNDICE

	Página
LISTA DE FIGURAS	I
LISTA DE TABLAS	IV
GLOSARIO	V
RESUMEN	VII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Distribución	5
2.2. Abundancia	5
2.3. Estructura de tallas	6
2.4. Edad	7
2.5. Crecimiento	9
2.6. Alimentación	9
2.7. Reproducción	10
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	13
4. OBJETIVO GENERAL	14
4.1. Objetivo particulares	14
5. ÁREA DE ESTUDIO	15
6. MATERIAL Y METODOS	17
6.1. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA	18
6.2. ESTRUCTURA DE TALLAS	19
6.3. EDAD Y CRECIMIENTO	19
6.3.1. Relación peso total-longitud del manto	19
6.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto	20
6.3.3. Edad	20
6.3.4. Precisión de la edad	21
6.3.5. Patrón de crecimiento	22
6.3.6. Tasa de crecimiento	22

	Página
6.3.7. Fecha de nacimiento	23
6.4. ALIMENTACIÓN	23
6.4.1.- Espectro trófico	24
6.5. REPRODUCCIÓN	26
6.5.1. Desarrollo gonádico	26
6.5.2. Índice gonadosomático	26
6.5.3. Proporción sexual	26
6.5.4. Análisis histológico	27
6.5.5. Tamaño de los ovocitos	27
6.5.6. Talla de primera madurez poblacional	28
7. RESULTADOS	30
7.1. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA	30
7.1.1. Distribución y abundancia por sexo	31
7.1.2. Condición reproductiva	33
7.1.3. Distribución y abundancia vertical	36
7.1.4. Distribución y abundancia día-noche	36
7.2. ESTRUCTURA DE TALLAS	39
7.3. EDAD Y CRECIMIENTO	40
7.3.1. Relación peso total-longitud del manto	40
7.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto	42
7.3.3. Edad	42
7.3.4. Precisión de la edad	43
7.3.5. Patrón de crecimiento	45
7.3.6. Tasa de crecimiento	47
7.3.7. Fecha de nacimiento	47
7.4. ALIMENTACIÓN	49
7.3.1. Espectro trófico	50
7.5. REPRODUCCIÓN	52
7.5.1. Desarrollo gonádico	52



	Página
7.5.2. Índice gonadosomático	54
7.5.3. Proporción sexual	55
7.5.4. Análisis histológico	57
7.5.5. Tamaño de los ovocitos	63
7.5.6. Talla de primera madurez poblacional	64
8. DISCUSIÓN	67
8.1. DISTRIBUCIÓN	67
8.1.1. Distribución y abundancia por sexo	68
8.1.2. Condición reproductiva	69
8.1.3. Distribución y abundancia vertical	71
8.1.4. Distribución y abundancia día-noche	72
8.2. ESTRUCTURA DE TALLAS	73
8.3. EDAD Y CRECIMIENTO	74
8.3.1. Relación peso total-longitud del manto	74
8.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto	75
8.3.3. Edad	76
8.3.4. Precisión de la edad	77
8.3.5. Patrón de crecimiento	78
8.3.6. Tasa de crecimiento	79
8.3.7. Fecha de nacimiento	80
8.3. ALIMENTACIÓN	80
8.3.1. Espectro trófico	81
8.4. REPRODUCCIÓN	82
8.4.1. Desarrollo gonádico	82
8.4.2. Índice gonadosomático	83
8.4.3. Proporción sexual	84
8.4.4. Análisis histológico	85
8.4.5. Tamaño de los ovocitos	86
8.4.7. Talla de primera madurez poblacional	88
9. CONCLUSIONES	90

	Página
10. RECOMENDACIONES	91
11. LITERATURA CITADA	92

## LISTA DE FIGURAS

Figura	Titulo	Pagina
1	Área de distribución del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en la costa oriental del Océano Pacífico.	3
2	El área de estudio comprende la zona costera del Golfo de California.	15
3	Posición geográfica de las estaciones de muestreo y lances positivos de calamar dedal en el Golfo de California, durante 2003-2008.	17
4	Calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> indicando la longitud del manto, la distancia entre el borde anterior y el ápice posterior del manto.	18
5	Promedio mensual de la TSM en las estaciones positivas de calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> del Golfo de California, durante 2003-2008. Las líneas verticales son la desviación estándar y la línea horizontal señala el promedio mensual de la TSM en el periodo de estudio.	30
6	Distribución y abundancia por sexo del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California por periodo: Hembra-Frío (a), Hembra-Cálido (b), Macho-Frío (c), Macho-Cálido (d). San Luis Gonzaga (SLG), Santa María (SM), Puertecitos (P), La Soledad (LS), Bahía Kino (BK), Baco-chibampo (B), Topolobampo (T), Yavaros (Y), Agiabampo (A).	32
7	Distribución y abundancia del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California para hembras por fase de desarrollo gonádico. Periodo frío (A), Periodo Cálido (B); San Luis Gonzaga (SLG), El Cardonal (EC), Puertecitos (P), Bahía Kino (BK), Las Guásimas (LG).	34
8	Distribución y abundancia del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California para machos por fase por fase de desarrollo gonádico. Periodo frío (A), Periodo cálido (B); Bahía Kino (BK), San Luis Gonzaga (SLG), San Felipe (SF), Yavaros (Y), Las Guasimas (LG), Agiabampo (A), Puertecitos (P).	35
9	Abundancia del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California por hora de lance en cada periodo: Frío (A), Cálido (B).	38
10	Distribución de tallas del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California.	39
11	Distribución de tallas del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> por sexo, en el Golfo de California.	40
12	Relación peso total-longitud del manto por sexos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> capturado en el Golfo de	41

Figura	Titulo	Pagina
	California. A) Hembras, B) Machos	
13	Relación entre la longitud del estatolito y longitud del manto del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	42
14	Marcas diarias de crecimiento en el estatolito del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	43
15	Diferencias de las estimaciones pareadas de edad del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	44
16	Evaluación del sesgo en las comparaciones pareadas de edad del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	44
17	Relación edad-longitud del manto (LM) por sexos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> . A) Hembras, B) Machos.	46
18	Tasa diaria de crecimiento (TDC) para hembras y machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	47
19	Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento para hembras y machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	48
20	Variación mensual del desarrollo gonádico en hembras del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> capturado en el Golfo de California.	52
21	Variación mensual del desarrollo gonádico en machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> capturado en el Golfo de California.	53
22	Índice gonadosomático para hembras y machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	55
23	Estadios ováricos y tipos de ovocitos en hembras del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de California durante julio y agosto del 2008. I Inmaduro (Previtelogénesis): Ovogonia (Op0), Crecimiento primario: ovocito previtelogénico temprano (Op1) y ovocito previtelogénico tardío (Op2); II (Vitelogénesis) Crecimiento secundario: ovocito vitelogénico temprano (Ov1) y ovocito vitelogénico tardío (Ov2); III (Postvitelogénesis) Crecimiento terciario: ovocito postvitelogénico (Opv); IV (Postdesove) Folículos Postovulatorios (FP) y Atresias (A); n, núcleo; cf, células foliculares; il, inclusiones lipídicas; células picnóticas (cp); gránulos de vitelo (gv). 40x barra de escala = 200µm; 100x barra de escala =100µm; 200x barra de escala =50µm; 400x barra de escala = 25µm).	61
24	Variación del diámetro de las categorías ovocitarias encontradas en el ovario de hembras del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	63
25	Talla de primera madurez poblacional (L <sub>50</sub> ) en hembras del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> en el Golfo de	65

Figura	Titulo	Pagina
	California. A) Escala morfocromática (maduro) durante el periodo de 2003-2006 y 2008, B) Tipo de ovocito Ov1, Ov2, y Opv analizados de julio y agosto de 2008.	
26	Talla de primera madurez poblacional ( $L_{50}$ ) en machos maduros del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> durante el periodo de 2003-2006 y 2008 en el Golfo de California.	66

## LISTA DE TABLAS

Tabla	Titulo	Pagina
1	Abundancia del calamar dedal, <i>Lolliguncula panamensis</i> , por intervalo de profundidad en hembras y machos en cada periodo. Org/lance=número de organismos por hora de lance.	36
2	Abundancia del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> por hora del día en hembras y machos en cada periodo. n= número de lances, org/lance= número de organismos entre los lances.	37
3	Datos de longitud del manto (mm) y peso (g) expresado en valores: mínimo, máximo, media y desviación estándar.	49
4	Variación del índice de llenado de los estómagos de hembras y machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	50
5	Espectro trófico del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> , en el Golfo de California, expresado en valores absolutos y porcentuales del método numérico (N y % N), gravimétrico (P y % P), frecuencia de aparición (FA y % FA) e índice de importancia relativa (IIR y % IIR).	51
6	Frecuencia relativa por estadio de desarrollo gonádico de hembras y machos del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> y temperatura superficial del mar (°C) durante 2003-2006 y 2008.	54
7	Proporción sexual del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> por mes y valores del estadístico $\chi^2$ .	56
8	Proporción sexual del calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> por intervalo de 10 mm LM y valores del estadístico $\chi^2$ .	57
9	Descripción de estadios ováricos y tipos de ovocitos de las hembras calamar dedal <i>Lolliguncula panamensis</i> .	59

## GLOSARIO

**Células foliculares.-** Células que envuelven al gameto femenino formando el folículo; estas células proveen los elementos con que se nutre el gameto (Lender *et al.*, 1982).

**Ciclo de vida.-** Conjunto de etapas, que un organismo atraviesa desde que nace hasta la muerte (Morales, 1988).

**Crecimiento.-** Cambio en el tiempo de la masa corporal de un organismo. Es el resultado neto de dos procesos con tendencia opuesta; uno incrementando la masa corporal (metabolismo) y otra reduciéndola (catabolismo) (Sparre & Venema, 1995).

**Crecimiento alométrico.-** Crecimiento individual en donde la forma del cuerpo cambia durante el crecimiento, de modo tal que la relación de las medidas lineales con respecto al peso disminuye (Valdovinos-Jacobo, 2006).

**Depredador oportunista.-** Organismo que incluye en su dieta, la variedad de recursos que se encuentran disponibles en su hábitat (Gerking, 1994).

**Desarrollo ovárico.-** Se refiere a las fases de desarrollo por las que pasa el ovario hasta llegar a la maduración del mismo (Sánchez-Cárdenas, 2007).

**Estrategia reproductiva.-** Es un conjunto de tácticas reproductivas determinadas genéticamente (Wootton, 1984).

**Fenómeno El Niño.-** Corresponde a una de las fases extremas de un fenómeno oscilatorio, que caracteriza al sistema océano-atmósfera del Pacífico ecuatorial (Oscilación del Sur) y cuyas manifestaciones más significativas son un aumento de la temperatura superficial del mar y una disminución de la intensidad de los vientos alisios, asociados a un menor gradiente de presión entre la costa de América del Sur y Oceanía. Se le conoce también como fenómeno ENOS (El Niño/Oscilación del Sur) y típicamente se presenta con una tasa de recurrencia entre 3 y 7 años (Zúñiga-Flores, 2004).

**Fenómeno La Niña.-** Corresponde a una de las fases extremas de un fenómeno oscilatorio, que caracteriza al sistema océano-atmósfera del Pacífico ecuatorial (Oscilación del Sur) y cuyas manifestaciones más significativas son una disminución de la temperatura superficial del mar y una intensificación de los vientos alisios,

asociados a un mayor gradiente de presión entre la costa de América del Sur y Oceanía (Zúñiga-Flores, 2004).

**Folículo postovulatorio.-** Membranas externas que rodean al ovocito (teca y granulosa) que permanecen como residuo después de que el ovocito ha sido liberado (Houillon, 1978).

**Ovocito atrésico.-** Ovocito en reabsorción (Nagahama, 1983).

**Ovogonia.-** Células germinales primordiales femeninas. Son células diploides que aún no inician la meiosis (Jameson, 1988).

**Paralarva.-** Primer estadio de crecimiento post-eclosión de cefalópodos. Es pelágico en aguas cerca de la superficie durante el día y tiene un modo de vida diferente de sus conespecíficos adultos (Sweeney *et al.*, 1992).

**Potencial reproductivo.-** Es la capacidad para producir descendencia, y se asocia a la fecundidad, al número de desoves y tamaño del stock reproductor (Saborido, 2004).

**Reproducción.-** Proceso mediante el cual las especies se perpetúan (Hempel, 1979).

**Tácticas reproductivas.-** Son aspectos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos, ecológicos y sociales cuya finalidad es la reproducción y que varían dentro de ciertos límites; como la talla de primera madurez, la talla de los gametos, el almacenamiento de reservas energéticas destinadas para la maduración del ovario, la temporalidad y la duración de la época de reproducción y la sincronización por señales ambientales (Wootton, 1984).

**Talla de primera madurez.-** Talla a la cual el 50% de la población está madura (Sparre & Venema, 1995).

**Zona Nerítica.-** Zona próxima a la costa sin contacto con el litoral, se extiende hasta los 200 metros de profundidad (Lalli & Parsons, 1997).



## RESUMEN

Se aborda el análisis de la distribución, abundancia, estructura de tallas, edad y crecimiento, hábitos alimenticios y reproducción del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, en organismos provenientes de la pesca incidental de camarón, durante 2003-2006 y 2008, en el Golfo de California. Se recolectaron 2,481 organismos (61% hembras, 15% machos y 24% indiferenciados). La distribución y abundancia del calamar dedal se analizó con base en el patrón estacional de la temperatura superficial del mar (TSM), los individuos se agruparon en dos periodos: frío (< 22°C: diciembre, enero, febrero, marzo y abril de 2003-2008) y cálido ( $\geq$  22°C: mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre de 2003-2008). En la periodo frío se recolectaron 1,579 organismos, mientras que en el cálido 881 individuos. Al analizar la abundancia por sexos, en ambos periodos las hembras fueron más abundantes (62% frío, 57% cálido) en comparación a los machos (17% frío, 12% cálido). En ambos periodos tanto hembras (99.6% frío, 91.0% cálido) como machos (99.3% frío, 95.3% cálido) presentaron actividad reproductiva (madurando y maduros) y se capturaron entre 7-165 m de profundidad. Las mayores abundancias se registraron en lances realizados durante el día a una profundidad promedio de 80 m en el periodo frío, y 40 m en los meses cálidos. La talla de los individuos capturados varió entre 25 y 115 mm de longitud del manto (LM). Las hembras dominaron en tallas mayores a 85 mm LM y los machos en tallas menores a 85 mm LM. Se detectaron diferencias significativas en la relación peso-longitud por sexo, y el coeficiente de alometría fue negativo. Se detectó un crecimiento proporcional entre el estatolito y el somático ( $r^2= 0.97$ ). Se asignaron edades entre 80 y 220 días, y las evidencias gráficas y cuantitativas (CV= 6%, IAPE= 4%) indican una alta precisión en las determinaciones de edad entre lectores. El modelo de Gompertz describió adecuadamente el patrón de crecimiento. Las frecuencias de fechas de nacimiento durante 2002-2008, muestran pulsos de sobrevivencia de paralarvas de calamar dedal en las cuatro estaciones climáticas, y las mejores condiciones para la supervivencia se presentaron en verano-otoño del 2002. Se analizó el contenido estomacal de 657 calamares dedal, 598 no tenían alimento y 59 (9%) presentaron alimento. Se registraron ocho tipos presa, los cuales fueron agrupados en tres

categorías alimenticias: cefalópodos, peces y crustáceos. De acuerdo al índice de importancia relativa los juveniles de *Sardinops sagax* aportaron el 99.6% de la dieta. Con base en la frecuencia de los estadios de desarrollo gonádico, en febrero y octubre se encontró la mayor cantidad de hembras maduras y en abril y agosto a los machos maduros. El índice gonadosómico y los análisis histológicos indican que el calamar dedal desova más de una vez en su vida reproductiva, se encontró una proporción sexual 4H:1M. Se caracterizaron histológicamente cuatro estadios ováricos: previtelogénesis (inmaduro), vitelogénesis (madurando o en desarrollo), posvitelogénesis (maduro) y posdesove. Con seis sub-estadios ovocitarios y dos estructuras indicadoras de desove: ovogonia, ovocito previtelogénico temprano, ovocito previtelogénico tardío, ovocito vitelogénico temprano, ovocito vitelogénico tardío, ovocito posvitelogenico, folículos postovulatorios y atresias. El tamaño (diámetro) entre tipos de ovocitos mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). La presencia de folículos postovulatorios y ovocitos de diferente tamaño indican, que el calamar dedal presenta desarrollo ovárico sincrónico por grupos con desoves múltiples durante el periodo reproductivo. La  $L_{50}$  indica que los machos (51 mm LM) maduran a longitudes menores que las hembras (85 mm LM). Los resultados sugieren que el calamar dedal puede ser considerado un estratega *r*.

## ABSTRAC

We examine the distribution, abundance, size structure, age and growth, food habits, and reproduction of Panama brief squid *Lolliguncula panamensis* incidentally caught in the shrimp fishery during 2003-2006 and 2008 in the Gulf of California. We collected 2,481 organisms (61% female, 15% male and 24% unidentified). The distribution and abundance of Panama brief squid were analyzed based on the seasonal sea surface temperature (SST) pattern. Individuals were grouped in two periods: cold (<22°C: December, January, February, March, and April 2003-2008), and warm (>22°C: May, June, July, August, September, October and November 2003-2008). During the cold period we collected 1,579 organisms, while during the warm period we collected 881 individuals. The analysis by sex showed that during both periods females were more abundant (62% cold, 57% warm) compared with males (17% cold, 12% warm). During both periods females (99.6% cold, 91.0% warm), as well as males (99.3% cold, 95.3% warm), presented reproductive activity (maturing and mature), and were caught at depths of between 7 and 165 m. The highest abundances were recorded for casts made during the day at an average depth of 80 m during the cold period, and of 40 m during the warm months. Size of individuals caught ranged from 25 to 115 mm mantle length (ML). Females dominated in the sizes over 85 mm ML and males in the sizes under 85 mm ML. We detected significant differences in the weight-length relationship by sex, and the allometric coefficient was negative. We detected a proportional relationship between statolith growth and somatic growth ( $r^2 = 0.97$ ). We assigned ages between 80 and 220 days, and the graphic and quantitative evidence (CV = 6%, IAPE = 4%) indicate a high precision in the age determination among readers. The Gompertz model described adequately the growth pattern. The birth date frequencies during 2002-2008 show survival pulses of Panama brief squid paralarvae during the four climatic seasons, and the best conditions for survival occurred during the summer-fall of 2002. We analyzed the stomach contents of 657 Panama brief squid; 598 did not contain food and 59 (9%) contained food. We recorded eight prey types, which were grouped in three food categories: cephalopods, fish and crustaceans. According to the index of relative importance, *Sardinops sagax* juveniles represented 99.6% of the diet. Based

on the frequency of gonad development stages, the highest number of mature females occurred during February and October, and the highest number of mature males occurred during April and August. The gonadosomatic index and histological analyses indicate that Panama brief squid spawn more than once during their reproductive life. A sexual proportion of 4F:1M was found. We characterized histologically four ovarian stages: previtellogenesis (immature), vitellogenesis (maturing or developing), postvitellogenesis (mature), and postspawn; six oocyte sub-stages and two structures indicative of spawning: oogonia, early pre-vitellogenic oocyte, late vitellogenic oocyte, postvitellogenic oocyte, postovulatory follicles and atresias. The size (theoretical diameter) among oocyte types showed significant differences ( $p < 0.05$ ). The presence of postovulatory follicles and of oocytes of different sizes indicates that the Panama brief squid presents a synchronous ovarian development for groups with multiple spawning during the reproductive period. The  $L_{50}$  indicates that males (51 mm ML) mature at shorter lengths than females (85 mm ML). Results suggest that Panama brief squid can be considered an  $r$  strategist.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los calamares, durante su ciclo de vida presentan cambios en la tasa de crecimiento, en su espectro alimenticio y en su distribución horizontal y vertical. El éxito de este grupo de animales se atribuye a su capacidad de adaptación que les ha permitido establecerse en todos los ambientes marinos (Guerra & Pérez-Gandaras, 1984).

El orden Teuthida (calamares) se divide en dos subórdenes: Oegopsina y Myopsina, este último conformado por la familia Loliginidae la que incluye seis géneros: *Loligo*, *Loliolus*, *Lolliguncula*, *Pickfordiateuthis*, *Sepioteuthis* y *Uroteuthis* (Sistema Integral de Información Taxonómica, <http://www.itis.gov>).

El suborden Myopsina, se caracteriza por ser cosmopolita y estrictamente nerítico. Además, sus integrantes son considerados eurihalinos, nadadores activos, depredadores voraces, presentan un crecimiento acelerado, su longevidad varía entre 75 y 540 días y han desarrollado diversas estrategias reproductivas. No presentan un estadio larval y su ciclo de vida lo integran cuatro etapas: desarrollo embrionario, paralarva, juvenil y adulto (Barrientos, 1985; Jackson & Choat, 1992; Rocha & Guerra, 1999; Díaz *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2001).

El suborden Myopsina ha desarrollado a nivel de especie tácticas reproductivas como: tipo de ovulación, patrón de desove y algunas presentan crecimiento durante el periodo reproductivo. Su éxito reproductivo, lo define el tipo de vida y las presiones ecológicas y demográficas (Rocha *et al.*, 2001), aunado a estos factores, la talla de primera madurez es otro aspecto que define su esperanza de vida.

La abundancia y disponibilidad de calamares pertenecientes al suborden Myopsina a través del tiempo ha permitido que se desarrollen pesquerías para su explotación en diversas partes del mundo (Barrientos, 1985; Guerra, 2006). Las

capturas mundiales de calamares myopsinos superaron las 275,024 t en 2002 representando el 9% de las pesquerías de calamares a nivel mundial (FAO, 2003).

Para algunas especies de loliginidos existen pesquerías bien establecidas; en los Estados Unidos se captura a *Loligo opalalescens*, con volúmenes entre 3,000 y 118,000 t durante 1950 a 2000, la variación en los rendimientos se asocia a los cambios tecnológicos de las embarcaciones y a la disponibilidad del recurso. En las Islas Malvinas se desembarcaron 13,000 t de loliginidos en el primer trimestre de 1998, un 50% menos que en 1997 (FAO, 1999). En Perú, las estadísticas pesqueras reportan para 1995 una captura de 6,619 t de loliginidos (Flores *et al.*, 1997) y 24,976 t de *L. gahi* en 2002 (FAO, 2003). Durante 2002 en la parte oeste del Atlántico se pescaron 16,684 t del calamar *L. pealei* y en África se capturaron 7,406 t de *L. reynaudi* (FAO, 2003).

En la pesca de calamares en México, solo existen registros para el calamar gigante, *Dosidicus gigas*, pesquería que se desarrolla principalmente en el Golfo de California, con una captura anual promedio de 65,000 t entre 1994 y 2003, con una captura récord de 120,000 t en 1997 (Anónimo, 2004). No obstante que en esta pesquería se capturan incidentalmente a otras especies de calamares, sus montos de captura son reportadas también como calamar (Alejo-Plata *et al.*, 2001).

En el Pacífico mexicano, se localizan tres especies del género *Lolliguncula*: *Lolliguncula argus*, *L. diomedea* y *L. panamensis*. Esta última, conocida como calamar dedal, tiene afinidad tropical y se distribuye en el Pacífico Oriental desde el Golfo de California hasta Perú (Fig. 1). Su hábitat incluye una temperatura entre 21°C y 27°C, salinidad entre 15 y 23 UPS y se distribuye verticalmente entre 1 y 70 m (Fisher *et al.*, 1995; Sánchez, 2003). En México, no existe una pesquería de calamar dedal y su captura es incidental en la pesca de camarón, mientras que en países como Colombia y Ecuador existen pesquerías dirigidas a esta especie y su captura se exporta a Europa (Squires & Barragán, 1979).



Figura 1. Área de distribución del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en la costa oriental del Océano Pacífico.

En las costas mexicanas, el calamar dedal es considerado un recurso potencial (Hernández-Vázquez, 1987; Alejo-Plata *et al.*, 2001) y ecológicamente es un elemento importante en las tramas tróficas (Mellink & Romero-Saavedra, 2005). Sin embargo, su biología es poco conocida por lo cual es necesario desarrollar líneas de investigación que aborden los aspectos básicos para esta especie. En este trabajo se abordan los aspectos de distribución, abundancia, edad, crecimiento, alimentación y reproducción del calamar dedal *L. panamensis* que habita en el Golfo de California, a partir de información recolectada en cruceros de exploración pesquera durante 2003-2006 y 2008.

## 2. ANTECEDENTES

A nivel mundial, los calamares son reconocidos por su importante papel ecológico y por estar sujetos a una intensa explotación (Barrientos, 1985; Rosas-Luis *et al.*, 2008). Actualmente, los estudios en calamares myopsinos se han incrementado ante la necesidad de establecer pesquerías alternas debido al aumento de la población humana y a la disminución de los recursos actualmente en explotación (FAO, 2010). Por esto, se han establecido líneas de investigación para abordar aspectos básicos de su biología como: abundancia (Dawe *et al.*, 2007), distribución (Rodrigues & Gasalla, 2008), edad-crecimiento (Jin *et al.*, 2009), alimentación (Gasalla *et al.*, 2009), depredación (Boyle, 2005), reproducción (Melo & Sauer, 2007), entre otros, con la finalidad de conocer la dinámica poblacional y prever los cambios en función a su explotación.

Para el calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, en el Pacífico mexicano se tiene conocimiento de solo tres trabajos reportados; Fisher *et al.* (1995) abordan la distribución de la especie, la cual va desde el Golfo de California hasta Perú, prefiriendo profundidades entre 5 y 30 m con temperaturas entre 21° y 27°C, y salinidad entre 15 y 23 UPS. Alejo-Plata *et al.* (2001) describen las relaciones morfométricas del calamar dedal capturado incidentalmente en la pesca de camarón en el Golfo de Tehuantepec. Comentan que las aletas representan entre el 65-70% de la longitud del manto. Sánchez (2003) analiza la estructura de tallas del calamar dedal de muestras provenientes de cruceros de investigación desde Sinaloa a Oaxaca, reporta un intervalo de 27 a 106 mm de LM para hembras, y de 25 a 83 mm LM en machos y que se localizan preferentemente entre 16 y 65 m de profundidad.

En las costas de Colombia, Barragán (1977a) analiza el espectro trófico del calamar dedal y reporta que consume principalmente peces y crustáceos. Señala potencial canibalismo, basado en la presencia de tentáculos de congéneres en el 0.54% de los estómagos analizados. Barragán (1977b) abordó la maduración sexual del calamar dedal, establece macroscópicamente cuatro estadios de desarrollo gonádico (inmaduro, madurando, maduro y desovado), observó ovocitos de



diferentes tamaños en los ovarios y los asoció a una continúa actividad reproductiva con dos picos de desove. Squires & Barragán (1979) reportan algunas características del calamar dedal, entre ellas que presenta dimorfismo sexual antes de la etapa adulta, que las hembras maduran a una longitud de 110 mm LM y los machos a 74 mm LM, y que la dieta esta constituida por camarones y peces (*Ophistonema* y *Cetengraulis*).

## 2.1. Distribución

Se ha documentado que los calamares han conquistado diversos ambientes marinos como: fuentes hidrotermales, ambientes costeros y oceánicos en zonas templadas y tropicales (Guerra & Pérez-Gandaras, 1984), y que presentan cambios en distribución de acuerdo a su etapa de vida: paralarva, juvenil y adulto (O'Dor & Coelho, 1993). En la costa sudpatagónica *Loligo gahi* habita en el talud continental durante su estadio juvenil, y cuando alcanza la madurez migra hacia la costa (Hatfield *et al.*, 1990). Pineda *et al.* (1998) encuentran individuos maduros entre 100 a 200 m de profundidad, sugiriendo que la especie desova en esa zona. Rodrigues & Gasalla (2008) reportan para la costa sureste de Brasil que *L. sanpaulensis* realiza migraciones mar afuera-costa para fines reproductivos.

Además, se han reportado migraciones verticales en *L. pealei*, *L. gahi*, *L. forbesi* y *Lolliguncula tydeus* con fines de alimentación, localizándose cerca del fondo durante el día y cerca de la superficie durante la noche (Vecchione, 1981; Barrientos, 1985; Hatfield *et al.*, 1990; Pierce *et al.*, 1998). En las aguas costeras de la Patagonía, Arkhipkin *et al.* (2004) encuentran que *Loligo pealei* se localiza principalmente en zonas donde el alimento es abundante. En la misma zona, Agnew *et al.* (1998) reportan que *L. gahi* se asocia a zonas productivas.

## 2.2. Abundancia

Los calamares son miembros importantes en la cadena alimenticia marina, no solo como presas de peces, aves marinas y mamíferos marinos (Fields, 1965; Clarke, 1996), sino también como depredadores de peces y crustáceos (Ibañez &

Friedemann, 2010) Además, los calamares junto con sepias y pulpos tienen actualmente mayor importancia económica, representando más del 3% de la captura mundial (FAO, 2009). La abundancia de loliginidos ha permitido establecer importantes pesquerías para algunas especies (Staudinger, 2006). Las especies más intensamente explotadas son *L. gahi*, *L. pealei* y *L. reynaudi* que en 2002 representaron el 0.8%, 0.5% y 0.2% de las capturas mundiales de cefalópodos, respectivamente (FAO, 2003). En la costa este de E.U.A., se ha registrado en promedio 20,000 t de *L. pealei* durante 1973 a 2001 (Dawe *et al.*, 2007). En las Islas Malvinas en la década de los noventa se desembarcaron 13,000 t de loliginidos en el primer trimestre de 1998 (FAO, 2000). En las costas de Perú, *Lolliguncula panamensis* se encuentra entre las tres especies más explotadas de calamar, siendo *Loligo gahi* el más abundante (FAO, 1997).

Las fluctuaciones en la abundancia en myopsinos, se atribuye a la variación de la salinidad y temperatura (Barrientos & García-Cubas, 1997; Sims *et al.*, 2001). Además, Jackson & Domeier (2003) reportan que eventos como El Niño y La Niña afectan la abundancia de *L. opalescens* en la parte sureste de California.

También se ha reportado que los mayores capturas en algunas pesquerías de calamar se obtienen durante el día, en respuesta a los desplazamientos verticales de los organismos asociándose al fondo durante el día (Summers, 1983). Barrientos & García-Cubas (1997) comentan, que en cruceros de pesca exploratoria en el Golfo de México las mayores capturas de *L. pealei* se obtuvieron en áreas productivas asociadas a desembocaduras de ríos y lagunas costeras durante lances diurnos. Andriquetto & Haimovici (1991) reportan variaciones en la abundancia de *L. sanpaulensis* entre temporadas y señalan que las mayores capturas durante primavera y verano se obtuvieron a mayor profundidad entre 40 a 60 m.

### **2.3. Estructura de tallas**

Los integrantes del suborden Myopsina presentan tallas máximas entre 35 a 900 mm de LM (Roper *et al.*, 1984). Particularmente, *Lolliguncula mercatoris* alcanza las menores tallas y *Loligo forbesi* las tallas mayores. Las principales especies

explotadas de loliginidos alcanzan tallas que varían entre 280 a 500 mm LM, en orden de importancia *L. gahi* alcanza tallas hasta 280 mm, *L. pealei* hasta 500 mm LM y *L. reynaudi* hasta 400 mm LM (Roper *et al.*, 1984). Fisher *et al.* (1995) reportan que la talla máxima en *Lolliguncula panamensis* es de 170 mm LM.

Hatfield (2000) analizó la estructura de tallas de *Loligo gahi* en las costas de las Islas Malvinas, durante 1994-1995, y reporta tallas entre 60 a 250 mm LM para hembras y entre 50 a 300 mm LM para machos. Para *L. pealei*, Dawe *et al.* (2007) registraron en el noroeste del Atlántico, durante 2000, un intervalo de talla entre 140 y 210 mm LM para hembras y entre 120 y 310 mm LM para machos. En las costas de Sudáfrica, Ntola (2010) comenta que los machos de *L. reynaudi* alcanzan tallas hasta 460 mm LM y las hembras hasta 280 mm LM. A diferencia de los reportes anteriores, donde los machos presentan tallas mayores que las hembras, en *Lolliguncula brevis*, *Loliolus nuctiluca* y *Lolliguncula panamensis* las hembras alcanzan longitudes mayores que los machos (Jackson *et al.*, 1997; Jackson & Moltschaniwskyj, 2001; Sanchez, 2003).

También, éste grupo de calamares (myopsinos), debido a su reducida masa corporal, han sido caracterizados con valores de alometría  $<2.7$  (Cardoso *et al.*, 1998; Flores & Garland, 2002).

#### **2.4. Edad**

De manera general se ha reportado que los calamares myopsinos son organismos poco longevos, Jackson (2004) a partir de una revisión sobre edad y crecimiento, reporta estudios para 22 de las 49 especies de calamares myopsinos y las agrupa de acuerdo a la longevidad: diez de las 21 especies estudiadas viven menos de 200 días, nueve especies entre 200 días a 1 año, y las restantes tres especies viven más de 1 año. A la fecha, no existen reportes sobre la determinación de edad para *L. panamensis*.

Para *Loligo gahi*, Hatfield (2000) determina la edad en calamares recolectados en las costas de las Islas Malvinas, utilizando las marcas de crecimiento en los

estatolitos, asigna edades entre 120 y 365 días para hembras y entre 135 y 345 días en machos. Brodziak & Macy (1996) utilizan determinaciones directas de edad para *L. pealei* capturado en la costa noroeste del Atlántico y comentan que la especie vive menos de un año. Asignan edades entre 80 y 295 días para hembras con tallas entre 60 a 400 mm LM, y entre 80 y 280 días para machos entre 65 y 415 mm LM. Utilizando microscopio electrónico de barrido, Lipinski (1991) cuenta hasta 540 marcas de crecimiento en macho maduro de *L. reynaudi* con 360 mm LM capturado en la costa oeste de Sudáfrica.

En la revisión bibliográfica sobre la determinación de edad en myopsinos, comúnmente se utilizan las marcas de crecimiento en los estatolitos, sin embargo en un reporte se utilizan las frecuencias de tallas para estimar hasta tres años de edad a *L. gahi* capturado en la costa de Chile (Arancibia & Robotham, 1984). Este último reporte sugiere que los métodos indirectos sobrestiman la edad en comparación a la utilización de los estatolitos (Jackson, 2004).

Los estatolitos son las estructuras mas adecuadas para determinar la edad y describir la dinámica del crecimiento en loliginidos, a la fecha se ha validado la formación diaria de las marcas de crecimiento en once especies (Jackson, 2004; Pecl, 2004). Independientemente de la validación, es importante evaluar la precisión de las lecturas entre lectores (Campana *et al.*, 1995), al respecto con base a la revisión bibliográfica solo Jackson & Moltschaniwskyj (1999) han evaluado la precisión de las lecturas de las marcas de crecimiento en los estatolitos en juveniles (CV=5.6%) y adultos (CV=6.9%) de *Photololigo*.

Una manera indirecta de validación de la determinación de la edad, es la estimación de la distribución de frecuencias de las fechas de nacimiento y compararlas con la época reproductiva, además, es posible a través de este enfoque identificar, los periodos mas favorables para la supervivencia de las paralarvas. Collins *et al.* (1995) a través de la distribución de frecuencia de fechas de nacimiento de *Loligo forbesi* identificaron un amplio periodo de desove en la costa este de Irlanda, desde noviembre hasta mayo. Comentan, que las paralarvas nacidas en primavera presentaron mayores tasas de crecimiento que las que nacieron en otoño

e invierno. González *et al.* (2010) determina la edad en paralarvas de *L. vulgaris* recolectadas en las costas de Cataluña durante dos ciclos anuales e identifican actividad reproductiva a lo largo del año. A través de las fechas de nacimiento, identifican que a finales de primavera y principios de otoño se presentan las condiciones más favorables para la sobrevivencia de las paralarvas.

## 2.5. Crecimiento

Se ha encontrado que los calamares loliginidos crecen aceleradamente en los primeros estadios de vida, paralarva y juvenil (Forsythe & Hanlon, 1989; Hatfield, 2000), y posteriormente, en la etapa adulta su crecimiento es menor (Jackson, 1994; Arkhipkin, 1995). Por ello, autores como Villanueva (2000) y Jin *et al.* (2009) sugieren emplear y evaluar diferentes modelos para describir el crecimiento en cada estadio de vida. También, varios trabajos han demostrado la existencia de diferencias en crecimiento entre sexos. Por ejemplo, Brodziak & Macy (1996) y Wang *et al.* (2010) compararon la tasa de crecimiento por sexos y encuentran que los machos crecen más rápido que las hembras en *L. pealei* y *Photololigo edulis* respectivamente. La descripción del crecimiento en loliginidos se ha analizado principalmente utilizando organismos adultos (Boyle & von Boletsky, 1996; Jackson & Domeier, 2003; Ceriola & Jackson, 2010). Gonzalez *et al.* (2010) analizan el crecimiento durante los primeros 90 días de edad de las paralarvas y juveniles de *Loligo vulgaris* no encontrando diferencias significativas entre años. Challier *et al.* (2006) analizan el crecimiento en juveniles de *L. forbesi* recolectado en dos zonas, en el Mar del Norte y costas de Escocia. Identifican diferencias en crecimiento de los juveniles que nacieron en diferentes épocas del año y lo asocian a las condiciones ambientales y abundancia de reclutas, encuentra un crecimiento dependiente de la densidad.

## 2.6. Alimentación

A nivel mundial, los estudios sobre el espectro trófico en calamares han reportado tres grupos principalmente de presas: peces, crustáceos y moluscos (Nixon, 1987). En la costa suroeste del Atlántico, la dieta de *L. sanpaulensis* y *L. plei* incluye principalmente camarones de la familia Sergestidae y Penaeidae, seguido por

juveniles de peces y calamares (Castellanos, 1967; Gasalla *et al.*, 2009). Karpov & Cailliet (1978) reportan, en el noroeste del Atlántico, que *L. opalescens* se alimenta de crustáceos (eufásidos, copépodos, misidáceos, megalopas, anfípodos y ostrácodos), de peces (anchovetas, sardina, macarelas), calamares, poliquetos y gasterópodos bénticos.

Los calamares se mantienen en constante movimiento en búsqueda de alimento, esto les demanda un importante gasto de energía, por ejemplo *L. opalescens* aprovecha entre un 35 a 40% de sus presas, de este porcentaje almacena de 1 a 1.5% en forma de lípidos, el 60 a 65% lo utiliza para crecer y desarrollar su aparato reproductor y el restante 39 a 33.5% para mantenimiento (Fields, 1965). Se ha observado, que la composición específica (grupos taxonómicos) de la dieta en calamares cambia durante su desarrollo ontogenético. Los juveniles ingieren una proporción crustáceos-peces, tres a uno, durante la transición juvenil-adulto la relación es uno a uno y en los adultos se invierte esta proporción (uno a tres). Boyle (2005) señala que los cambios en la proporción de tipos de presas con la ontogenia esta asociado al tamaño de la corona branquial que limita el tamaño y tipo presa que consumen.

En la descripción de la dieta para varias especies de calamares se ha encontrado que sus congéneres realizan una aportación importante a la dieta [*L. opalescens*, (Fields, 1965); *L. sanpaulensis*, (Castellanos, 1967); *Lolliguncula panamensis*, (Barragan, 1977a)]. Fields (1965) considera que el canibalismo es una adaptación evolutiva que permite que alguna fracción de la población se reproduzca más rápido, al respecto Ibáñez & Friedemann (2010) indican que el canibalismo en las poblaciones de cefalópodos es un efecto denso-dependiente.

## **2.7. Reproducción**

En loliginidos la proporción por sexo varía por estación del año así como también de un año a otro (Pineda *et al.*, 1998). Fields (1965) comenta que las diferentes proporciones de sexos en *Loligo opalescens* en la costa de California, podría deberse a factores como la selectividad del arte de pesca, longevidad y a la

distribución diferencial de los organismos. Costa y Fernandes (1993) reportan una proporción de 1:1 entre sexos para *L. sanpaulensis* en las costas de Brasil, mientras que Rodrigues & Gasalla (2008) encuentran una mayor abundancia de machos respecto a las hembras, para la misma especie y zona de estudio, durante 1999 a 2003, estas diferencias pueden ser explicadas por la mayor longevidad de los machos de acuerdo a Aguiar (2006). Emery *et al.* (2001b) mencionan que la abundancia de hembras respecto a machos en *L. forbesi* puede considerarse una táctica reproductiva, debido a que estas definen el éxito reproductivo, pero también puede ser resultado de la mayor longevidad de las hembras. También, los loliginidos presentan actividad reproductiva y desoves a lo largo del año, por ejemplo *L. vulgaris reynaudii* en la costa este de Ciudad del Cabo, Sudáfrica desova a lo largo del año pero las puestas son intensas en verano y menores en la primavera (Sauer *et al.*, 1992). Costa & Fernández (1993) para *L. sanpaulensis* identificaron dos periodos máximos de reproducción, en febrero y agosto.

En lo referente a la talla de maduración en loliginidos también se ha observado una gran variación a lo largo del año. Pineda *et al.* (1998) reportan para *L. gahi* en las costas de Argentina, que la talla de maduración en machos y hembras durante primavera es menor que durante verano, variando desde 60 mm LM a 100 mm LM. Rodrigues & Gasalla (2008) estiman la talla al 50% de maduración para *L. plei* y *L. sanpaulensis* en las costas de Brasil, comentan que detectaron diferencias en la talla de maduración a lo largo del año. Para *L. plei* identificaron que la talla  $L_{50}$  durante el verano (LM=140 mm) fue mayor que durante el resto del año, mientras que los machos maduraron a mayores tallas ( $L_{50}$ =160 mm LM) y no presentaron variaciones significativas durante todo el año.

El análisis histológico permite describir el desarrollo ovárico y los tipos de ovocito. Sauer & Lipinski (1990) y Sauer *et al.* (1999) encontraron, para *L. vulgaris reynaudii* que se distribuye en la parte este de Sudáfrica, en los ovarios varios tipos de ovocitos y estructuras indicadoras de desove reciente (folículos postovulatorios y atresias). Comenta que las hembras de *L. vulgaris reynaudii* desovan varias veces durante la época de reproducción clasificándolo como un desovador terminal

intermitente. A *L. opalescens*, Macewicz *et al.* (2003) lo clasifican como un organismo desovador terminal simultáneo (*i.e.* desova y muere), con base a la presencia de tres estadios ovocitarios (inmaduro, preovulatorio maduro y maduro). Con base en el análisis histológico, en las especies antes mencionadas se confirma que estas maduran y desovan más de una vez en su periodo reproductivo (Melo & Sauer, 1998; Laptikhovsky *et al.*, 2002; Macewicz *et al.*, 2003; Melo & Sauer, 2007). También, se ha documentado que el tamaño de los ovocitos al momento del desove presenta variaciones entre especies; en *L. gahi*, y *L. opalescens* presentan un tamaño mínimo de 1100  $\mu$  (Laptikhovsky & Arkhipkin, 2001; Macewicz *et al.*, 2003), mientras en *L. vulgaris reynaudii* miden en promedio de 980  $\mu$  (Melo & Sauer, 1999).



### 3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Hernández-Vázquez (1987) describió el estado de las principales pesquerías en la costa occidental de Baja California, y señaló al calamar dedal *Lolliguncula panamensis* entre los potenciales recursos pesqueros, el calamar dedal es capturado incidentalmente en la pesca de camarón y sus reportes de pesca se agregan a los volúmenes de calamar (CONAPESCA, 2009). Actualmente, sin que exista una pesquería formal sobre este recurso, su captura incidental se consume localmente. Sin embargo, existe un desconocimiento total sobre su biología, información necesaria para evaluar los efectos de la pesca sobre su dinámica poblacional. Por ello, en este trabajo se abordan aspectos básicos de su biología como: la distribución, abundancia, crecimiento-edad, alimentación y reproducción del calamar dedal que habita en el Golfo de California.

#### **4. OBJETIVO GENERAL**

Describir algunos aspectos de la biología (distribución, abundancia, estructura de tallas, edad-crecimiento, alimentación y reproducción) del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California.

##### **4.1. Objetivos particulares**

1. Analizar la distribución y abundancia relativa del calamar dedal en el Golfo de California.
2. Describir la estructura de tallas y evaluar las diferencias entre sexos.
3. Determinar la edad, describir el crecimiento y estimar la estructura por edades.
4. Describir la composición de la dieta.
5. Describir la estrategia reproductiva.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es un mar semicerrado y una cuenca marginal de evaporación situada al noroeste de México (Fig. 2).

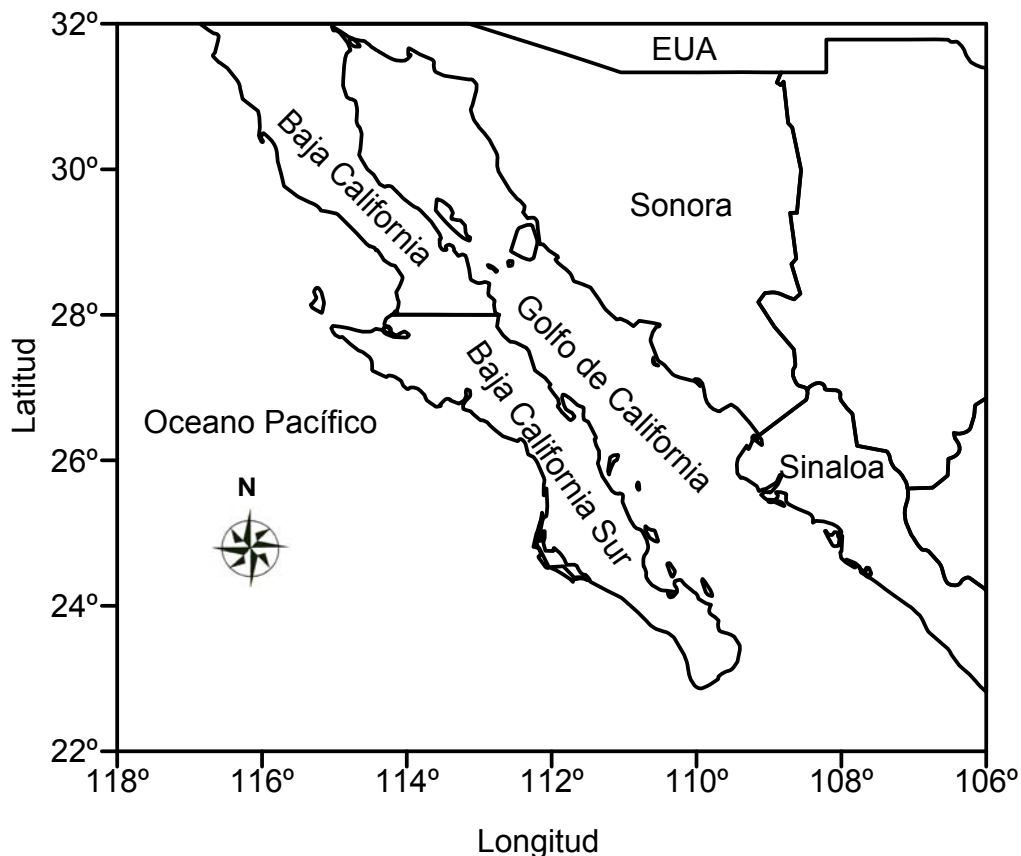


Figura 2. El área de estudio comprende la zona costera del Golfo de California.

Se localiza aproximadamente entre los 20° y 32°N y 105.5° y 114.5°W (Espinoza-Carreón & Valdez-Holguín, 2007). Se encuentra limitado por la Península de Baja California al oeste y las costas de Sonora y Sinaloa al este, al sur limita con Nayarit y esta comunicado al Océano Pacífico a través de una boca de 220 Km. de ancho, tiene una longitud aproximada de 1,100 km., una superficie de 283,000 km<sup>2</sup> y está constituido por 3,000 km de costas (Roden & Emilsson, 1979). Al norte es mayoritariamente somero y hacia el sur se forman una cadena de cuencas que incrementan su profundidad conforme se acercan a la boca. Las cuencas de la boca

del golfo alcanzan los 3,000 m de profundidad y están separadas por umbrales transversos de hasta 1,500 m de profundidad, por lo que existe un contacto continuo con el Océano Pacífico (Álvarez-Borrego & Galindo-Bect, 1975).

La dinámica del Golfo de California se ve afectada por los vientos, las mareas y la radiación solar. Es una región que presenta una alta productividad, el clima es subtropical árido y Vázquez-Figueroa *et al.* (2009) comentan que al no existir cambios marcados en la temperatura ambiental entre las estaciones del año el clima se puede agrupar en dos temporadas: invierno, de octubre a mayo y verano, de junio a septiembre.

En muchas localidades del Golfo de California son comunes los florecimientos de fitoplancton, promovidos por surgencias de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991). Los vientos provenientes del sureste en verano, tienen una velocidad promedio de  $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Carriquiry & Sánchez, 1999), que además de producir lluvias en Sonora y Sinaloa, traen aparejados fenómenos de surgencias a lo largo de la costa occidental del golfo (Badan-Dagón *et al.*, 1985). Durante el invierno y primavera, los vientos fluyen del noroeste a una velocidad promedio de  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Carriquiry & Sánchez, 1999) y generan los procesos de surgencias y florecimiento del fitoplancton en la costa oriental del golfo (Marinone & Lavín, 2003).

Estos vientos propician una circulación superficial a gran escala, observada como giros estacionales ciclónicos, de junio a noviembre y anticiclónicos de noviembre a mayo con velocidades promedio de  $0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Marinone, 2003). Los principales centros de surgencias parecen estar en los sotaventos de cabos, islas y puntas (Roden & Groves, 1959). La mezcla y hundimiento de las masas de agua originan la formación de frentes y giros, mismos que varían de acuerdo con la profundidad y época climática (Soto-Mardones *et al.*, 1999).

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

El material biológico se recolectó en 15 cruceros de pesca exploratoria realizados en el Golfo de California, durante 2003-2006 y 2008. Estos cruceros son parte del programa “Evaluación de las poblaciones de camarón en aguas marinas del Pacífico mexicano durante el periodo de veda y el efecto de la captura incidental de la fauna acompañante de camarón en el ecosistema”. Se utilizaron los barcos de exploración pesquera BIP-XI y BIP-XII, equipados con red de arrastre (90 pies en relinga superior con luz de malla de 2” - 2¼” en el cuerpo y 1½”- 1¾” en el copo y tablas de madera 10’x 60”). El plan de muestreo incluyó 96 estaciones a lo largo de la costa desde los 23°N hasta 31.5°N de latitud norte (Fig. 3), a profundidades entre 7-165 metros. Los arrastres se realizaron a una velocidad aproximada de 2.5 nudos/hora.

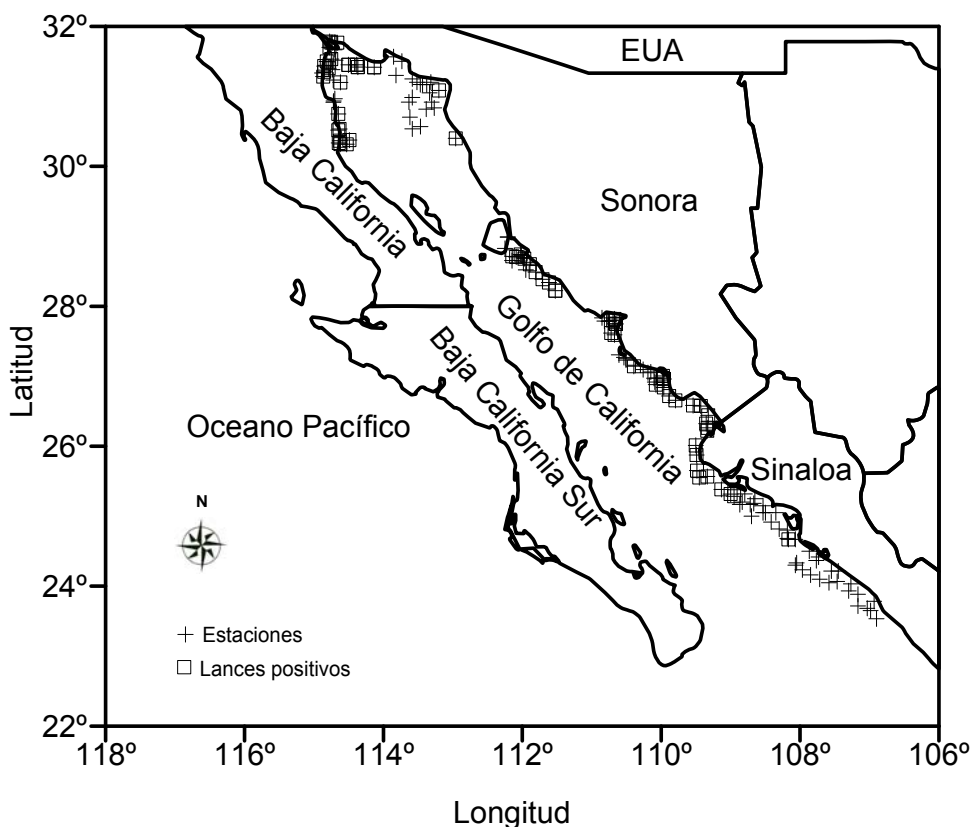


Figura 3. Posición geográfica de las estaciones de muestreo y lances positivos de camarón dedal en el Golfo de California, durante 2003-2008.

La captura en cada arrastre fue colocada sobre la cubierta del barco y se recolectó una muestra al azar de 40 a 45 Kg. de la FAC, la cual se separó por grupos taxonómicos (cefalópodos, crustáceos y peces) en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y se mantuvieron congelados.

En el laboratorio, los cefalópodos se identificaron hasta nivel de especie empleando los caracteres diagnósticos descritos en Fisher *et al.* (1995). A todos los calamares dedal *L. panamensis* (Fig. 4) se les midió la longitud del manto (LM  $\pm$  0.1 cm) utilizando un vernier digital (VWR) se registró el peso total (PT  $\pm$  0.1 g) usando una báscula Adventurer-Pro (OHAUS). Cada organismo fue eviscerado por la parte ventral para identificar macroscópicamente el sexo y evaluar su condición reproductiva, mediante la escala de madurez morfocromática de Barragán (1977b). El estómago y gónadas se fijaron en formol al 10% durante 24 horas, posteriormente se lavaron con agua y se preservaron en alcohol al 70%. También se extrajeron los estatolitos mismos que se pusieron en viales Eppendorf de 1.6 ml conteniendo alcohol al 96%.

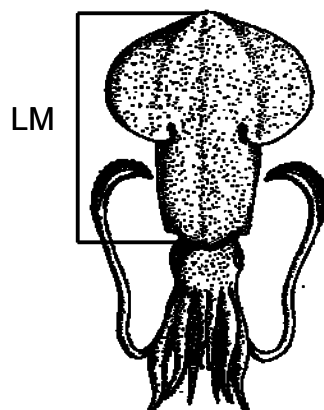


Figura 4. Calamar dedal *Lolliguncula panamensis* indicando la longitud del manto, la distancia entre el borde anterior y el ápice posterior del manto.

### 6.1. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA

Con el propósito de agrupar la información biológica con relación al patrón anual de la temperatura superficial del mar (TSM), para cada estación positiva se

registró mensualmente la TSM, durante el periodo de estudio, a partir de las imágenes satelitales del sensor Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) Pathfinder 5, con una resolución espacial de 4x4 Km. (<http://poet.jpl.nasa.gov>).

Los datos de abundancia (organismo por hora de lance, org/lance), distribución, desarrollo gonádico, profundidad (1-20, 21-40, 41-60, 61-80, 141-160, 161-180 m), los intervalos se estimaron utilizando la regla de Sturges (Zar, 1996) y hora del lance (día: 08:00 am a 19:59 pm, noche: 20:00 pm a 07:59 am) se agruparon en función a la TSM para su análisis. Cabe señalar que para los análisis antes mencionados no se consideró a 21 calamar dedal debido a la falta de información de recolecta.

Para evaluar las diferencias en la distribución y abundancia por sexos en ambos periodos y a cada intervalo de profundidad, se aplicó una prueba de Chi-cuadrada  $\chi^2$  (Sokal & Rohlf, 1981).

## **6.2. ESTRUCTURA DE TALLAS**

La estructura de tallas del calamar dedal se analizó agrupando los organismos en intervalos de 10 mm LM y se evaluó su normalidad con una prueba Shapiro-Wilk, posteriormente se contrastó la distribución de tallas por sexo aplicando una prueba Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996).

## **6.3. EDAD Y CRECIMIENTO**

### **6.3.1. Relación peso total-longitud del manto**

A los datos de PT y LM se les ajustó un modelo potencial, esta relación se estimó por sexo y sus diferencias se evaluaron con un análisis de covarianza (ANCOVA) y se estableció el tipo de crecimiento comparando el valor de la pendiente del modelo (b) contra 3 (isometría,  $\beta$ ) utilizando una prueba *t*.

$$Y = a * X^b$$

Donde:

*a*: es el intercepto, *b*: la pendiente, factor de alometría; *X*: es la longitud del manto (mm); *Y*: el peso total (g).

### 6.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto

A los estatolitos se les midió su longitud ( $LE \pm 0.01$  mm) desde la punta del rostro hasta la punta del lomo ventral, utilizando un sistema de análisis de imágenes y el programa para computadora Image Pro Plus (Versión 4.5.29). Para valorar si el estatolito es una estructura adecuada para describir la proporcionalidad entre el crecimiento del estatolito y el crecimiento somático del calamar dedal, se evaluó, agrupando los datos de la longitud del estatolito (*LE*) en intervalos de 0.05 mm y se obtuvo el promedio de *LM* por intervalo, y se les ajustó un modelo lineal:

$$LE = a + b LM$$

Donde:

*LE*: es la longitud del estatolito y *LM*: es la longitud del manto.

### 6.3.3. Edad

Para determinar la edad, los estatolitos se procesaron de acuerdo al método propuesto por Lipinski *et al.* (1991), que consiste en montar los estatolitos con la cara dorsal hacia arriba, cerca del borde de un portaobjetos, usando una gota de medio de montaje sintético (cianocrilato), procurando acomodar el estatolito con su parte cóncava hacia abajo y se dejó secar al ambiente durante 24 horas. La erosión de la superficie del estatolito se realizó con lija comercial de grano 2500, luego se pulió con lija comercial de grano 3000 (Yatsu *et al.*, 1997), hasta que el foco y las marcas de crecimiento (incrementos) fueran visibles. Una vez concluido el lijado, se cubrió el



estanolito con un cubreobjetos y bálsamo de Canadá. Esta preparación permaneció en la estufa a 60°C durante 18 horas, con el objeto de secar el bálsamo completamente, este procesamiento permitió obtener zonas bastante claras en la superficie del estanolito permitiendo una mejor lectura de las marcas de crecimiento. La edad se estimó por medio de la lectura de los incrementos de crecimiento en el estanolito, la lectura se realizó por dos lectores de manera independiente utilizando un microscopio (40x) con luz transmitida. El conteo de incrementos de crecimiento se efectuó desde el núcleo hacia el borde del lomo ventral. Se asumió que los incrementos de crecimiento son formados diariamente, con base a la validación en *Loligo vulgaris reynaudii*, *L. vulgaris*, *L. chilensis*, *L. opalescens*, *L. plei*, *Lolliguncula brevis*, *Sepioteuthis lessoniana* y *Alloteuthis subulata* (Jackson, 2004).

#### 6.3.4. Precisión de la edad

Para evaluar la precisión entre lectores, se utilizaron métodos gráficos y cuantitativos (Campana *et al.*, 1995). El método gráfico incluye la evaluación de las diferencias de edad entre lectores tomando como referencia el lector 1.

Los métodos cuantitativos empleados fueron: el índice del porcentaje promedio de error (IAPE).

$$IAPE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[ \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] * 100$$

Donde:

$N$ : es el número de muestras,  $R$ : es el número de veces que se leyó la muestra,  $X_{ij}$ : es la edad  $i$  determinada para el calamar  $j$  y  $X_j$ : es el promedio de las edades determinadas para el calamar  $j$ .

Y el coeficiente de variación (CV).

$$CV_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} * 100$$

Donde:

$R$ : es el número de veces que se leyó la muestra,  $X_{ij}$ : es la edad  $i$  determinada para el calamar  $j$  y  $X_j$ : es el promedio de las edades determinadas para el calamar  $j$ .

### 6.3.5. Patrón de crecimiento

El patrón de crecimiento se describió a partir del ajuste del modelo de Gompertz a los datos de edad-longitud del manto. Este se emplea en organismos de ciclo de vida corto y en individuos que presentan crecimiento exponencial en los primeros estadios de vida (Moreau, 1987). Se examinó visualmente la distribución de los residuos para constatar una dispersión uniforme. Los parámetros del modelo se estimaron con el modulo NOLINEAL del programa de computadora Statistica 7. Los parámetros estimados se utilizaron para estimar la talla a la edad y calcular las tasas de crecimiento:

$$L_t = L_0 * \exp(k * (1 - \exp(-a * t)))$$

Donde:

$L_t$ : es la longitud del manto a una edad dada,  $L_0$ : es la longitud del manto cuando  $t=0$ ,  $k$ : parámetro de curvatura,  $a$ : es la tasa específica de crecimiento cuando  $t = t_0$  y  $t_0$ : es el momento cuando la tasa de crecimiento inicia a disminuir (*i.e.* punto de inflexión de la curva), por lo tanto  $ka=A_0$  es la tasa específica de crecimiento a  $t=0$  ( $A_t=A_0 * e^{-a*t}$ ).

### 6.3.6. Tasa de crecimiento

Se estimó la tasa diaria de crecimiento (TDC, en mm por día) por sexo por intervalo de 10 días de edad, de acuerdo a Forsythe & Van Heukelem (1987).

$$TDC = \frac{LM_2 - LM_1}{T}$$

Donde:

$LM_1$  y  $LM_2$ : son la longitud del manto al inicio y al final de cada intervalo de edad,  $T$ : es el intervalo de 10 días de edad.

### 6.3.7. Fecha de nacimiento

Una vez determinada la edad, se construyó una clave edad-LM para asignar edad a los calamares que no se les recolectó los estatolitos. Posteriormente, se estimó la fecha de nacimiento de cada organismo restando su edad a la fecha de captura. Se calculó la distribución de frecuencias de fechas de nacimiento por mes y se construyó un año tipo para establecer en que meses se presentaron las mejores condiciones de supervivencia para las paralarvas (Arkhipkin *et al.*, 1996).

## 6.4. ALIMENTACIÓN

En el laboratorio a todos los ejemplares recolectados se les extrajo el estómago. El peso húmedo del estómago y del contenido fueron pesados con una precisión de 0.1 g, los estómagos se clasificaron visualmente de acuerdo a un índice llenado: vacío, rastros,  $\frac{1}{4}$  a  $\frac{3}{4}$  y lleno. El contenido estomacal fue lavado con agua corriente a través de un tamiz de 500 micras de acero para eliminar el ácido gástrico.

Las presas se identificaron hasta el menor taxón posible, hasta donde su estado de digestión lo permitió. Para la determinación taxonómica se usaron las claves especializadas según el tipo de presa. Para los peces que presentaron un estado de digestión mínimo se utilizaron las claves de Fischer *et al.* (1995). Los restos de peces, se identificaron por medio del esqueleto axial, y para definir las características vertebrales, como su número y posición se utilizaron los criterios de Miller & Jorgensen (1973). Los crustáceos se identificaron por medio de sus exoesqueletos o por restos de los mismos, mediante el uso de las claves de Brusca (1980). Para los cefalópodos se

empleó la clave de Wolff (1984) y se compararon con colecciones de laboratorios del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN).

Para cada categoría de las presas, se cuantificó el número de individuos y se registró el peso húmedo con una precisión de 0.01 g. El conteo se basó en el número de ojos, cabezas, estructuras bucales, colas, telson, u otras partes anatómicas de una presa.

#### **6.4.1. Espectro trófico**

Para evaluar los componentes de la dieta, se utilizaron los siguientes métodos que cuantifican la importancia de las diferentes presas en los estómagos de los depredadores (Berg, 1979; Hyslop, 1980; Tirasin & Jorgensen, 1999).

Se estimó la frecuencia de estómagos que contenían una determinada categoría alimenticia (presa), de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$FA = \frac{n}{NE} * 100$$

Donde:

*n*: es el número de estómagos que contienen un determinado tipo de alimento y *NE*: es el total de estómagos con alimento.

Para la estimación de la importancia numérica por presa, se registró el número de cada tipo presa en los estómagos analizados y se expresó como una proporción del total de presas.

$$N = \frac{n}{NT} * 100$$

Donde:

$n$ : es el número de individuos de una determinada especie presa y  $NT$ : es el número total de individuos de las especies presa.

El método gravimétrico se empleó para obtener información de la biomasa de las presas consumidas. Cada tipo de alimento se pesó y se expresó como un porcentaje del peso total de las presas, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$P = \frac{P}{PT} * 100$$

Donde:

$p$ : es el peso de una determinada especie presa y  $PT$ : es el peso total de individuos de las especies presa.

El Índice de Importancia Relativa (IIR) combina a los tres métodos anteriores y fue propuesto por Pinkas *et al.* (1971) y fue modificado por Hacunda (1981). El IIR se utilizó con la finalidad de valorar de manera integral la importancia de cada categoría de alimento en el espectro trófico de la especie (Liao *et al.*, 2001).

La formulación de este índice es el siguiente:

$$IIR = (\% P + \% N) * \% FA$$

Donde:

$\%N$ : es el porcentaje de la abundancia numérica,  $\%P$ : es el porcentaje de la importancia gravimétrica y  $\%FA$ : es el porcentaje de la frecuencia de aparición.

Este índice fue expresado como:

$$\% IIR = \frac{IIR}{\sum IIR} * 100$$

## 6.5. REPRODUCCIÓN

### 6.5.1. Desarrollo gonádico

El desarrollo gonádico se analizó por mes, a partir de la frecuencia relativa de organismos por estadio (inmaduro, madurando, maduro, desovado).

$$FR = (n / N) * 100$$

Donde:

*n*: es el número de organismos por estadio y *N*: es el número total de organismos.

### 6.5.2. Índice Gonadosomático

El índice gonadosomático (IGS) en hembras, se obtuvo de la relación entre el peso total del ovario (PG) y el peso total (PT) del organismo. En los machos se utilizó el peso del complejo espermatofoórico (PG) y el PT (Sauer *et al.* 1999; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001), de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$IGS = \left( \frac{PG}{PT} \right) * 100$$

Donde:

PG: es el peso total de la gónada (g) y PT: es el peso total del organismo (g).

### 6.5.3. Proporción sexual

Se determinó la proporción sexual total, por mes de acuerdo a un año tipo y por intervalo de talla (10 mm). La significancia estadística fue probada con un análisis de Chi-cuadrada ( $\chi^2$ ) estableciendo como hipótesis nula una proporción de sexos de tres hembras por un macho ( $H_0 = 3:1$ ) que fue reportada por Squires & Barragán (1979) en *Lolliguncula panamensis*. El valor observado fue comparado con el valor teórico de Chi-cuadrada con un 95% de nivel de confianza (Zar, 1996).

### 6.5.4. Análisis histológico

Para el análisis histológico, se utilizaron los ovarios de 100 hembras recolectadas durante julio y agosto de 2008. Las muestras de tejido se colocaron en cassetes, posteriormente se deshidrataron en alcohol etílico a concentraciones crecientes de 70%, 80%, 90%, 96% y 100% (una hora por concentración), se aclararon con Xileno y se incluyeron en Paraplast X-Tra con punto de fusión de 54-56°C. Con un micrótopo de rotación Leica RM 2155, se hicieron tres cortes de tejido de 4µm de espesor, se tiñeron con Hematoxilina de Harris y se contrastaron con Eosina-Floxina (Sheenan & Hrapchak, 1980). Una vez obtenidas las preparaciones histológicas, se procedió a la determinación de los estadios ováricos y los tipos de ovocitos a través de observaciones microscópicas, de acuerdo a las características morfológicas y del epitelio folicular que rodea a los ovocitos.

La tinción Tricromica de Masson, se empleó para confirmar la presencia de folículos postovulatorios y atresias en los ovarios de las hembras del calamar dedal y se realizó como lo señala Sheenan & Hrapchak (1980). También, se empleó la tinción de Sudán Negro B (Bayliss, 1984; Rodríguez-Jaramillo *et al.* 2008) para la detección de lípidos insolubles y para evidenciar otros componentes de reserva como los carbohidratos en el ovario de hembras del calamar dedal, se utilizó la tinción Azul Alciano PAS (AAPAS), la cual tiñe diferencialmente mucopolisacáridos ácidos de color azul y mucopolisacáridos neutros de color rosa-magenta, (Sheehan & Hrapchak 1980).

### 6.5.5. Tamaño de los ovocitos

El área de los ovocitos se obtuvo de imágenes digitalizadas a 10x, a partir de los cortes histológicos, utilizando el programa Image Pro Plus (version 4.5.19). Las imágenes se capturaron en un sistema de análisis de imágenes integrado por un microscopio (Olympus BX41) y una cámara digital CoolSNAP-Pro conectada a una computadora. Se midieron 50 ovocitos por hembra, diferenciándolos por estadio de crecimiento. El criterio para seleccionar los ovocitos fue que el núcleo fuera visible. Una vez asignada la escala de las imágenes se trazó manualmente el perímetro de los ovocitos y el programa automáticamente calculó el área. El diámetro se calculó a partir de la fórmula:

$$D = \sqrt{\frac{4A}{\pi}}$$

Donde:

$D$ : es el diámetro,  $A$ : área y  $\pi$ : 3.1416 (Briarty, 1975; Saout *et al.*, 1999).

Posteriormente se calculó el promedio y la desviación estándar, por tipo de ovocito según su estadio de crecimiento (previtelogénesis, vitelogénesis o postvitelogénesis).

### 6.5.6. Talla de primera madurez poblacional

La talla de primera madurez poblacional ( $L_{50}$ ) se estimó a partir de dos estrategias: a) utilizando las hembras en estadio maduro de acuerdo a la escala macroscópica, y b) utilizando las hembras en los estadios ováricos Ov1, Ov2 y Ovp determinados mediante el análisis histológico. En machos, solo se determinó con base en la escala morfocromática (maduro) debido a que no se realizó análisis histológico. Los organismos maduros de ambos sexos, se agruparon por intervalo de talla y se calculó la frecuencia relativa acumulada. La  $L_{50}$  quedó definida por la talla



promedio del intervalo donde el 50% de los organismos presentan actividad reproductiva. A los datos del porcentaje por talla se les ajustó la siguiente función logística (Sparre & Venema, 1995).

$$P = \frac{1}{1 + e^{(s_1 - s_2 * L)}}$$

Donde:

$P$ : es la proporción acumulada de organismos maduros en el  $i$ -ésimo intervalo de tallas,  $S_1$  y  $S_2$ : son parámetros del modelo y  $L$ : es el promedio de la longitud del manto (LM mm).

Por lo tanto la talla de primera madurez será considerada como:

$$L_{50} = \frac{S_1}{S_2}$$

## 7. RESULTADOS

### 7.1. DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA

Durante el periodo de estudio, 2003-2008, la TSM por mes por año presentó un patrón anual similar (ANOVA,  $p > 0.05$ ). Se estimaron los promedios por mes y se construyó un año tipo (Fig. 5). Los valores de TSM  $> 22^{\circ}\text{C}$  se presentaron desde mayo a noviembre y en el resto del año, diciembre-abril, los valores de TSM estuvieron por debajo de  $22^{\circ}\text{C}$ . Se registraron 66 lances positivos de calamar dedal (14% del total), capturándose 2,460 individuos, de los cuales 1,490 (61%) fueron hembras, 376 (15%) machos y 594 (24%) indiferenciados.

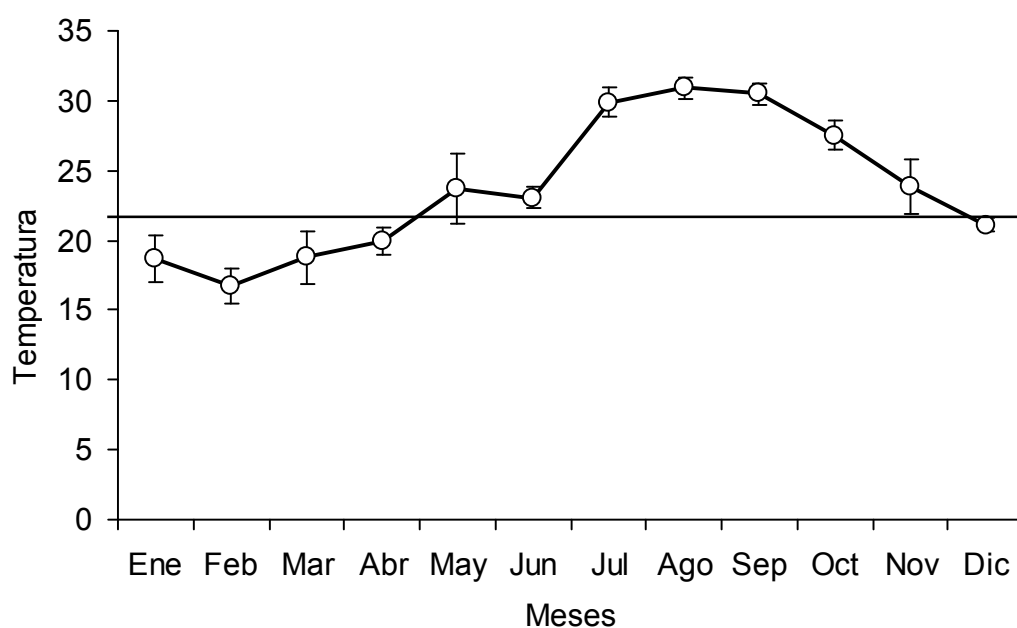


Figura 5. Promedio mensual de la TSM en las estaciones positivas de calamar dedal *Lolliguncula panamensis* del Golfo de California, durante 2003-2008. Las líneas verticales son la desviación estándar y la línea horizontal señala el promedio mensual de la TSM en el periodo de estudio.

Durante diciembre-abril (periodo frío  $< 22^{\circ}\text{C}$ ) se recolectaron un total de 1,579 calamares, 986 hembras (62%), 270 machos (17%) y 323 indiferenciados (21%). Mientras que durante mayo-noviembre (periodo calido  $> 22^{\circ}\text{C}$ ) se capturaron 881

calamares, 504 hembras (57%), 106 machos (12%) y 271 indiferenciados (31%). Durante este último periodo se incrementó la proporción de organismos indiferenciados.

### **7.1.1. Distribución y abundancia por sexo**

Del total de lances positivos de calamar dedal, en el periodo frío se registraron 30 de ellos (45%), la frecuencia de aparición de hembras y machos fue ligeramente diferente, 93% y 80% para hembras (28 estaciones) y machos (24 estaciones), respectivamente. Durante el periodo cálido se registraron 36 lances positivos (55%), las hembras fueron más frecuentes (94%) que los machos (54.5%). En ambas temporadas las hembras estuvieron en más del 90% de los lances positivos, a diferencia de los machos que se encontraron en el 67% de los lances positivos. Sin embargo, la frecuencia de aparición por sexo no fue significativamente diferente (Chi-cuadrada: Frío  $\chi^2 = 0.07$ ,  $p > 0.05$ ; Cálido  $\chi^2 = 0.06$ ,  $p > 0.05$ ).

La mayor abundancia de hembras, durante el periodo frío, se localizó en la parte alta del golfo frente a San Luis Gonzaga, B.C., se capturaron 195 organismos/lance; por el contrario al sur de la zona de muestreo, frente a Santa María, Sin., las hembras estuvieron poco representadas con dos organismos/lance (Fig. 6a). Un patrón relativamente distinto se presentó durante el periodo cálido, la mayor abundancia de hembras (61 hembras/lance) se detectó en la parte central del golfo frente a Bahía Kino, Son., y las zonas con menor abundancia al norte (frente a Puertecitos, B.C.) y sur del Golfo (Bacochibampo, Son., y Topolobampo, Sin.) con una hembra/lance (Fig. 6b).

Durante el periodo frío, la mayor abundancia de los machos del calamar dedal, se localizó en la parte central del golfo, frente a Bahía Kino, Son., recolectando 58 organismos/lance y las zonas de menor abundancia se ubicaron al norte y sur de la zona de estudio (Puertecitos, B.C., Yavaros, Son., y Agiabampo, Son) con cinco organismos/lance (Fig. 6c). Durante los meses cálidos, los machos presentaron la mayor abundancia en la parte sur de la zona de estudio (frente a Santa María, Sin.), con 18 organismos/lance y la menor abundancia al norte del golfo (Puertecitos, B.C.,

La Soledad, Son., Bahía Kino, Son. y Yavaros, Son.) con un organismo/lance (Fig. 6d). Considerando ambos sexos en conjunto, la mayor abundancia fue en el periodo frío y disminuyó un 50% el número de organismos/lance durante los meses cálidos.

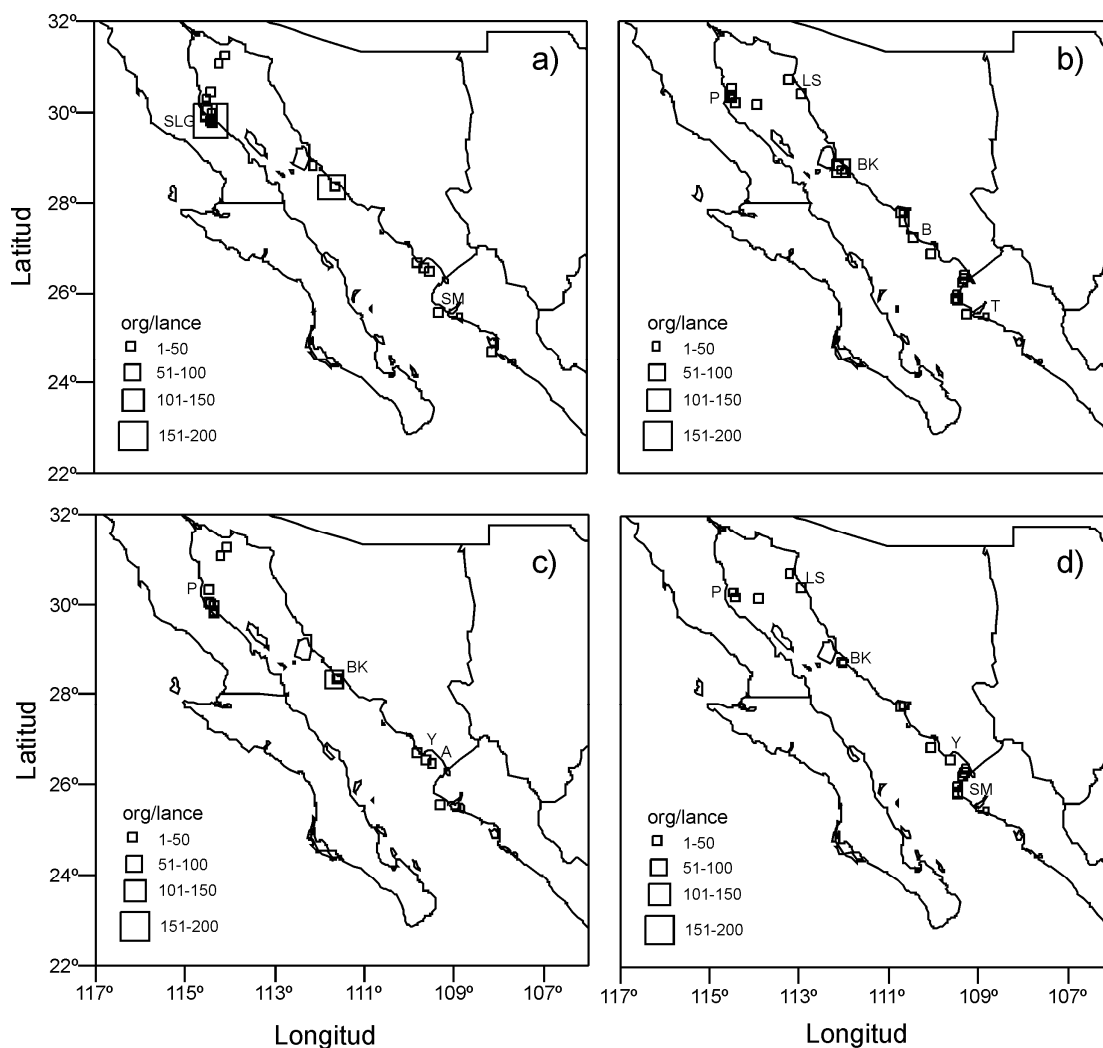


Figura 6. Distribución y abundancia por sexo del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California por periodo: Hembra-Frío (a), Hembra-Cálido (b), Macho-Frío (c), Macho-Cálido (d). San Luis Gonzaga (SLG), Santa María (SM), Puertecitos (P), La Soledad (LS), Bahía Kino (BK), Bacochibampo (B), Topolobampo (T), Yavaros (Y), Agiabampo (A).

### 7.1.2. Condición reproductiva

Del total de hembras capturadas durante el periodo frío ( $n=986$ ), 86.7% estuvieron maduras, 13% madurando y 0.3% inmaduras. Las hembras maduras estuvieron presentes en 27 estaciones y la mayor abundancia ( $n=189$  organismos) se localizó frente a San Luis Gonzaga, B.C. Las hembras madurando estuvieron presentes en 23 lances, la mayor abundancia ( $n=16$  organismos) se presentó frente a El Cardonal, Son. Las pocas hembras en estadio inmaduro se recolectaron en una sola estación frente a Puertecitos, B.C (Fig. 7a). En el periodo cálido, se recolectaron 504 hembras (maduras=62%, madurando=29% e inmaduras=1%). Las hembras maduras se recolectaron en 27 estaciones y la mayor abundancia ( $n=61$  organismos) se presentó en Bahía Kino, Son. Las hembras madurando se presentaron en 22 estaciones, la mayor abundancia ( $n=21$  organismos) fue registrada en Las Guásimas, Son., y las hembras inmaduras se presentaron en 10 estaciones con su centro de abundancia ( $n=12$  organismos) en Bahía Kino, Son. (Fig. 7b).

Respecto a la distribución y abundancia de machos por estadio de desarrollo gonádico, durante el periodo frío se recolectaron 201 individuos maduros en un total de 20 estaciones, la zona de mayor abundancia ( $n=58$  organismos) fue frente a Bahía Kino, Son. Los machos madurando ( $n=67$ ) fueron recolectados en 14 estaciones, la mayor abundancia ( $n=18$  organismos) estuvo frente a San Luis Gonzaga, B.C., y los machos en estadio inmaduro se colectaron en 2 estaciones, una frente a San Felipe, B.C., y la segunda frente a Yavaros, Son. (Fig. 8a). Durante los meses cálidos se recolectaron 106 machos (maduros=63, madurando=38 e inmaduros=5). Los calamares maduros se registraron en 16 estaciones y la mayor abundancia ( $n=10$ ) se registró en dos estaciones: Las Guásimas, Son., y Aguiabampo, Son. En cambio, los organismos en estadio madurando presentaron la mayor abundancia ( $n=14$ ) frente a Puertecitos, B.C. Por último, los calamares en estadio inmaduro ( $n=3$ ) se localizaron en Las Guásimas, Son (Fig. 8b).

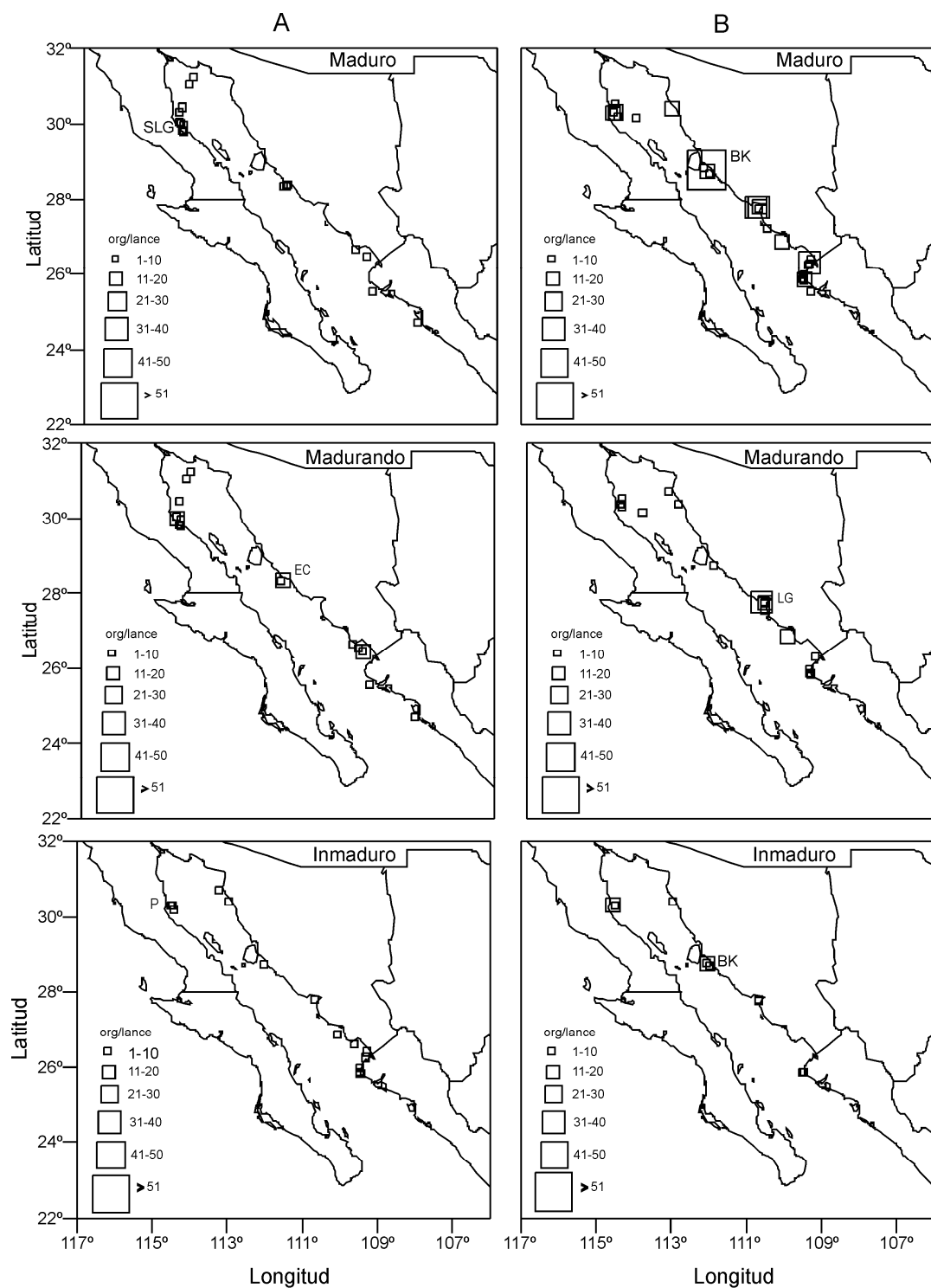


Figura 7. Distribución y abundancia del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California para hembras por fase de desarrollo gonadico. Periodo frío (A), Periodo Cálido (B); San Luis Gonzaga (SLG), El Cardonal (EC), Puertecitos (P), Bahía Kino (BK), Las Guásimas (LG).

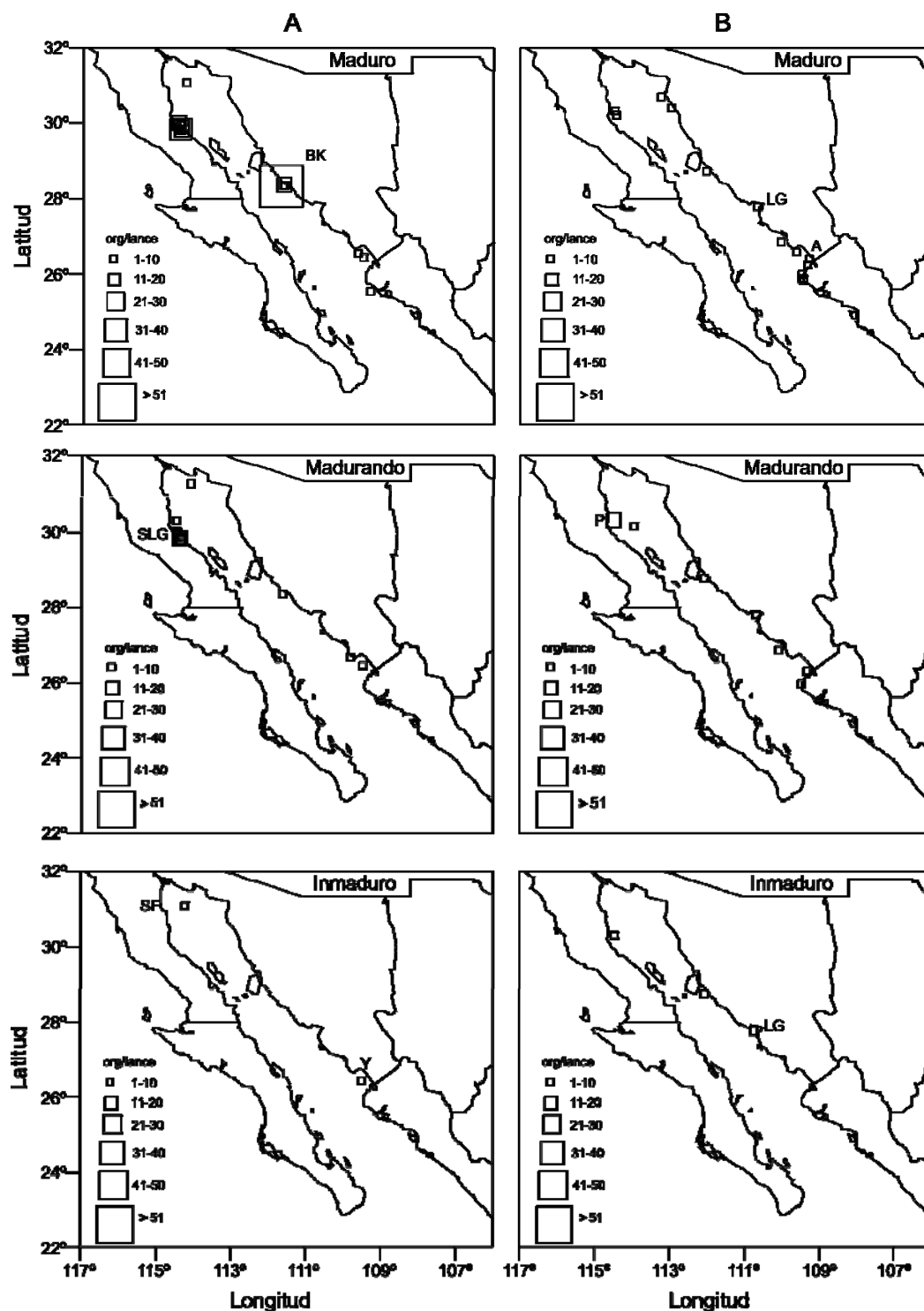


Figura 8. Distribución y abundancia del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California para machos por fase por fase de desarrollo gonadico. Periodo frío (A), Periodo cálido (B); Bahía Kino (BK), San Luis Gonzaga (SLG), San Felipe (SF), Yavaros (Y), Las Guasimas (LG), Agiabampo (A), Puertecitos (P).

### 7.1.3. Distribución y abundancia vertical

Al analizar los datos de abundancia y distribución del calamar dedal respecto a la profundidad, se observó un patrón similar en ambos sexos. Las hembras fueron más abundantes que los machos y las mayores abundancias en el periodo frío se presentaron a mayor profundidad que durante el periodo cálido (Tabla 1). Durante el periodo frío los organismos se distribuyeron en un amplio rango de profundidad, entre 7 y 165 m, y se observaron cambios importantes en la abundancia por intervalo de profundidad; mientras que durante el periodo cálido el rango de profundidad se redujo entre 7 y 60 y no se observaron cambios importantes en la abundancia por intervalo de profundidad.

Tabla 1. Abundancia del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, por intervalo de profundidad en hembras y machos en cada periodo. Org/lance=número de organismos por hora de lance.

Periodo	Sexo	Profundidad (m)					
		1-20 org/lance	21-40 org/lance	41-60 org/lance	61-80 org/lance	141-160 org/lance	161-180 org/lance
Frío	Hembra	15.3	47.4	15.16	51	13.5	0
	Macho	3	14.1	13.6	3	5	0
Cálido	Hembra	16.7	16.8	12	0	0	16
	Macho	7	5.2	4.5	0	0	1

### 7.1.4. Distribución y abundancia día-noche

Respecto al momento en que se registraron los lances positivos, durante el día o la noche. En el periodo frío, durante el día los lances se localizaron entre 23.8-146.4 m de profundidad, se cuantificaron 731 hembras y 220 machos. Mientras que en el periodo cálido los lances de día se localizaron a menores profundidades entre 7.3 a 44.8 m, recolectándose 339 hembras y 60 machos. Los lances positivos de noche, en el periodo frío se capturaron 260 hembras y 50 machos entre 13-45.8 m de



profundidad, y en el periodo cálido se cuantificaron 165 hembras y 46 machos a profundidades entre 9.2 a 165 m (Tabla 2; Fig. 9a, b). Se comparó en cada periodo la abundancia por sexo entre día y noche, se encontraron diferencias significativas en el número de hembras (Frío día-noche  $\chi^2= 7.18$ ,  $p<0.05$ ; Cálido día-noche  $\chi^2= 5.29$ ,  $p<0.05$ ), en los machos no se encontraron diferencias significativas (Frío día-noche  $\chi^2= 0.80$ ,  $p>0.05$ ; Cálido día-noche  $\chi^2= 0.78$ ,  $p>0.05$ ). Las mayores abundancias se presentaron durante el día.

Tabla 2. Abundancia del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* por hora del día en hembras y machos en cada periodo. n= número de lances, org/lance= número de organismos entre los lances.

Periodo	Sexo	Profundidad		Hora	n	org/lance
		Minima	Máxima			
Frío	Hembra	23.8	146.4	Día	23	31
		13	45.8	Noche	5	56
	Macho	23.8	146.4	Día	18	12
		13	45.8	Noche	6	8
Cálido	Hembra	7.3	44.8	Día	19	29
		9.2	164.7	Noche	12	14
	Macho	9.2	44.8	Día	10	6
		11	164.7	Noche	9	5

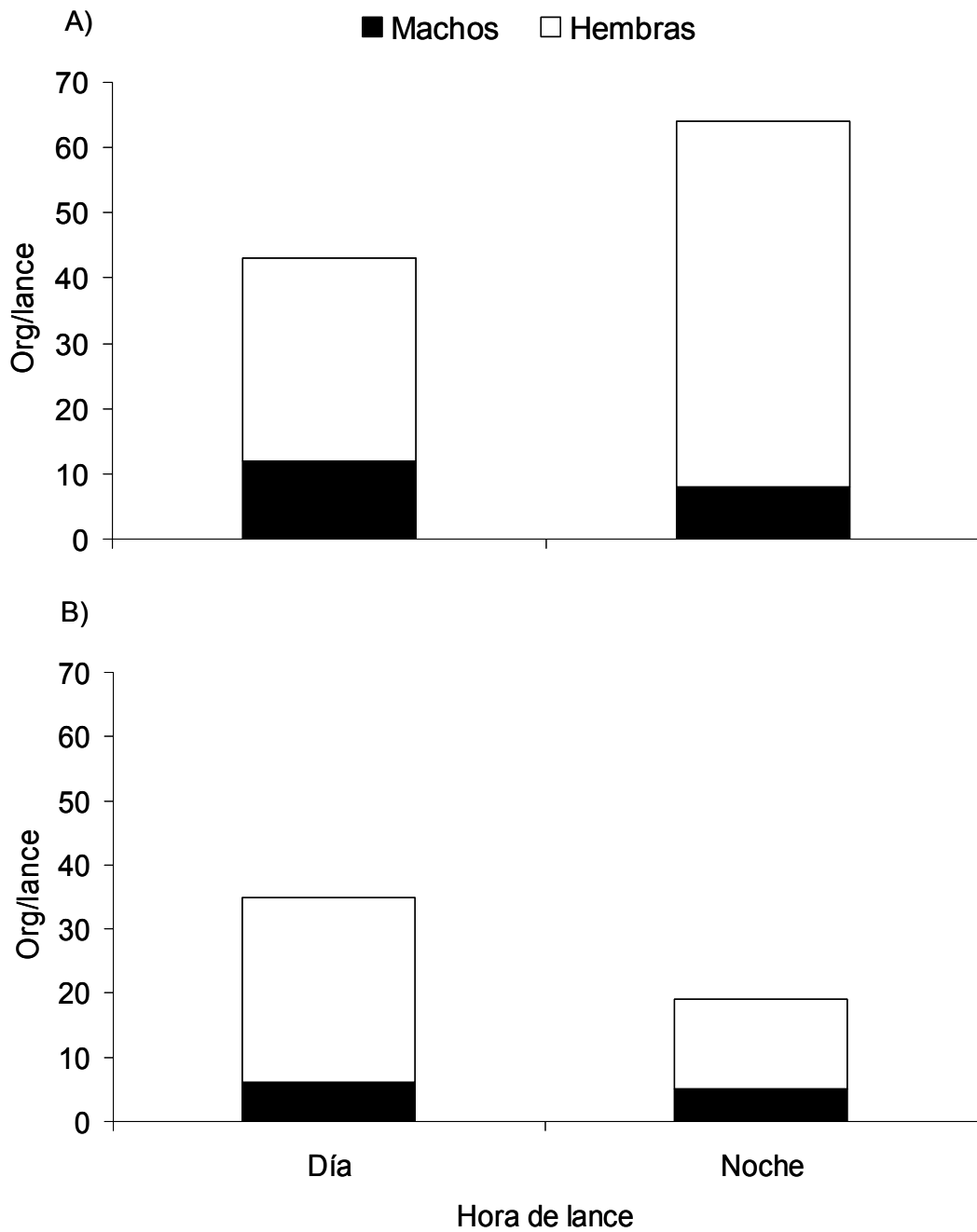


Figura 9. Abundancia del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California por hora de lance en cada periodo: Frío (A), Cálido (B).

## 7.2. ESTRUCTURA DE TALLAS

La distribución de tallas del calamar dedal varió entre los 25 a 115 mm LM (Fig. 10) y se presentaron dos modas a los 55 y 75 mm LM.

Para evaluar el efecto del sexo en la longitud, se contrastó la estructura de tallas por sexo mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S), las diferencias en la longitud del manto fueron significativas (K-S,  $p < 0.05$ ), estas diferencias se deben a que los machos presentan la moda de 55 mm LM y su mayor frecuencia es a tallas pequeñas, mientras que las hembras a los 85 mm de LM y la mayor frecuencia de estas se presenta a tallas mayores (Fig. 11).

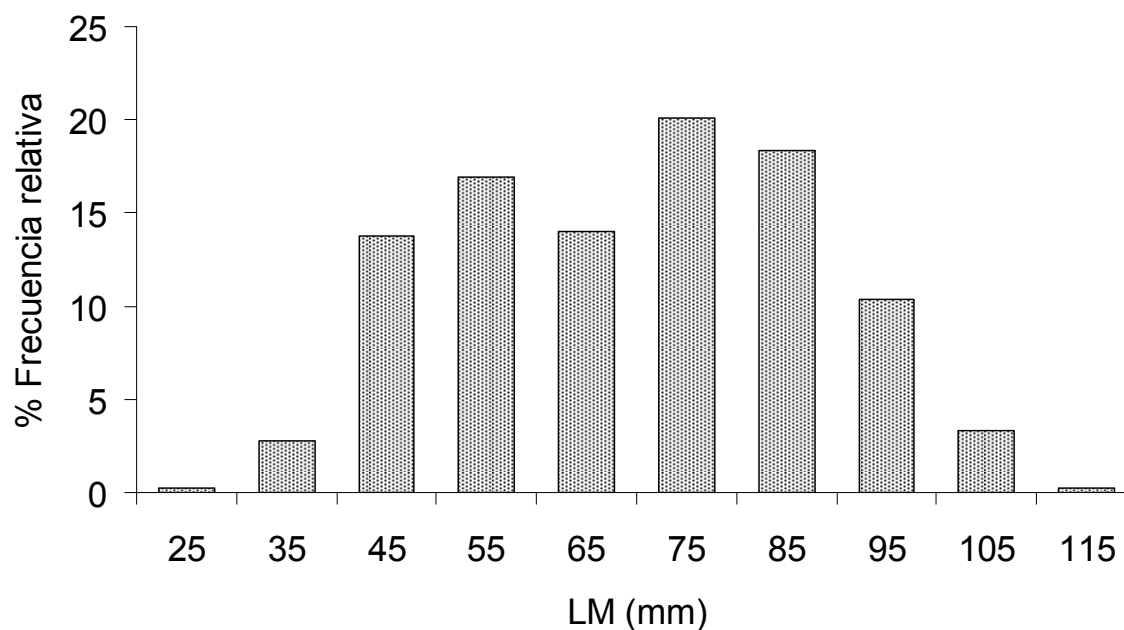


Figura 10. Distribución de tallas del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California.

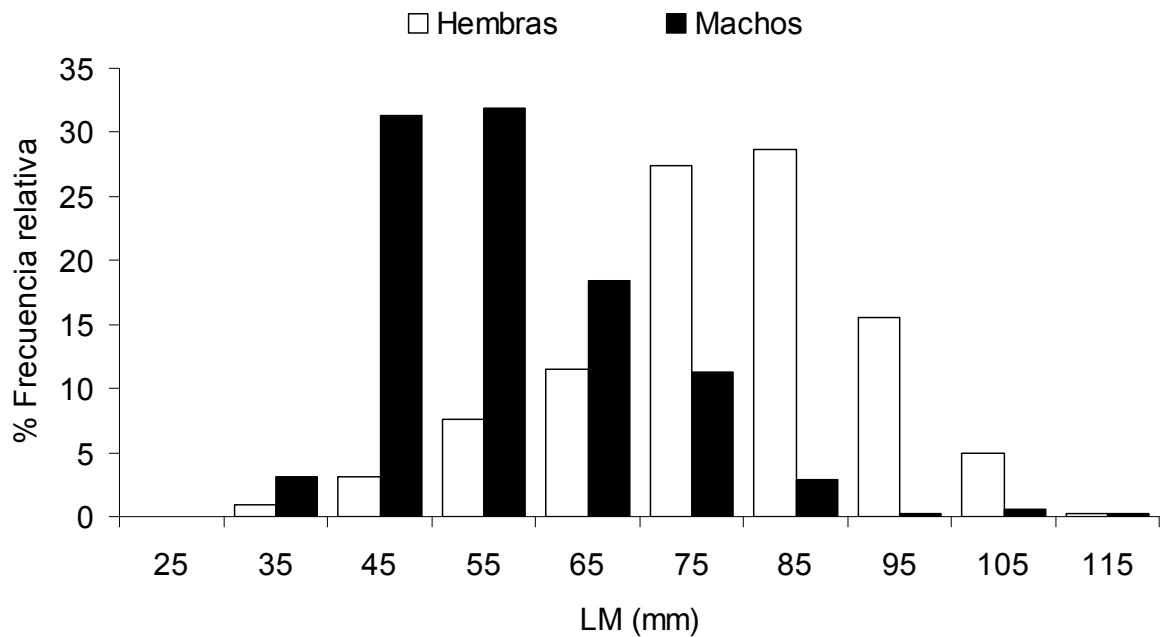


Figura 11. Distribución de tallas del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* por sexo, en el Golfo de California.

### 7.3. EDAD Y CRECIMIENTO

#### 7.3.1. Relación peso total-longitud del manto

La relación PT-LM del calamar dedal se estimó por sexos y sus diferencias fueron significativas (ANCOVA,  $p < 0.05$ ), por ello, se analizó esta relación por sexos. El valor de la pendiente para hembras fue  $b = 2.59$  (Fig. 12A) y en machos  $b = 2.53$  (Fig. 12B) en ambos sexos el valor de la pendiente de la relación PT-LM fue significativamente diferente de 3 (prueba t,  $p < 0.05$ ), esto indica que el calamar dedal presenta un crecimiento alométrico negativo en el intervalo de longitud analizado.

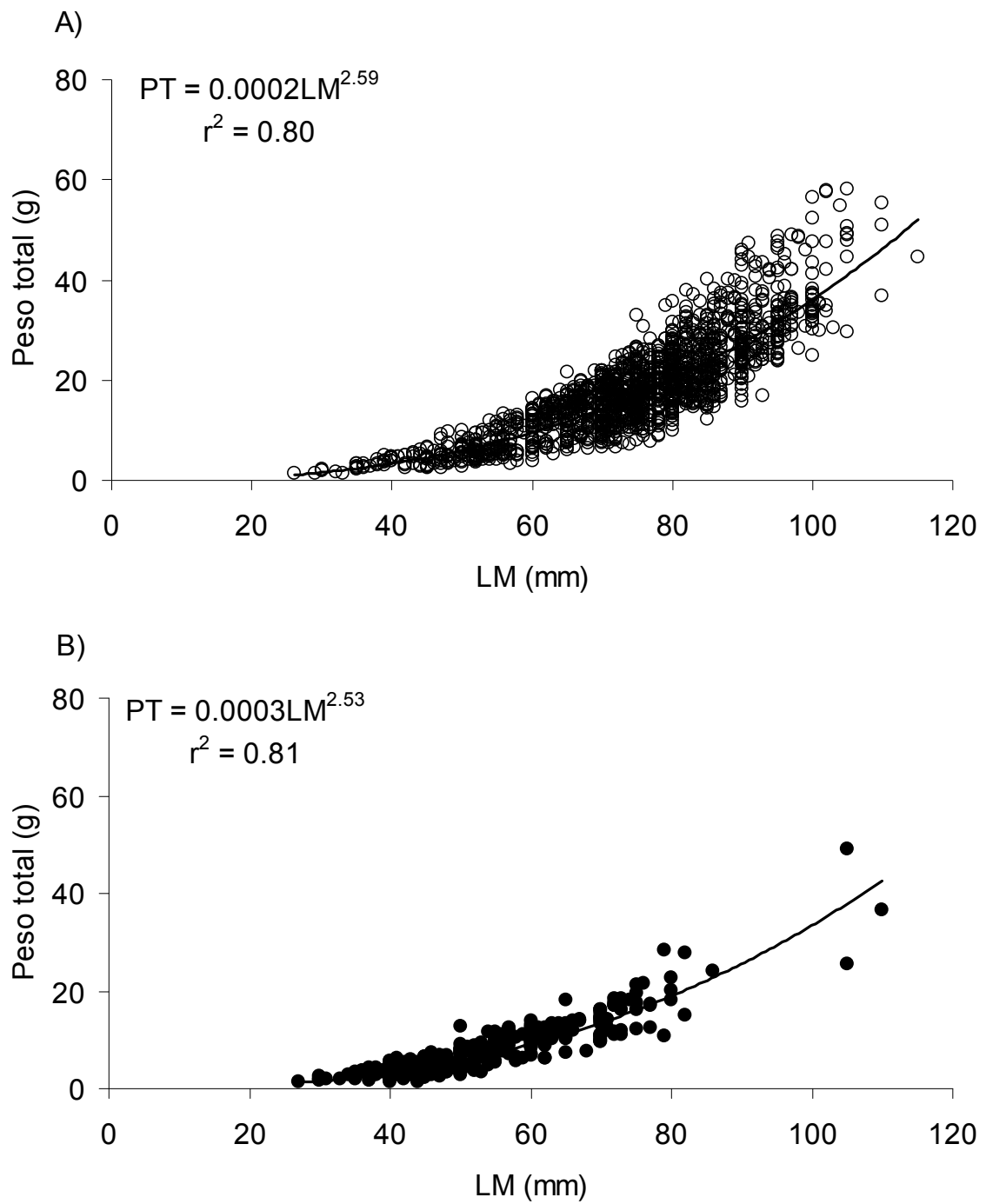


Figura 12. Relación peso total-longitud del manto por sexos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* capturado en el Golfo de California. A) Hembras, B) Machos.

### 7.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto

Al analizar la longitud del estatolito y del calamar en 204 organismos, se observó que la tendencia del promedio de LM por intervalo de 0.05 mm de LE, muestra una proporcionalidad significativa ( $r^2 = 0.97$ ) entre ambas variables. Esta relación justifica la utilización del estatolito para la determinación de la edad y describir el crecimiento del calamar dedal (Fig. 13).

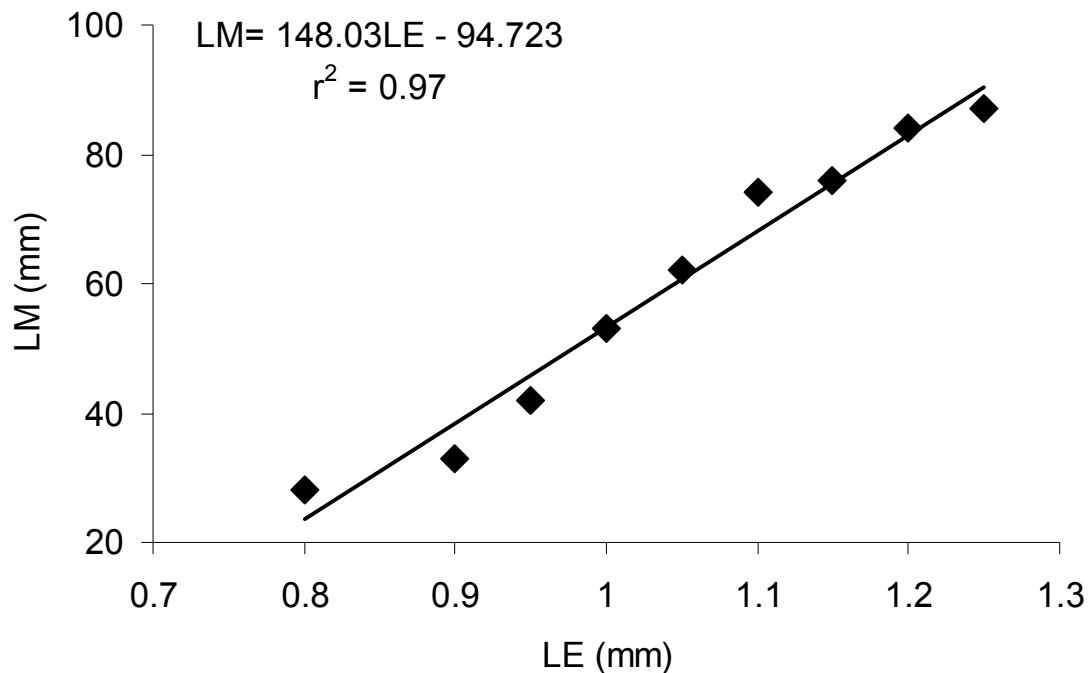


Figura 13. Relación entre la longitud del estatolito y longitud del manto del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

### 7.3.3. Edad

De los 400 pares de estatolitos recolectados, para la lectura de las marcas de crecimiento se seleccionaron 251 pares de acuerdo al criterio de hasta tres pares de estatolitos por intervalo de 10 mm de LM por muestreo. Se leyeron con éxito 204 pares de estatolitos, 20 fueron sobre-lijados y el resto, 27 estatolitos, presentaron

problemas de descalcificación posiblemente como consecuencia de la preservación (congelación) de los organismos antes de la extracción de los estatolitos. Las marcas de crecimiento en los estatolitos se observaron claramente, quedando definidas por líneas oscuras y líneas claras (Fig. 14).

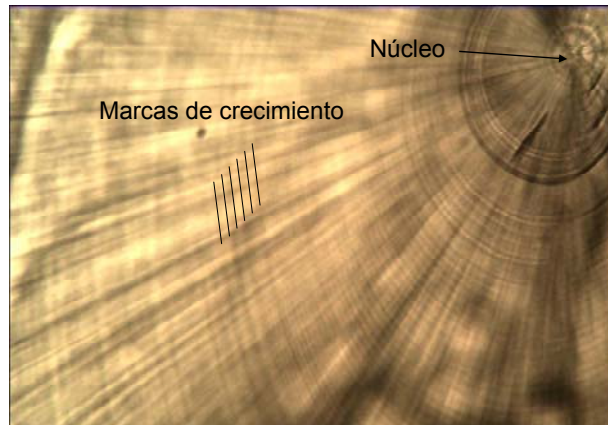


Figura 14. Marcas diarias de crecimiento en el estatolito del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

#### 7.3.4. Precisión de la edad

Para evaluar la precisión de las lecturas de edad entre lectores se utilizaron métodos gráficos y cuantitativos. El primer método gráfico incluye las diferencias pareadas de edad entre lectores (Fig. 15) (tomando como referencia el lector 1 por su mayor experiencia). Las diferencias mostraron una tendencia al azar respecto a la línea de coincidencia entre lectores. Los puntos se localizaron indistintamente por arriba o por debajo de la línea de referencia. Esta tendencia sugiere que no existe una marcada sub o sobre-estimación de la edad por el lector-2 respecto al lector-1. El segundo método gráfico incluye el intervalo al 95% de confianza de las determinaciones de edad del lector-2, y se gráfico respecto al promedio de edad por intervalo del lector 1 y del lector 2. Se observó que la mayoría de los puntos se ubican sobre la línea de coincidencia uno a uno (45°) y las mayores diferencias no fueron superiores a  $\pm 12$  días. Este método gráfico no mostró una fuerte diferencia entre lectores (Fig. 16).

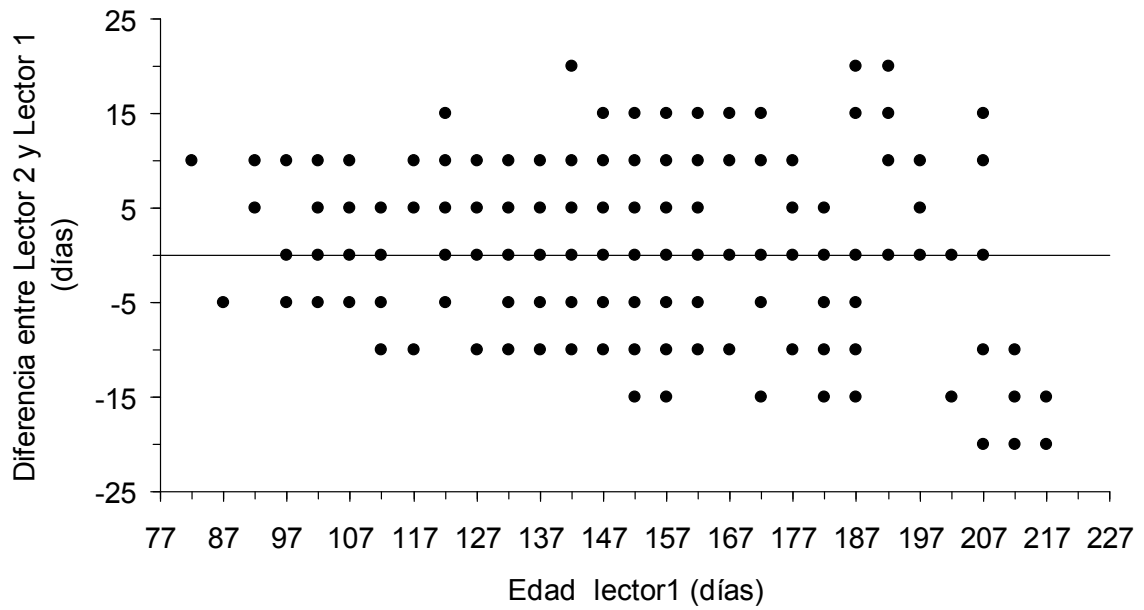


Figura 15. Diferencias de las estimaciones pareadas de edad del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

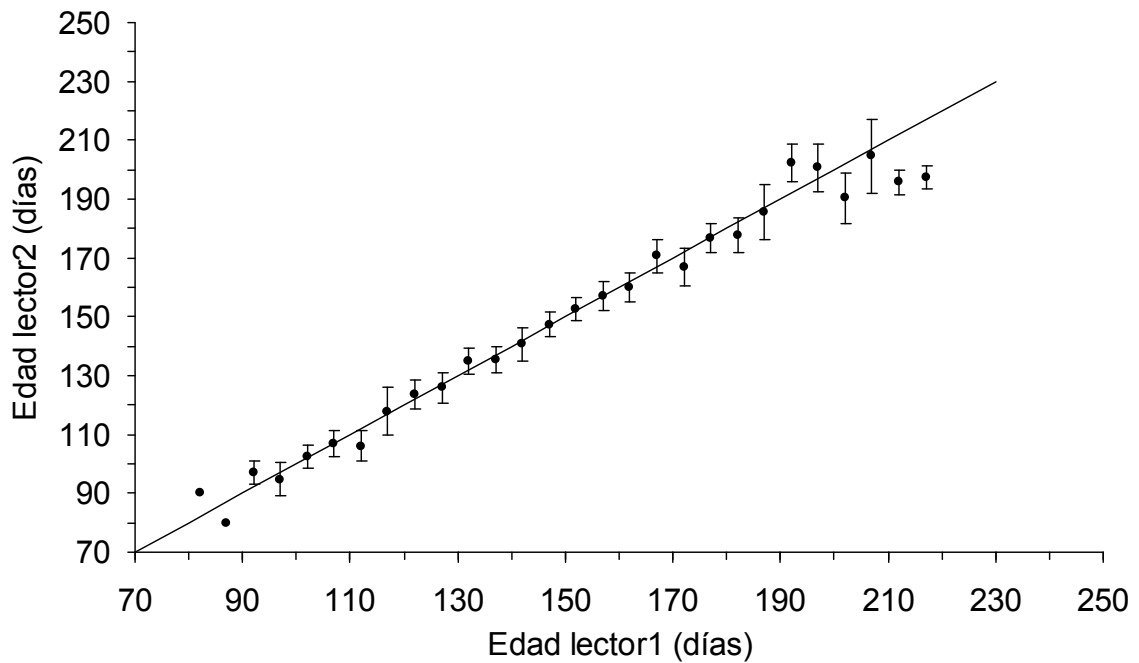


Figura 16. Evaluación del sesgo en las comparaciones pareadas de edad del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.



Los métodos cuantitativos para evaluar la precisión de la edad mostraron una alta coincidencia entre lectores, IAPE= 4% y CV= 6%. Estos resultados coinciden con los métodos gráficos indicando una alta precisión de las determinaciones de edad entre lectores, en consecuencia la asignación de la edad a los organismos fue el promedio de las lecturas de los lectores.

### **7.3.5. Patrón de crecimiento**

La mínima edad registrada en machos del calamar dedal fue 86 días a una talla de 30 mm LM y la edad máxima fue de 184 días a una talla de 77 mm; en hembras la edad mínima fue de 91 días a una talla de 35 mm LM y la edad máxima fue de 211 días a una talla de 100 mm LM, las diferencias en la estructura de edad entre sexos fueron significativas (K-S,  $p < 0.05$ ). La edad promedio en machos fue de  $131 \pm 25$  días (53 mm LD) y en hembras fue de  $159 \pm 28$  días (75 mm LM).

Se evaluó el patrón de crecimiento del calamar dedal por sexos separados, ajustando el modelo de Gompertz a los datos de edad y LM. El modelo describió adecuadamente el crecimiento tanto en hembras,  $r^2 = 0.90$ , como en machos,  $r^2 = 0.84$  (Fig. 17). El patrón de crecimiento en ambos sexos, denota una tendencia positiva de la talla en el intervalo de edad analizado. Se observa que en promedio hasta los 105 días de edad tanto hembras como machos alcanzan tallas similares (LM=42 mm), sin embargo a los 155 días de edad las hembras en promedio presentan 15 mm más en talla que los machos (hembras 75 mm LM, machos 60 mm LM) y esta diferencia se mantiene hasta la edad máxima observada en machos de 185 días (hembras 88 mm LM, machos 74 mm LM). Al comparar las curvas de crecimiento entre sexos, las diferencias fueron significativas (ARSS,  $F=48.7$ ,  $p < 0.001$ ).

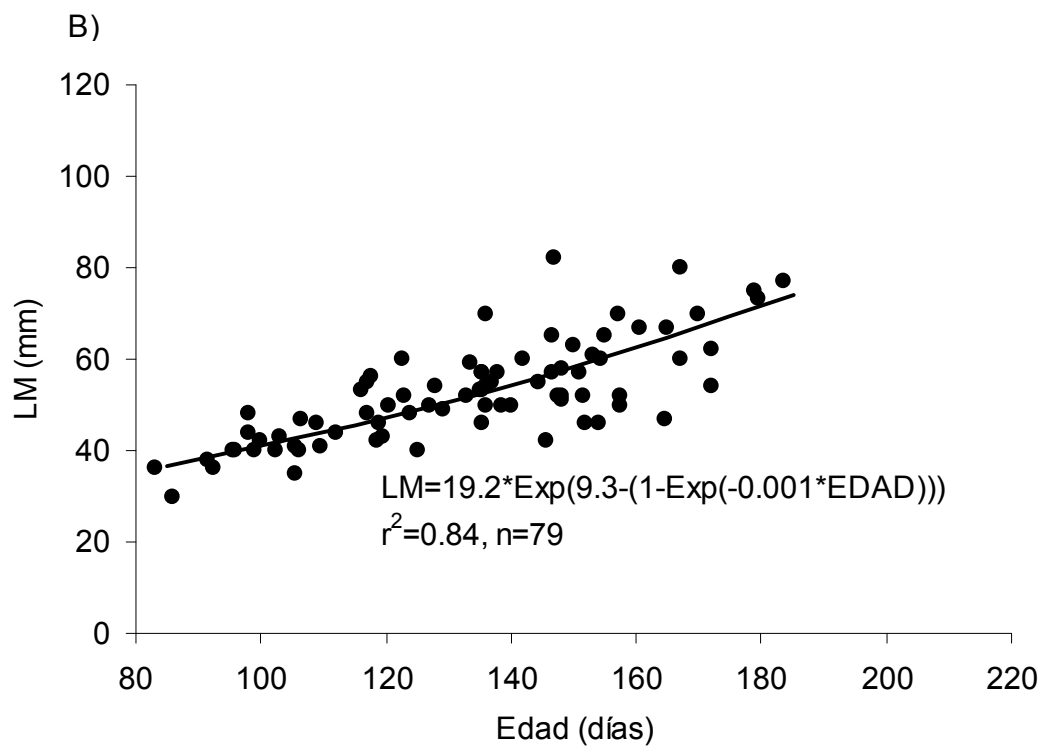
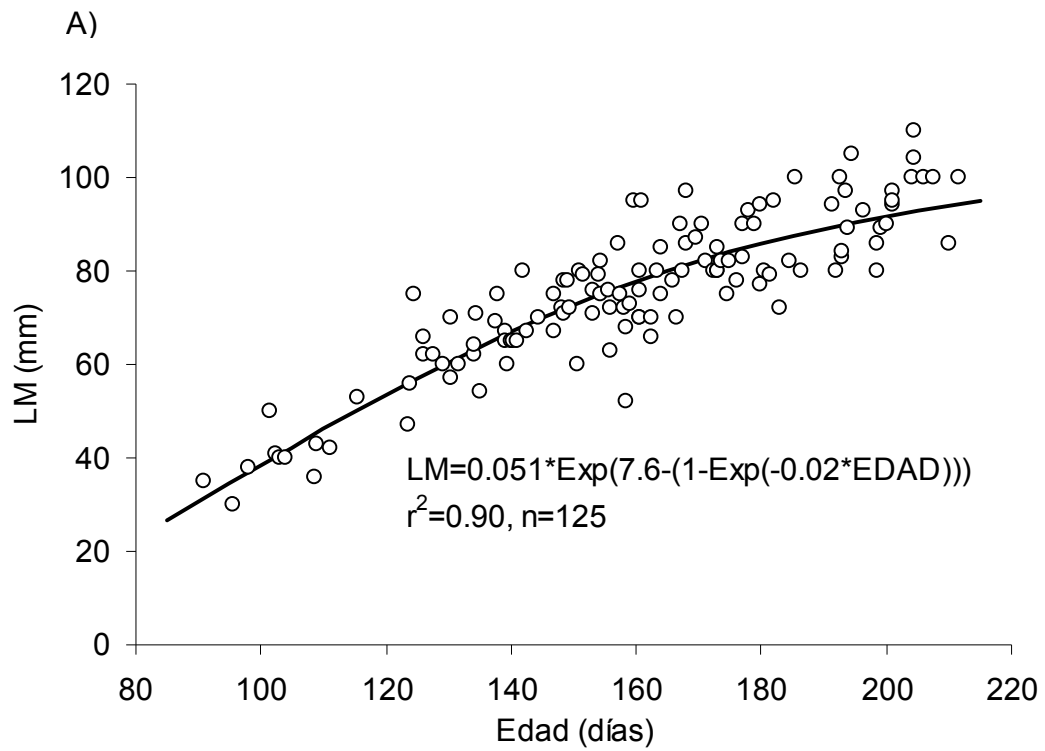


Figura 17. Relación edad-longitud del manto (LM) por sexos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*. A) Hembras, B) Machos.

### 7.3.6. Tasa de crecimiento

La tasa diaria de crecimiento (TDC) se estimó utilizando intervalos de 10 días y las diferencias entre sexos fueron significativas (Wilcoxon,  $p < 0.05$ ). En hembras, la máxima TDC ( $1.36 \text{ mm d}^{-1}$ ) se alcanzó a los 125 días de edad, mientras que en los machos se presentó ( $\text{TDC}=1 \text{ mm d}^{-1}$ ) a los 95 días de edad.

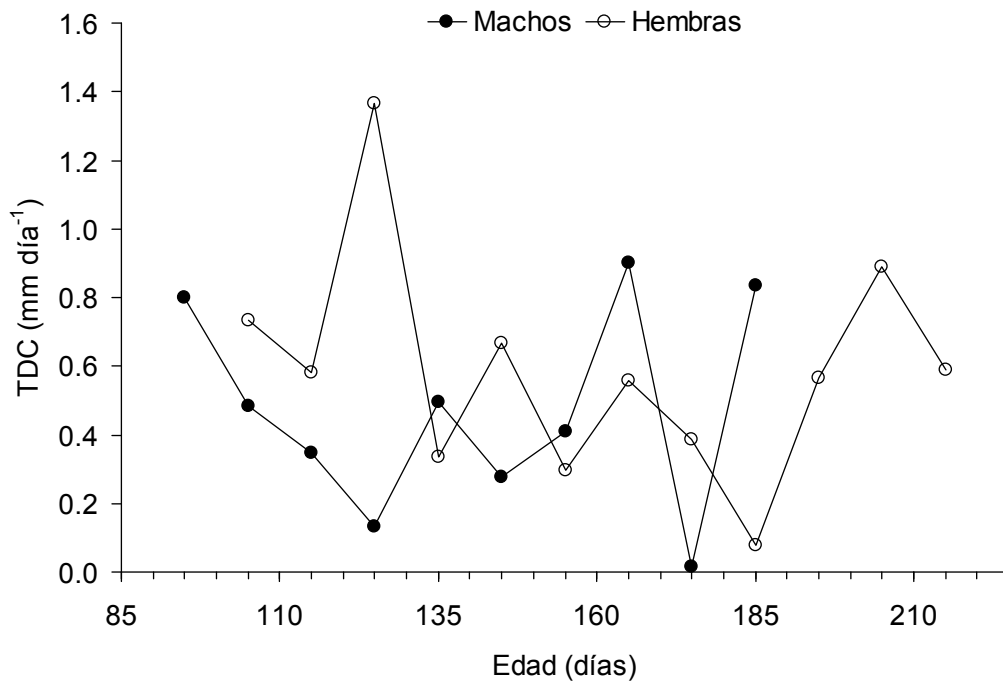


Figura 18. Tasa diaria de crecimiento (TDC) para hembras y machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

### 7.3.7. Fecha de nacimiento

Al analizar la distribución de frecuencia de fechas de nacimiento se observa que existen desoves a lo largo del año, con dos periodos de mayor importancia, uno en invierno y el otro entre verano y otoño (Fig. 19). Este último siendo más importante. Estos periodos de mayores frecuencias de fechas de nacimiento representarían las mejores condiciones de supervivencia para las paralarvas del

calamar dedal durante el periodo de estudio. Se observó que la mayor cantidad de nacimientos tanto en hembras como en machos fue de agosto a noviembre.

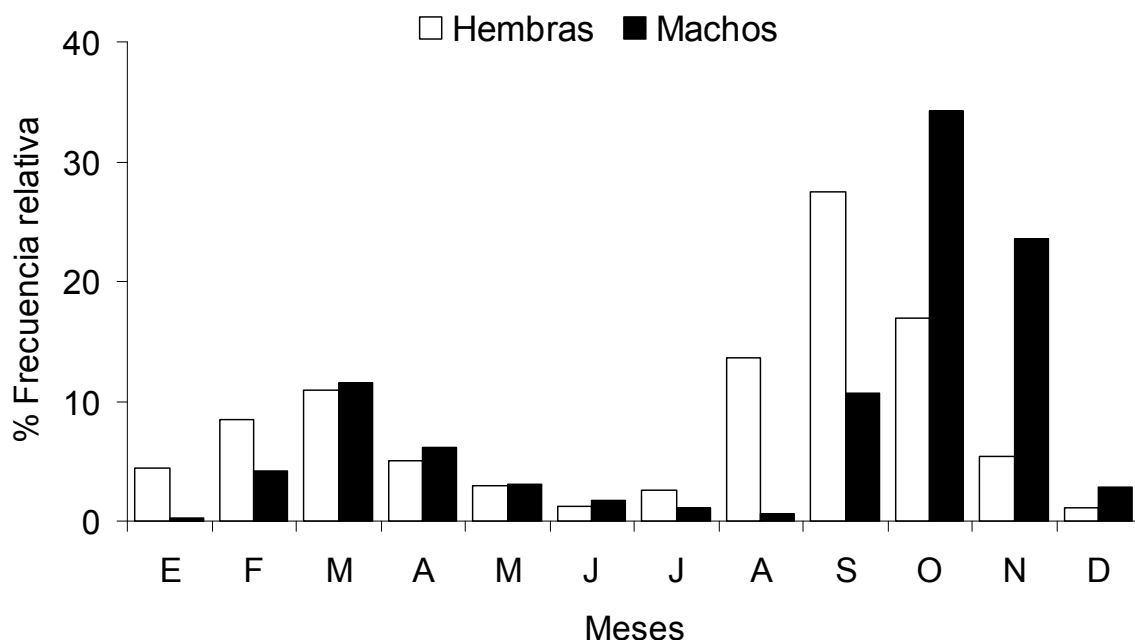


Figura 19. Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento para hembras y machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

Al observar los cambios en las distribuciones de fechas de nacimiento por sexo, es posible apreciar que los máximos por periodo se presentan en hembras un mes antes que los máximos para machos. Durante invierno-primavera, los máximos de supervivencia para hembras se presentan en febrero y marzo, mientras que para machos fueron en marzo y abril. Mientras que en el periodo de verano-otoño los máximos de supervivencia para hembras se registraron de agosto a octubre y en machos de septiembre a noviembre. Los resultados sugieren la presencia de dos cohortes al año, y en orden de importancia, la primera en verano-otoño y la segunda invierno-primavera.

## 7.4. ALIMENTACIÓN

Se analizó el contenido estomacal de 657 organismos (LM =  $67 \pm 17$  mm; peso =  $16.9 \pm 10,3$  g) (Tabla 3). La LM y el peso fueron diferentes entre meses (ANOVA,  $F_{10, 646} = 15.28$   $P < 0.001$ ;  $F_{10, 646} = 6.73$ ,  $P > 0.001$ , respectivamente). El número de estómagos vacíos fue alto (Tabla 4) y el peso del contenido estomacal fue diferente entre meses (ANOVA,  $F_{3, 43} = 15.4$ ,  $P < 0.001$ ).

Tabla 3. Datos de longitud del manto (mm) y peso (g) expresado en valores: mínimo, máximo, media y desviación estándar.

Mes-año	n	LM (mm)				Peso (g)			
		Min	Max	Media	Desv. est.	Min	Max	Media	Desv. est.
Febrero-03	22	33	90	67.9	17.2	2.0	39.3	18.6	10.7
Septiembre-04	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Octubre-04	10	43	82	67.5	15.6	5	28.1	17.8	8.5
Noviembre-04	11	30	65	44.5	9.5	2.3	11.1	5.3	2.5
Enero-05	56	32	90	61.9	13.6	2.8	37.5	14.6	8.3
Marzo-05	11	50	87	70.9	15.3	7.5	27.2	16.1	6.9
Abril-05	167	35	100	76.2	15.7	2.6	37.5	18.7	9.1
Mayo-05	19	54	90	74.7	9.4	6.5	24.3	15.1	4.9
Febrero-06	15	43	100	79.0	15.1	5.1	47.6	29.9	13.1
Julio-06	192	27	94	59.9	15.1	1.332	41.7	14.5	9.1
Agosto-06	143	40	105	66.7	14.9	2.8	58	18.0	11.8
Septiembre-06	2	72	87	79.5	10.6	16.7	34.5	25.6	12.6
Agosto-08	8	56	95	76.4	15.9	12.1	41.8	26.9	11.9
Total	657								

Tabla 4. Variación del índice de llenado de los estómagos de hembras y machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

Grado de llenado	Hembras	Machos
Vacío	355	137
Rastro	21	36
1/4-3/4	13	22
Lleno	25	42
Total	414	237

De los 657 estómagos del calamar dedal, 59 (9%) presentaron alimento y 598 (91%) sin alimento. De los 59 estómagos con alimento, el 36% de estos presentaron restos de presas y el 25% estaban llenos (Tabla 4). No se encontró ninguna relación al evaluar la longitud contra la presencia o ausencia de alimento en los estómagos del calamar dedal y no fue posible analizar las variaciones en la dieta por sexo y talla, debido al reducido número de organismos que tuvieron alimento en el estómago.

#### 7.4.1. Espectro trófico

Se registraron 8 tipos presas, agrupados en tres categorías alimenticias: peces (2 géneros), los cuales de acuerdo al IIR aportaron el 99.6%, crustáceos con el 0.36% y moluscos (1 especie) 0.04%. En el contenido estomacal se encontró a *Gelidium* sp., alga que fue considerada como alimento incidental y descartada en el análisis.

De acuerdo a la frecuencia de aparición, los juveniles de *Sardinops sagax* se encontraron en 51 estómagos y aportaron el 87.9% a la dieta. Numéricamente se cuantificaron un total de 59 organismos, correspondiendo a *S. sagax* un 86.4% (51 organismos), copépodos el 3.4% (2 organismos) y el resto de las presas (camarones, cangrejos y anfípodos) aportaron 10.2% (6 organismos). Las presas en los estómagos acumularon un peso de 21.95 g. De acuerdo al método gravimétrico, el

componente más importante fue *S. sagax* con 76.8% (16.87 g), Peneidae el 15.03% (3.3 g), seguido por Crustacea 3.19% (0.7 g) y *Eucinostomus gracilis* 2.46% (0.54 g). En lo que respecta al índice de importancia relativa, se encontró que *Sardinops sagax* representó el 99.5%, seguido por Peneidae con 0.20%. Estas dos presas conformaron el 99.7% del IIR (Tabla. 5).

Tabla 5. Espectro trófico del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*, en el Golfo de California, expresado en valores absolutos y porcentuales del método numérico (N y % N), gravimétrico (P y % P), frecuencia de aparición (FA y % FA) e índice de importancia relativa (IIR y % IIR).

Tipo presa	N	%N	P	%P	FA	%FA	IIR	%IIR
Amphipoda	1	1.7	0.001	0.005	1	1.7	2.9	0.02
Crustacea	1	1.7	0.7	3.2	1	1.7	8.4	0.06
Copepoda	2	3.4	0.0001	0.0005	1	1.7	5.8	0.04
Peneidae	1	1.7	3.3	15.0	1	1.7	28.8	0.20
Brachyura	1	1.7	0.27	1.2	1	1.7	5.0	0.03
Cephalopoda								
<i>Lolliguncula panamensis</i>	1	1.7	0.27	1.23	1	1.7	5.0	0.03
Chordata								
Osteichthyes								
Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	51	86.4	16.87	76.9	51	87.9	14359	99.6
Gerreidae								
<i>Eucinostomus gracilis</i>	1	1.7	0.54	2.5	1	1.7	7.2	0.05
Total	59	100	21.95	100	58	100	14422	100

## 7.5. REPRODUCCIÓN

### 7.5.1. Desarrollo gonádico

Al analizar la frecuencia del desarrollo gonádico por sexo, se encontró 1,507 hembras (Fig. 20) y 380 machos (Fig. 21), más del 50% de los organismos por sexo estaban maduros. Las hembras presentaron la mayor actividad reproductiva en el mes de febrero, seguido por un segundo pico reproductivo en octubre. Los machos presentaron la mayor actividad reproductiva en abril y en agosto cuando la mayoría de los organismos están activos sexualmente, siendo agosto el periodo más importante. A lo largo del año, tanto hembras como machos se encontraban en estadio madurando y maduro, no se identificó en ningún mes el estadio desovado. No se recolectaron calamares machos en noviembre, y en junio y diciembre no se realizaron cruceros por problemas logísticos.

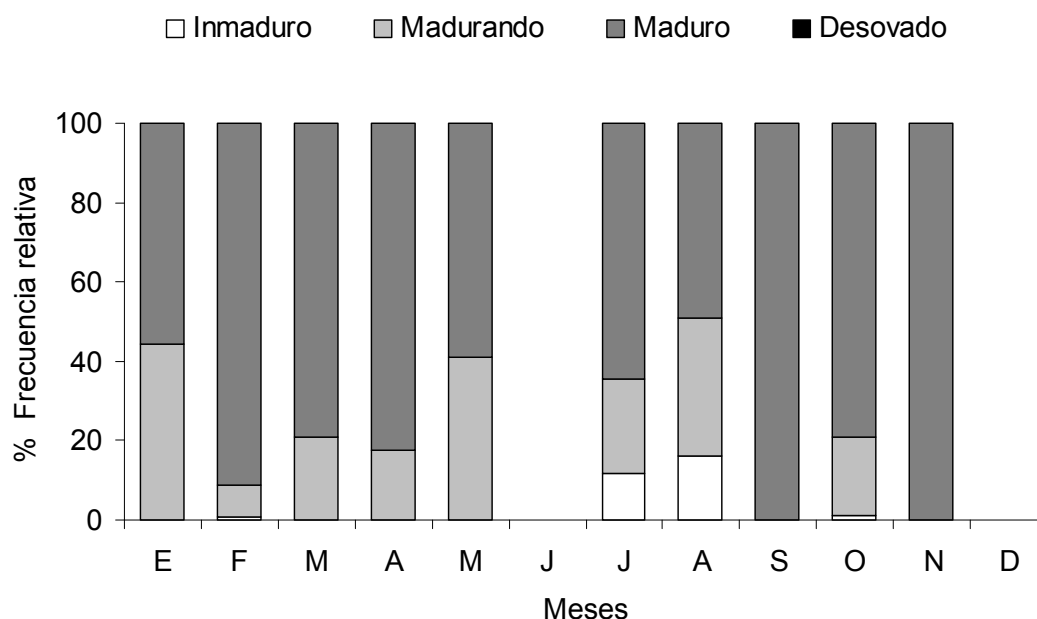


Figura 20. Variación mensual del desarrollo gonádico en hembras del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* capturado en el Golfo de California.



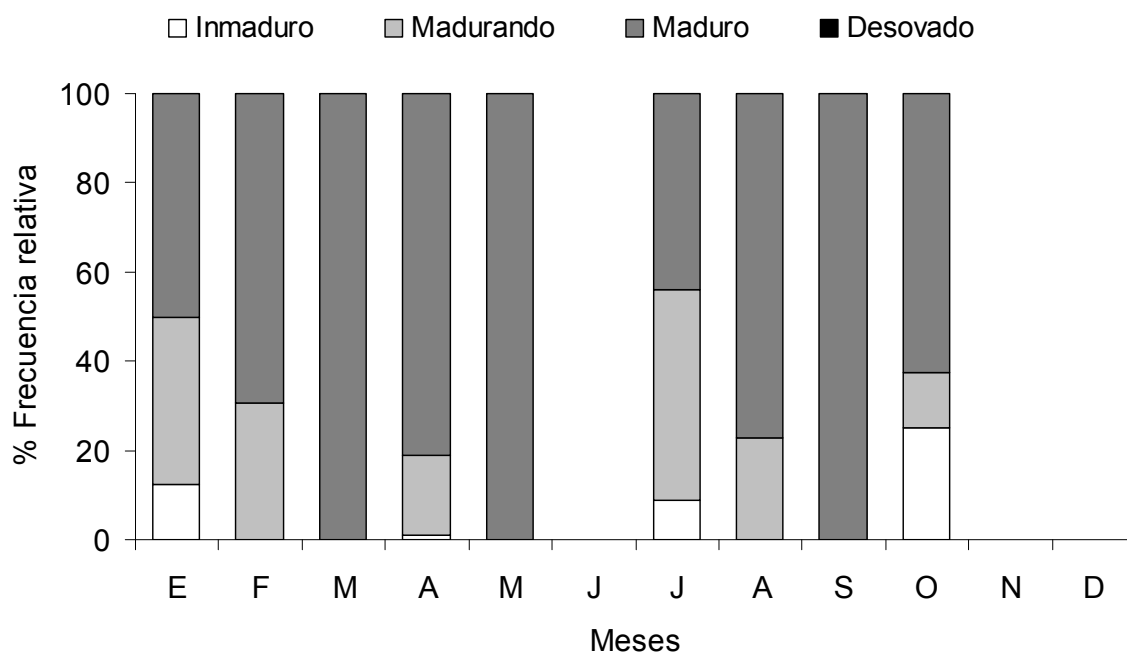


Figura 21. Variación mensual del desarrollo gonádico en machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* capturado en el Golfo de California.

El calamar dedal se encontró activo reproductivamente a temperaturas desde 17°C a 31°C. En hembras la mayor actividad reproductiva se presenta a los 17°C (febrero) y 28°C (octubre) (Tabla 6). Mientras que en los machos se presentó la mayor actividad a los 20°C (abril) y a los 31°C (agosto) (Tabla 6).

Tabla 6. Frecuencia relativa por estadio de desarrollo gonádico de hembras y machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* y temperatura superficial del mar (°C) durante 2003-2006 y 2008.

Mes	Hembras Frec. Rel.			Machos Frec. Rel.			Temp. °C
	Inmaduro	Madurando	Maduro	Inmaduro	Madurando	Maduro	
Ene	-	44.4	55.6	12.5	37.5	50	19
Feb	0.6	8.0	91.4	-	30.7	69.3	17
Mar	-	20.9	79.1	-	-	100	19
Abril	-	17.7	82.3	1.0	17.8	81.2	20
May	-	41.2	58.8	-	-	100	24
Jun	-	-	-	-	-	-	23
Jul	12	24	65	8.8	47.4	43.9	30
Agos	16	35	49	-	22.9	77.1	31
Sep	-	-	100	-	-	100	30
Oct	1	20	79	25	12.5	62.5	28
Nov	-	-	100	-	-	-	24
Dic	-	-	-	-	-	-	21

### 7.5.2. Índice Gonadosomático

El promedio del índice gonadosomático de las hembras varió entre 0.01 a 1.76 y en machos fue 0.001 a 0.07. Durante el periodo de estudio encontramos que las hembras presentaron dos máximos, el primero en febrero y el segundo en julio, y en machos el primero fue en abril y el segundo en agosto (Fig. 22).

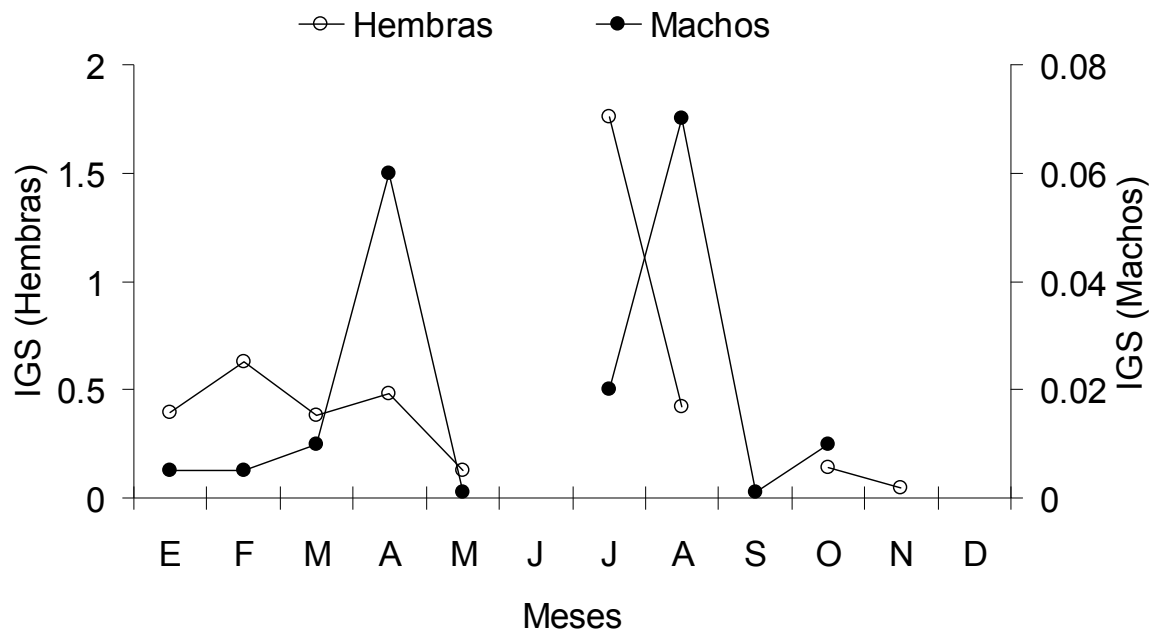


Figura 22. Índice gonadosomático para hembras y machos del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

### 7.5.3. Proporción sexual

La proporción sexual durante el periodo de estudio fue 4H:1M, mensualmente se identificaron diferencias significativas (Chi-cuadrado,  $p < 0.05$ ) en enero, febrero, marzo, mayo, agosto y octubre, mientras que en abril, julio, septiembre y noviembre no se encontraron diferencias al comparar la proporción respecto de 3H:1M (Chi-cuadrado,  $p > 0.05$ ) (Tabla 7).

Tabla 7. Proporción sexual del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* por mes y valores del estadístico  $\chi^2$ .

Mes	Machos	Hembras	Estadístico
Enero	8	45	$\chi^2 = 8.20$ df = 1 p < 0.05**
Febrero	150	638	$\chi^2 = 72.71$ df = 1 p < 0.05**
Marzo	11	67	$\chi^2 = 12.98$ df = 1 p < 0.05**
Abril	101	237	$\chi^2 = 1.87$ df = 1 p > 0.05*
Mayo	1	17	$\chi^2 = 6.25$ df = 1 p < 0.05**
Junio	-	-	-
Julio	57	147	$\chi^2 = 2.66$ df = 1 p > 0.05*
Agosto	35	244	$\chi^2 = 54.25$ df = 1 p < 0.05**
Septiembre	1	0	-
Octubre	16	105	$\chi^2 = 21.74$ df = 1 p < 0.05**
Noviembre	0	5	-
Diciembre	-	-	-

\* Diferencias no significativas \*\* diferencias significativas

Al comparar la proporción sexual por intervalo de talla respecto de 3H:1M, se identificaron diferencias significativas entre 30-39 mm LM y 100-109 mm LM, en los intervalos de tallas de 30-39 y 40-49 mm LM se encontró más machos que hembras a diferencia del resto de los intervalos (50-59, 60-69, 70-79, 80-89, 90-99 y 100-109 mm LM) en donde predominaron las hembras. En los intervalos de talla de 20-29 mm LM y 110-119 mm LM no existieron diferencias estadísticas en la proporción sexual (Tabla 8).

Tabla 8. Proporción sexual del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* por intervalo de 10 mm LM y valores del estadístico  $\chi^2$ .

Intervalo de talla (mm).	Machos	Hembras	Estadístico
20-29	1	2	$\chi^2 = 0.00$ df = 1 p > 0.05*
30-39	31	23	$\chi^2 = 12.79$ df = 1 p < 0.05**
40-49	144	60	$\chi^2 = 136.37$ df = 1 p < 0.05**
50-59	98	134	$\chi^2 = 7.68$ df = 1 p < 0.05**
60-69	55	223	$\chi^2 = 32.61$ df = 1 p < 0.05**
70-79	42	469	$\chi^2 = 425.21$ df = 1 p < 0.05**
80-89	6	368	$\chi^2 = 2398.43$ df = 1 p < 0.05**
90-99	-	182	-
100-109	2	42	$\chi^2 = 88.32$ df = 1 p < 0.05**
110-119	1	4	$\chi^2 = 1.11$ df = 1 p > 0.05*

\* Diferencias no significativas \*\* diferencias significativas

#### 7.5.4. Análisis histológico

Se aplicó el análisis histológico, empleando la tinción de Hematoxilina-Eosina a los ovarios de 100 hembras recolectadas en julio y agosto de 2008. Se observó que el desarrollo ovárico es sincrónico por grupos, caracterizado por la presencia simultánea de seis tipos de ovocitos en diferente estadio de crecimiento.

Se caracterizaron cuatro categorías ováricas: previtelogénesis (ovogonia=Op0, ovocito previtelogénico temprano=Op1, ovocito previtelogénico tardío=Op2), vitelogénesis (ovocito vitelogénico temprano=Ov1, ovocito vitelogénico tardío=Ov2), postvitelogénesis (ovocito postvitelogénico=Opv) y dos estructuras indicadoras de desove (folículos postovulatorios=FO, atresias=A) (Tabla 9; Fig. 23). Con la finalidad de confirmar la presencia de lípidos en ovocitos maduros se aplicó la tinción de Sudán Negro (SN), en el resultado histoquímico de esta tinción se observó en los

cortes histológicos de los ovarios, una coloración azul, indicando el inicio de la vitelogénesis por la presencia de lípidos de reserva energética. También, con la tinción AAPAS se observó una coloración rosa-magenta indicando la presencia de carbohidratos de reserva en el ovario de las hembras del calamar dedal.

Los criterios morfológicos que se consideraron para asignar los estadios son: tipos de ovocitos dependiendo de su etapa de avance de la gametogénesis (previtelogénicos, vitelogénicos, postvitelogénicos, postdesove), abundancia del estroma ovárico, espesor de las capas foliculares de los ovocitos, presencia de inclusiones lipídicas en el citoplasma, invaginaciones del folículo, la presencia y grosor del corion y la presencia de folículos postovulatorios y ovocitos en reabsorción. Con base a las características anteriores se establecieron los cuatro estadios ováricos y seis subestadios ovocitarios (Tabla 9).

Tabla 9. Descripción de estadios ováricos y tipos de ovocitos de las hembras calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

Estadio Ovárico	Tipo de ovocito	Descripción y diámetro $\mu \pm S. D$
<b>I (Inmaduro)</b> <b>Previtelogénesis</b>	Op0	Las ovogonias son célula de forma esférica con muy escaso citoplasma que carecen de células foliculares y se encuentra inmersa en el estroma ovárico, formado por tejido conjuntivo, (diámetro $36.82 \pm 6.16$ ).
Crecimiento primario	Op1	Ovocitos de forma irregular con gran núcleo redondo y escaso citoplasma basófilo. No se observan nucleolos en el nucleoplasma. Se encuentra todavía inmerso en el tejido conjuntivo, (diámetro $83.66 \pm 27.66$ ).
	Op2	Ovocitos de forma poligonal, hay un incremento del volumen del ovoplasma que permanece basófilo, (diámetro $142.31 \pm 34.83$ ).
<b>II</b> <b>Vitelogénesis</b>  Crecimiento secundario	Ov1	El núcleo ha llegado a su máximo crecimiento, el ovoplasma basófilo se incrementa y cambia a acidófilo. En estos ovocitos ha comenzado el proceso de vitelogénesis por la formación del epitelio folicular pseudoestratificado de células planas (foliculogénesis inicial), (diámetro $185.12 \pm 68.04$ ).
	Ov2	El ovoplasma es acidófilo y granular en HE. Se observa un cambio en la composición del ovoplasma debido a la acumulación de fosfolípidos y triglicéridos teñidos con SN pequeñas inclusiones lipídicas de color claro en la tinción SN. El ovocito toma una forma irregular (lobulada), presenta un alargamiento en cuyos extremos esta unido al estroma ovárico. Se observan profundas invaginaciones de la capa de células foliculares (foliculogénesis final) y el núcleo se encuentra en una posición totalmente excéntrica dentro del ovocito, (diámetro $380.93 \pm 123.81$ ).

Tabla 9. Continuación.

<p><b>III</b></p> <p><b>Postvitelogénesis</b></p> <p>Crecimiento terciario</p>	<p>Opv</p>	<p>Vitelogénesis exógena, el ovocito está completamente lleno de vitelo cuya composición histoquímica es rica en triglicéridos (SN) y carbohidratos (AAPAS). Las invaginaciones de las células foliculares se vuelven menos pronunciadas y están compuestas por fosfolípidos. Al final de la madurez en el reinicio de la meiosis las invaginaciones de las células foliculares desaparecen y el ovocito toma forma hexagonal. Aunque en este estadio predominan los ovocitos maduros, se pueden encontrar algunos ovocitos previtelogénicos, (diámetro <math>697.24 \pm 113.54</math>).</p>
<p><b>IV</b></p> <p><b>Postdesove</b></p>	<p>FO y A</p>	<p>Los folículos postovulatorios caracterizan este estadio presentan picnosis y las células foliculares toman una forma granular. También se observa la presencia de ovocitos atresicos en reabsorción. La atresia se presenta tanto en ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos aun inmersos en el tejido conjuntivo, toma una forma irregular, el núcleo es amorfo, se reduce el citoplasma y las células foliculares forman cúmulos. Desaparece la zona radiata.</p>



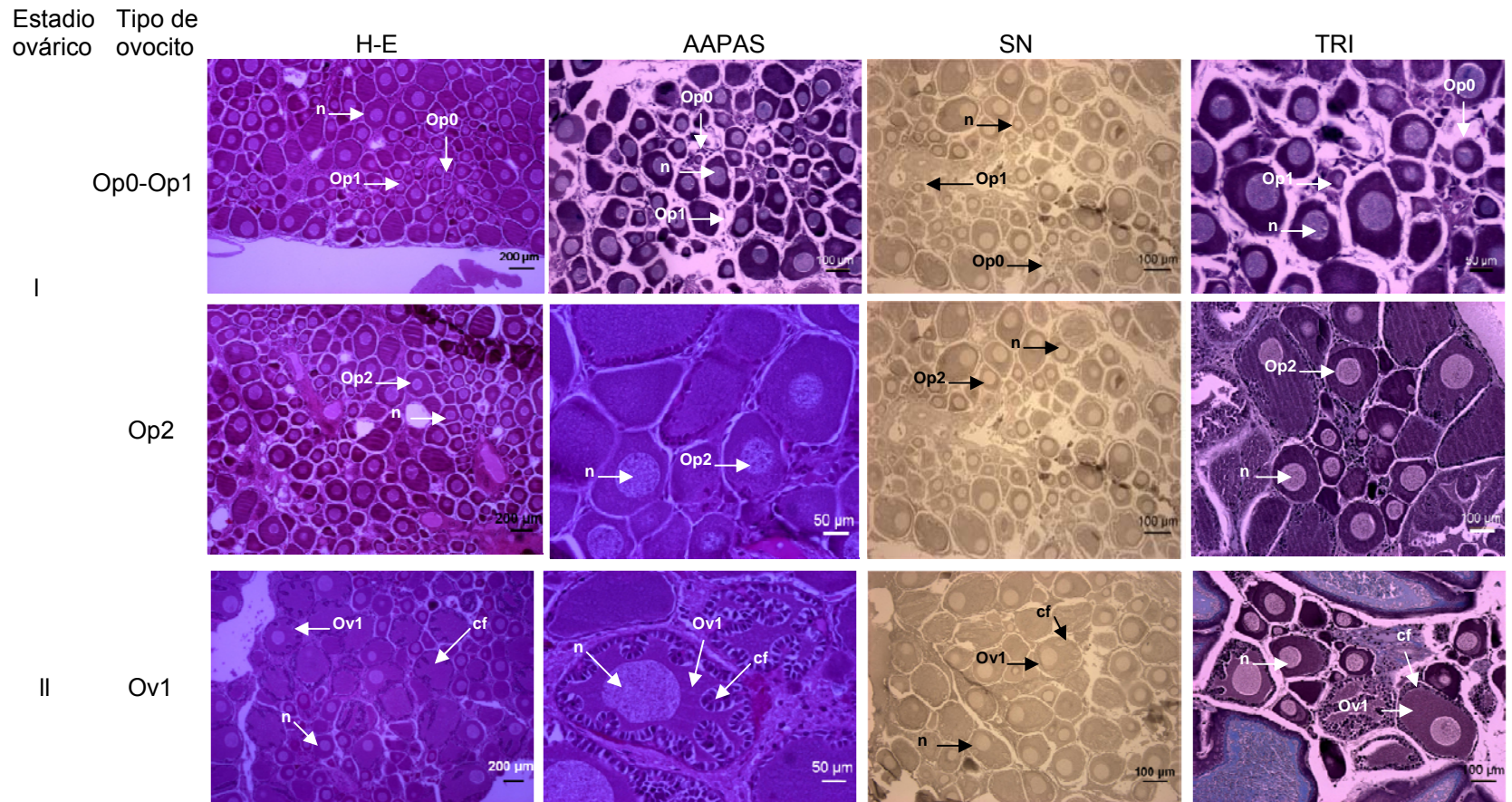
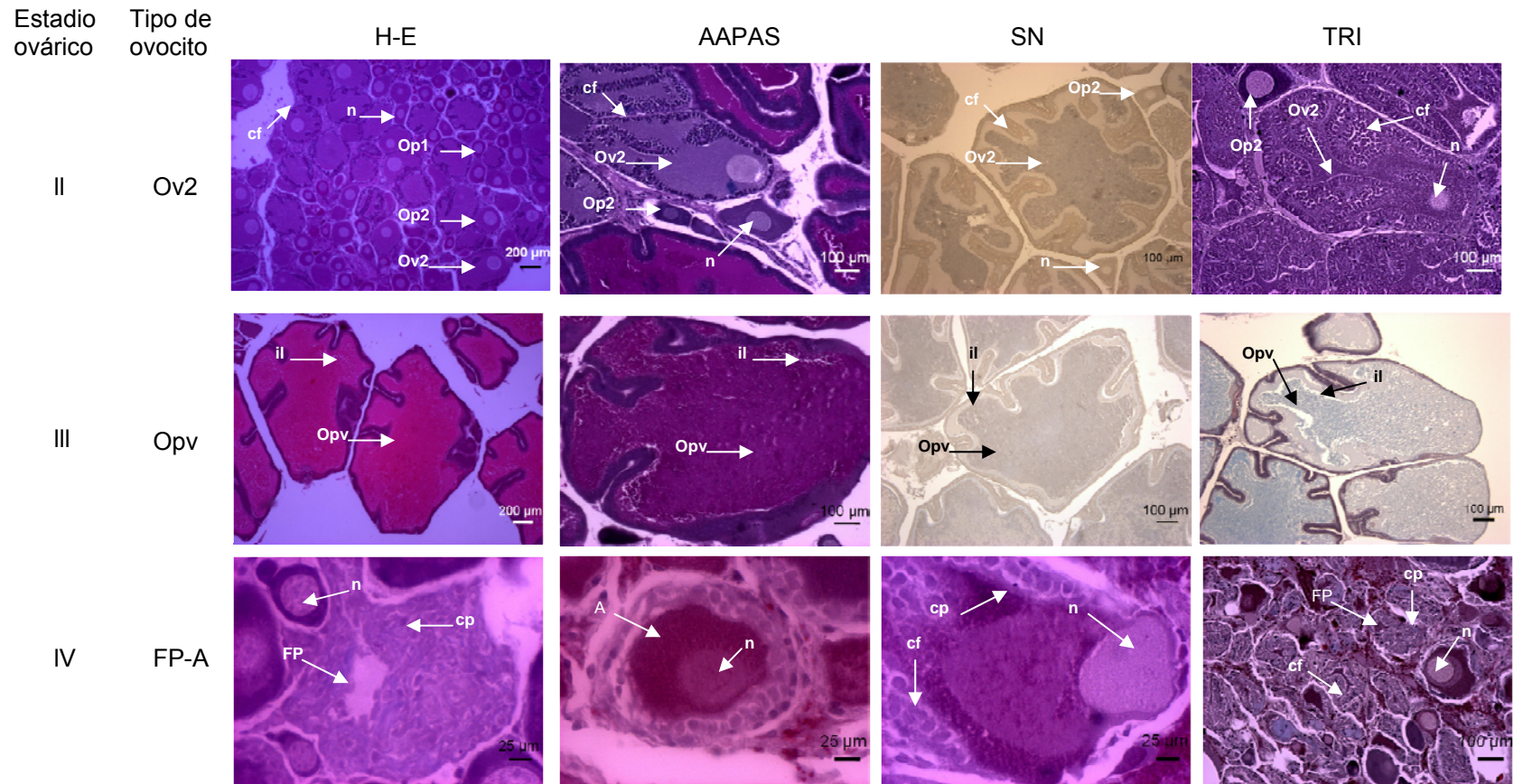


Figura 23. Estadios ováricos y tipos de ovocitos en hembras del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California durante julio y agosto del 2008. I Inmaduro (Previtelogénesis): Ovogonia (Op0), Crecimiento primario: ovocito previtelogénico temprano (Op1) y ovocito previtelogénico tardío (Op2); II (Vitelogénesis) Crecimiento secundario: ovocito vitelogénico temprano (Ov1) y ovocito vitelogénico tardío (Ov2); III (Postvitelogénesis) Crecimiento terciario: ovocito postvitelogénico (Opv); IV (Postdesove) Folículos Postovulatorios (FP) y Atresias (A); n, núcleo; cf, células foliculares; il, inclusiones lipídicas; células picnóticas (cp); gránulos de vitelo (gv). 40x barra de escala = 200μm; 100x barra de escala = 100μm; 200x barra de escala = 50μm; 400x barra de escala = 25μm).

Figura 23. Continuación.



### 7.5.5. Tamaño de los ovocitos

Se midieron 3,122 ovocitos de los seis tipos identificados, al analizar el diámetro se detectaron diferencias significativas entre los tipos de ovocitos (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, 3122)} = 2650.277$   $p < 0.05$ ) (Fig. 24).

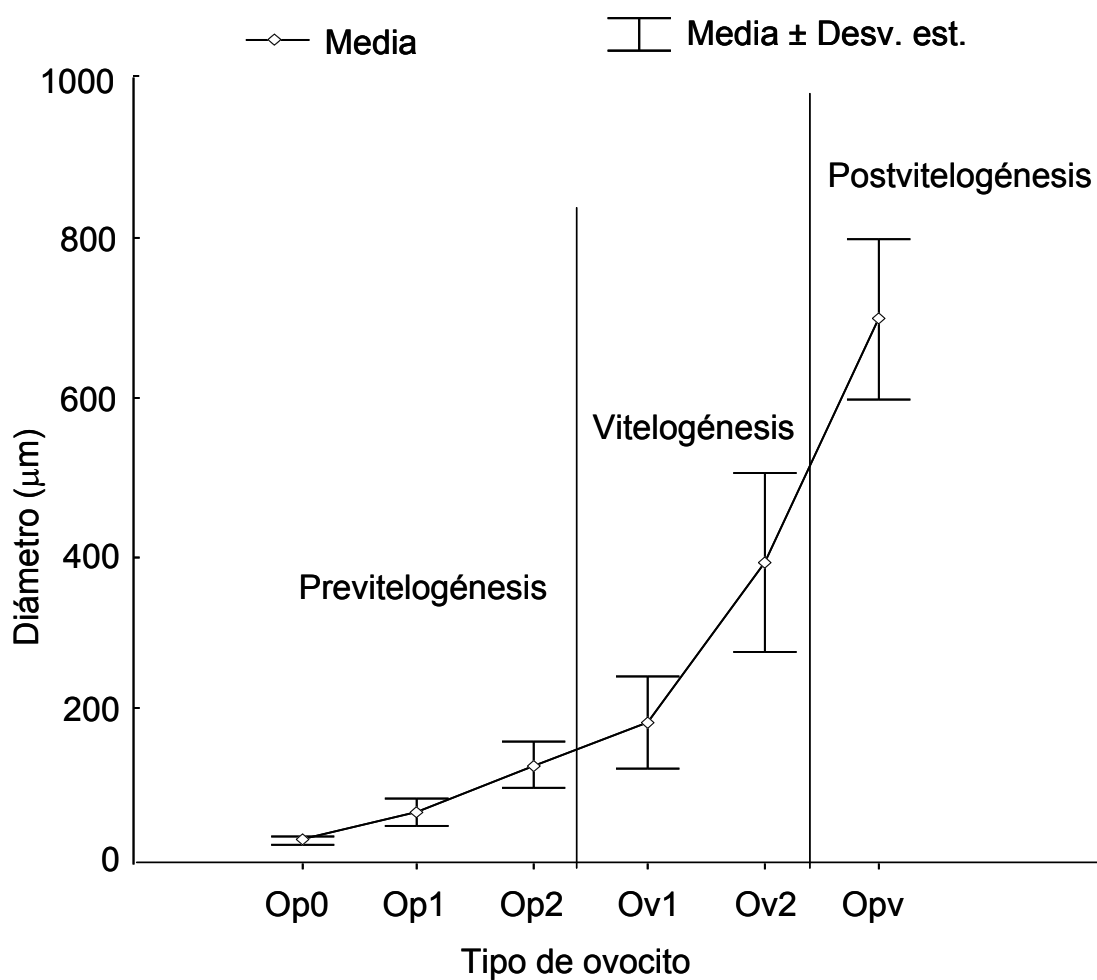


Figura 24. Variación del diámetro de las categorías ovocitarias encontradas en el ovario de hembras del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.



#### **7.5.6. Talla de primera madurez poblacional**

El intervalo de talla en la cual se encontraron hembras maduras fue de 30 a 115 mm LM y en machos de 27 a 100 mm LM. En hembras, la talla de primera madurez poblacional ( $L_{50}$ ) con base en la escala morfocromática fue de 75 mm LM y de acuerdo a los estadios ovocitarios, Ov1, Ov2 y Opv, se presentó a los 85 mm LM (Fig. 25). En el caso de los machos se encontró a los 51 mm LM (Fig. 26). Las hembras maduran a longitudes mayores a diferencia de los machos que maduran a longitudes pequeñas.

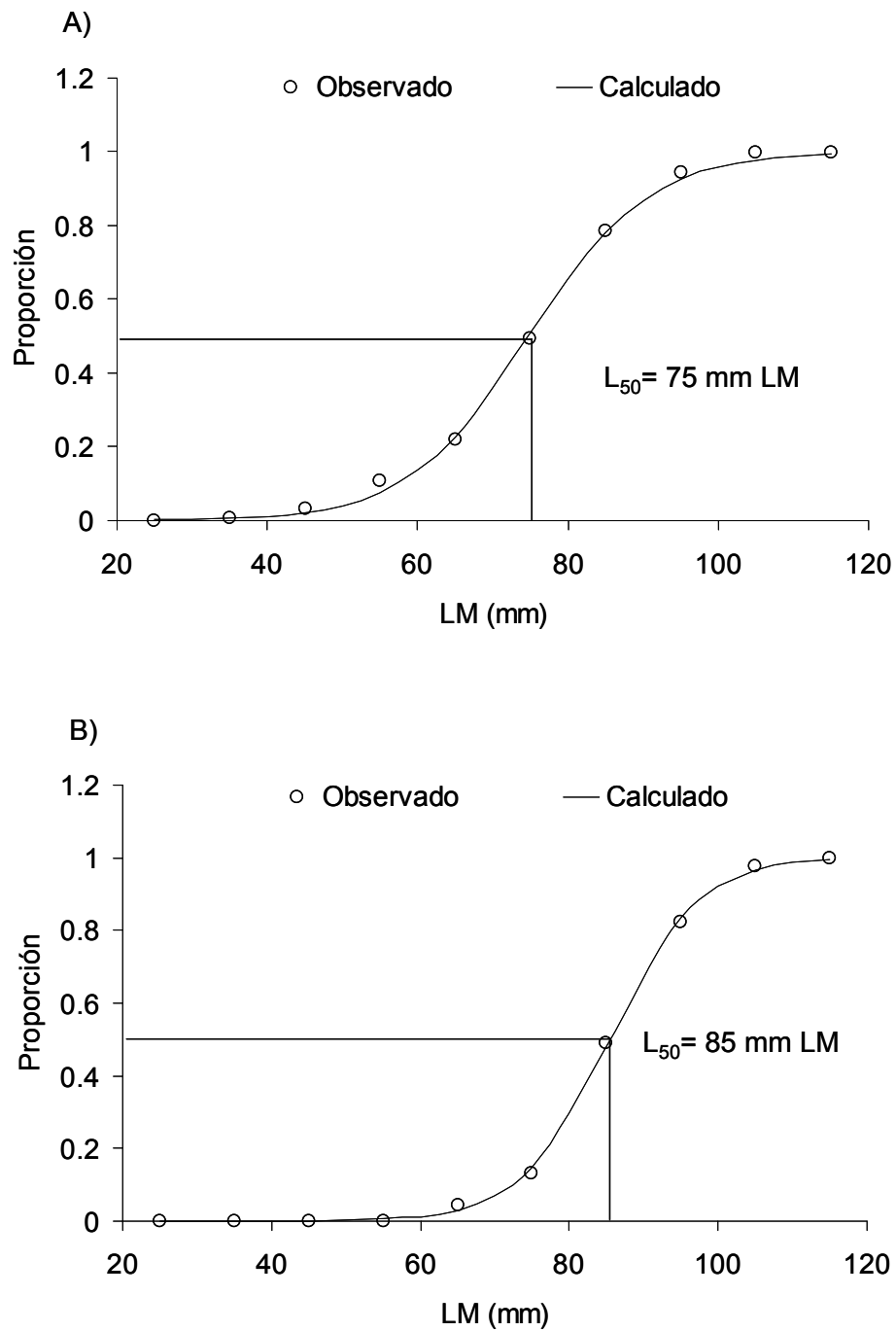


Figura 25. Talla de primera madurez poblacional ( $L_{50}$ ) en hembras del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de California. A) Escala morfocromática (maduro) durante el periodo de 2003-2006 y 2008, B) Tipo de ovocito Ov1, Ov2, y Opv analizados de julio y agosto de 2008.

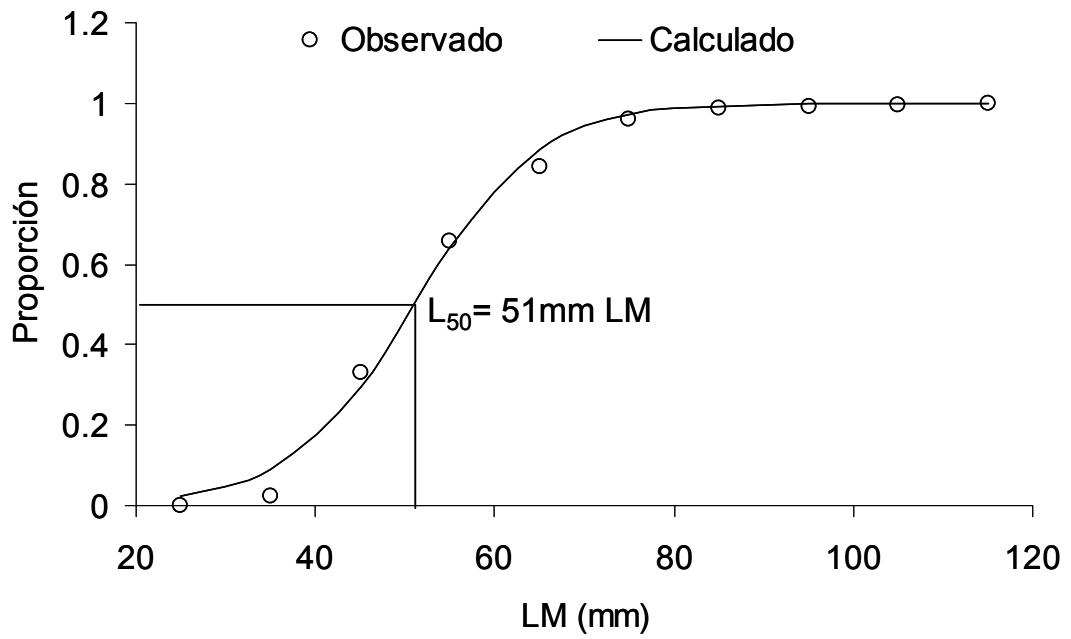


Figura 26.- Talla de primera madurez poblacional ( $L_{50}$ ) en machos maduros del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* durante el periodo de 2003-2006 y 2008 en el Golfo de California.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. DISTRIBUCIÓN

El calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, es una especie recurrente en la FAC (Hernández-Vázquez, 1987). La presencia de éste organismo en el Golfo de California confirma lo reportado por Fisher *et al.* (1995) respecto a su área de distribución; sin embargo se encontraron diferencias con respecto a las temperaturas en las cuales se registraron los principales centros de distribución y abundancia; previamente se había reportado que esta especie se distribuye preferentemente en temperaturas que van de los 21 a los 27°C, valores que contrastan con los registrados en el presente estudio las cuales van de los 17 a los 32°C. La relación entre la TSM y la abundancia del calamar dedal coincide con lo reportado para otros loliginidos (Pierce *et al.*, 1994). Durante el periodo de estudio (2003-2006 y 2008), el intervalo de temperatura fue amplio, sin embargo, la mayor abundancia se registró durante los meses con menor TSM (diciembre, enero, febrero, marzo, abril) cuando la temperatura osciló entre 17 y 22°C. Las mayores abundancias en este periodo se localizaron en la zona más productiva del golfo (parte alta del golfo), área donde el enriquecimiento es originado por los procesos de mezcla por marea (Lluch-Cota & Arias-Aréchiga, 2000) y la presencia del calamar dedal en esta zona posiblemente esté asociada a una mayor fuente de alimento disponible, razón por la cual sus mayores abundancias se hayan localizado en esta zona en los meses fríos.

Considerando que el calamar dedal habita zonas ricas en alimento, la localización tanto de hembras como de machos en este tipo de áreas, indica que su presencia es con fines de alimentación. El uso de las mismas áreas de alimentación de hembras y machos ha sido documentado previamente en otras especies de calamares; Agnew *et al.* (1998), Arkhipkin *et al.* (2004) y Rodrigues & Gasalla (2008) reportan este comportamiento en *Loligo gahi* (Islas Falkland), *L. pealei* (Patagonia) y *L. plei* (Sureste de Brasil), respectivamente.

La presencia de machos y hembras tanto en tiempo como en espacio, puede ser explicada en función de su preferencia alimenticia ya que ambos sexos

consumen principalmente a *Sardinops sagax*; así como las tácticas reproductivas de la especie, una alta proporción de organismos maduros durante todo el año y dos periodos de desove (invierno-primavera y verano-otoño), esto coincide con lo reportado para *Loligo sanpaulensis* en la costa centro-sur de Brasil (Costa & Fernández, 1993). Los resultados en el presente trabajo respecto a la mayor abundancia del calamar dedal en el periodo frío, en comparación al cálido, sugiere que el grupo desovante más exitoso es el de verano-otoño, razón por la cual, se da el mayor reclutamiento de individuos a la población adulta en la temporada fría.

### **8.1.1. Distribución y abundancia por sexo**

Los resultados en el presente trabajo indican que las hembras fueron más abundantes que los machos, ésto podría ser considerado como parte de su estrategia reproductiva, debido a que en calamares las hembras definen el éxito reproductivo al almacenar los espermatozoides desde estadio juvenil (Hanlon & Messenger, 1996; Pineda *et al.*, 1998). Además, los machos al fijar sus paquetes de espermatozoides culminan con su ciclo reproductivo y este desgaste fisiológico podría llevarlos a la muerte directamente o indirectamente al quedar débiles y ser presas fáciles de sus depredadores, lo cual daría como resultado una mayor abundancia de hembras. Otras posibles causas de las diferencias en abundancia entre sexos podrían deberse a la selectividad del arte de pesca (Fields, 1965), longevidad (Jackson & Forsythe, 2002) y a diferencias en la distribución (Rodrigues & Gasalla, 2008). Por ejemplo, Rodrigues & Gasalla (2008) encuentra una proporción por sexos 1:1 durante la época de copula, para *L. sanpaulensis* y *L. plei* en la costa sureste del Brasil, y posterior a esta época se incrementa la abundancia de machos. Asumen que las diferencias son consecuencia de que las hembras abandonan la zona de copula o a un mayor arribo de machos (Pérez *et al.*, 2002).

El dimorfismo sexual en tamaño es reportado para varios loliginidos, siendo más frecuente que los machos presenten tallas mayores (Jackson, 2004). En el presente estudio no se detectaron diferencias en la talla máxima por sexo (hembras 115 mm LM, machos 110 mm LM), pero las hembras dominaron en abundancia a



tallas mayores de 85 mm LM, del total de machos recolectados el 1% presentó tallas mayores 85 mm LM. En este estudio las tallas representativas de hembras y machos fueron las modas 85 y 55 mm LM, respectivamente, longitudes que coinciden con la talla de madurez para cada sexo. Los resultados sugieren que los machos maduran a tallas más pequeñas en comparación con las hembras, donde los machos invierten su energía en crecer para alcanzar la talla de madurez, una vez alcanzada esta longitud dirigen la energía a la maduración de gónadas y parchado (copula), mientras que las hembras maduran a tallas más grandes debido a que necesitan desarrollar todas sus estructuras reproductivas (ovario, oviducto, glándula oviductal, las glándulas nidamentales y glándulas nidamentales accesorias) que les permita optimizar su éxito reproductivo. Pineda *et al.* (1998) reportan algo similar, en *L. sanpaulensis*, a lo encontrado en el presente estudio; sin embargo los machos alcanzan mayores tallas que las hembras. Mencionan que los machos de *L. sanpaulensis* ganan talla a medida que avanzan en la maduración gonadal, mientras que en las hembras el proceso de madurez es lento al principio y aproximadamente a los 60 mm LM es abrupto respecto al incremento en talla.

Comparativamente, Barragán (1977b) reporta para las costas colombianas que el calamar dedal madura entre 76-79 mm LM en hembras y 40 mm LM en machos, tallas ligeramente menores a las encontradas en el presente trabajo. Sin embargo, coinciden en que las hembras maduran a tallas mayores que los machos. También en *L. gahi* y *L. sanpaulensis* se ha documentado el mismo patrón (Pineda *et al.*, 1998). En *L. plei*, Pérez *et al.* (2002), argumentan que estas diferencias en la talla de madurez se deben al dimorfismo sexual que presenta esta especie.

### **8.1.2. Condición reproductiva**

En este estudio los organismos que presentaron los mayores pesos en ambos sexos estaban maduros, condición fisiológica en la cual los organismos son más pesados en el caso de las hembras por los ovocitos y en machos por los paquetes de espermátóforos, al respecto Pineda *et al.* (1998), mencionan que durante la madurez los órganos reproductivos incrementan su peso, en las hembras de *L. gahi* esto se

hace evidente una vez que alcanzan los 40 g, en machos este aumento es gradual con el crecimiento.

El calamar dedal en estadio maduro siempre fue más abundante (periodo frío 63% y 79% en el cálido) que los organismos sin actividad reproductiva. Lo anterior, indica que esta especie en ambas temporadas se encuentra apta para llevar a cabo su evento reproductivo lo que sugiere la existencia de al menos dos cohortes en el Golfo de California. La información disponible para el presente estudio no fue suficiente para abordar este tipo del análisis.

Durante los meses fríos la mayor abundancia de hembras maduras se localizó en la parte alta del golfo (San Luis Gonzaga, B. C.), mientras que durante el periodo cálido la mayor abundancia se localizó en Bahía Kino, Son., en la parte media del golfo. El mayor número de machos con actividad reproductiva en el periodo frío se ubicó en Bahía Kino, Son., y en los meses cálidos en Las Guásimas, Son., y Agiabampo, Son. Al comparar estas zonas se observó que los organismos maduros de ambos sexos no coinciden temporalmente. Sin embargo, las hembras en estadio inmaduro y madurando coinciden con los machos maduros espacial y temporalmente. Esto puede ser explicado por el comportamiento de las hembras de almacenar paquetes de espermátóforos en el aparato mandibular siendo inmaduras, lo que justificaría que no coincidan en las mismas áreas ambos sexos cuando están maduros.

La presencia del calamar dedal en estadio maduro en ambos periodos desde Bahía Kino hacia el norte del Golfo de California, sugiere que prefiere áreas altamente productivas que le permiten alimentarse durante el evento reproductivo y que al momento del nacimiento de las paralarvas esta se encuentre con altas concentraciones de alimento. Lluch-Cota & Arias-Arechiga (2000) mencionan que en los meses fríos en la costa noroeste del golfo las corrientes de marea y los procesos de mezcla vertical dan lugar al enriquecimiento de las capas superficiales del mar. Mientras que en la costa este del golfo desde Bahía Kino hacia el sur, segunda zona más productiva en el Golfo de California (Mann & Lazier, 1996; Lluch-Cota & Arias-

Arechiga, 2000), el sistema de enriquecimiento en esta área se basa en las surgencias costeras ocasionadas por los vientos a lo largo de la costa, donde los nutrientes provenientes de aguas más profundas y frías afloran en esta localidad, siendo una zona adecuada para el desarrollo de los organismos. Estos procesos coinciden espacial y temporalmente con el mayor número de calamares dedal.

Esto ha sido reportado para otros loliginidos, por ejemplo *L. plei* y *L. sanpaulensis* en estadio maduro se concentran sobre la plataforma continental al sureste de Brasil durante primavera-verano, coincidiendo con condiciones de enriquecimiento de la columna de agua en respuesta al afloramiento de la masa de agua del Atlántico central del sur (SACW, por sus siglas en ingles) (Rodríguez & Gasalla, 2008). *L. pealei* es otra especie que se caracteriza por buscar condiciones favorables como temperatura y alimento durante el evento reproductivo (Arkhipkin *et al.*, 2004).

### **8.1.3. Distribución y abundancia vertical**

En los cruceros de pesca exploratoria del camarón y su fauna de acompañamiento, el calamar dedal se capturó a profundidades desde 7 hasta 165 metros de profundidad. Al analizar la distribución y abundancia por sexo de acuerdo a la profundidad, se encontró que tanto en el periodo frío como en el cálido, la mayor abundancia de hembras se localizaron a profundidades >60 m, mientras que los machos a profundidades ≤40 m. En los meses fríos el 99% tanto de machos y hembras estuvieron activos sexualmente y en la temporada cálida 95% de machos y 91% de hembras presentaban actividad reproductiva, por lo que es posible que a esta profundidad lleven a cabo alguna etapa de su ciclo reproductivo, como el cortejo, el parchado ó el desove.

Al analizar los datos por periodo, sexo y estadio de desarrollo gonádico se encontró que en el periodo frío organismos maduros de ambos sexos se localizaron a profundidades de 21-40 m, mientras que en los meses cálidos se ubicaron a menor profundidad (7-20 m), ésto indica que la profundidad en la que llevan a cabo alguna de las etapas del ciclo reproductivo difiere por temporada. O'Dor & Coelho (1993)

comentan que los calamares, tanto oegopsinos y myopsinos, habitan diferentes áreas en cada etapa de su ciclo de vida (paralarva, juvenil y adulto). Hatfield *et al.* (1990) reportan que los juveniles de *L. gahi* en la costa sudpatagónica se encuentran en el límite de la plataforma y una vez alcanzada la madurez sexual se desplazan a aguas poco profundas, el mismo comportamiento fue descrito para *L. plei* y *L. sanpaulensis* en la costa sur de Brasil (Rodrigues & Gasalla (2008). No obstante, Pineda *et al.* (1998) encuentran individuos de *L. gahi* en estadio maduro entre 100 a 200 m de profundidad en la costa sudpatagónica sugiriendo que desova a esa profundidad. Rodrigues & Gasalla (2008) reportan una mayor proporción de juveniles de *L. sanpaulensis* en mar abierto, indicando que se desarrollan en esta zona hasta alcanzar la madurez sexual y migran a la costa para desovar (Barón & Ré, 2002).

En el presente trabajo, no se identificó un patrón batimétrico por fase de madurez ni por talla, la mayoría de los organismos en cada estrato de profundidad presentaron actividad reproductiva. En hembras se observó que la moda de 85 mm LM se presenta en todos los rangos de profundidad y en machos el intervalo de talla mejor representado fue 55 mm LM, esto sugiere que el calamar dedal en el Golfo de California no presenta una distribución diferencial por fase de madurez (inmaduro, madurando, maduro) y talla. Otra posibilidad es que los datos analizados no permitieron identificar tal patrón de distribución ya que las estaciones de muestreo en los cruceros de pesca exploratoria de donde proviene el material biológico fue dirigido al recurso camarón.

#### **8.1.4. Distribución y abundancia día-noche**

Se detectó que el calamar dedal realiza movimientos diarios en la columna de agua, al ser más abundante en los lances realizados entre las 8:00 y las 19:00 horas mientras que durante la noche 20:00 a las 07:00 horas fueron menos abundantes en ambos periodos (frío y cálido), este comportamiento posiblemente este asociado a la evasión de depredadores o a la búsqueda de alimento, causas que han sido señaladas para explicar este comportamiento en *L. pealei* (Summers, 1983; Barrientos & García-Cubas, 1997) y *Lolliguncula tydeus* (Barrientos, 1985).

Migraciones circadianas en la columna de agua se han confirmado en *Loligo gahi* (Hatfield *et al.*, 1990), en *L. forbesi* (Pierce *et al.*, 1998), en *L. pealei* (Vecchione, 1981), se comenta que durante la noche migran hacia la superficie persiguiendo a sus presas. De igual forma Summers (1983) observó que durante el día *L. pealei* se mantiene cerca del fondo y durante la noche se dispersa en la columna de agua, lo cual es similar con los resultados en el presente trabajo.

## 8.2. ESTRUCTURA DE TALLAS

El calamar dedal presentó un intervalo de tallas de 25 a 115 mm LM. Se detectaron diferencias significativas en la estructura de tallas por sexo, dominando las hembras en tallas mayores a 85 mm LM. En este estudio las tallas representativas de hembras y machos fueron las modas 85 y 55 mm LM, respectivamente. Diferencias en la estructura de tallas por sexo han sido señaladas como dimorfismo sexual en *L. gahi*, *L. sanpaulensis* y *L. plei* (Pineda *et al.*, 1998; Pérez *et al.*, 2002), sin embargo para estas especies los machos dominan a tallas mayores.

La mayor frecuencia de machos a tallas menores sugiere que estos maduran y desovan a tallas más pequeñas en comparación con las hembras. Hixon *et al.* (1981) mencionan que la actividad reproductiva en *L. pealei* define la longitud que alcanzan los organismos, también se ha comentado que algunas especies de cefalópodos retardan su madurez sexual para alcanzar tallas mayores (Wood & O'Dor (2000). Esto último podría explicar la diferencia en tallas por sexo en el calamar dedal, las cuales ganan talla y maduran a los 85 mm LM, a diferencia de los machos que maduran a los 51 mm LM. Pineda *et al.* (1998) reportan algo similar para *L. sanpaulensis*, los machos a medida que crecen avanzan en la maduración gonadal, mientras que las hembras el proceso de madurez es lento hasta, aproximadamente, los 60 mm LM, posterior a esta talla la madurez cambia abruptamente respecto al incremento en talla.

En especies como *Lolliguncula brevis* y *Loliolus nuctiluca* (Jackson *et al.*, 1997; Jackson & Moltschaniwskyj, 2001) se ha reportado que las hembras alcanzan

tallas mayores que los machos, a diferencia de *Loligo pealii*, *L. forbesi* y *L. opalescens* (Brodziak & Macy, 1996; Rocha & Guerra, 1999; Jackson & Domeier, 2003) que los machos alcanzan tallas mayores. Caddy (1991) y Collins *et al.* (1995) reportan que las diferencias en la estructura de tallas por sexo en calamares loliginidos puede ser resultado de la selectividad del arte de pesca, distribución diferencial durante el periodo reproductivo o la mortalidad de los machos posterior a la copula y de las hembras posterior al desove.

### **8.3. EDAD Y CRECIMIENTO**

#### **8.3.1. Relación peso total-longitud del manto**

Se detectaron diferencias significativas en la relación peso-longitud del manto del calamar dedal entre sexos, las diferencias se deben al reducido número de machos a longitudes mayores de 85 mm LM y a que a la misma longitud las hembras son más pesadas que los machos, debido a que el ovario de las hembras llega a pesar hasta 28.98 g. El calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, presenta un crecimiento de tipo alométrico negativo en el intervalo de longitud analizado, indicando que la forma de este organismo no se mantiene constante ya que primero incrementa su talla y después el peso. Squires & Barragán (1979) al evaluar el tipo de crecimiento de *L. panamensis* por sexo en las costas de Colombia, estiman un coeficiente de alometría para hembras de  $b=2.72$  y en machos de  $b=2.69$ , señalan que el valor de  $b$  en hembras tiende a ser mayor, debido a que el aparato reproductor es más pesado respecto al de los machos. Cardoso *et al.* (1998) utilizan las diferencias en el coeficiente de alometría en *Loligo gahi* ( $b=2.0$  en hembras y  $b=1.7$  en machos), para indicar un dimorfismo sexual. En calamares neríticos, loliginidos, a los que el calamar dedal pertenece es común encontrar valores de alometría menores a 2.7 (Flores & Garland, 2002), mientras que los calamares oceánicos, oegopsinos, presentan valores mayores a 2.7 (Forsythe & van Heukelem, 1987). Una explicación a las diferencias en la relación longitud-peso entre calamares neríticos y oceánicos, es que serían consecuencia de las adaptaciones morfológicas al hábitat y comportamiento migratorio (Flores & Garland, 2002).

En el presente trabajo, el mayor valor del coeficiente de alometría para las hembras ( $b=2.59$ ) respecto al de los machos ( $b=2.53$ ) del calamar dedal estaría asociado a las diferencias en la talla de madurez y al proceso de maduración, mientras los machos a medida que ganan talla desarrollan a la par su aparato reproductor y las hembras inician el desarrollo del aparato reproductor hasta alcanzar cierta talla (Pineda *et al.*, 1998). De acuerdo a las tasas de crecimiento por sexo, los machos iniciarían el desarrollo del aparato reproductor a una talla promedio de 35 mm LM (90 días de edad), mientras que las hembras a una talla de 53 mm LM (135 días de edad).

### **8.3.2. Relación longitud del estatolito-longitud del manto**

Se encontró una proporcionalidad directa y significativa entre la longitud del estatolito y la longitud del manto, donde el tamaño del estatolito explica el 97% de la variación de la LM, observándose que a mayor longitud del estatolito le corresponde una mayor longitud del manto. También la relación se evaluó utilizando un modelo potencial y la relación fue ligeramente menor ( $r^2=0.96$ ). Se han utilizado diversos modelos para mostrar la relación en el crecimiento del calamar y los estatolitos. Lipiński (1986) ajustó un modelo logarítmico a los datos LE-LM por sexos separados en *Alloteuthis subulata*, obteniendo coeficientes de determinación significativos (machos,  $r^2=0.94$ ; hembras,  $r^2=0.89$ ). Arkhipkin & Nekludova (1993) describen la relación entre LE-LM, de *A. africana* y de *A. subulata*, ajustando un modelo potencial, no presentan los valores del coeficiente de determinación, pero comentan que la descripción fue significativa. Flores & Garland (2002) ajustaron un modelo geométrico a los datos LE-LM de *Loligo gahi* ( $r^2=0.81$ ) y señalan que la variabilidad de la longitud del estatolito es explicada adecuadamente por la longitud del manto.

El uso del estatolito para determinar la edad ha permitido identificar cohortes, además la forma de los estatolitos ha sido utilizada para diferenciar familias y géneros (Barrientos, 1987). Pineda *et al.* (1998) emplearon las diferencias en la forma de los estatolitos para separar *L. gahi* y *L. sanpaulensis*. Encontraron diferencias en la forma del domo dorsal, y *L. gahi* presentó mayores longitudes del

estatolito y del rostrum, concluyen que esta estructura es adecuada para identificar a estas dos especies de *Loligo* que habitan en las aguas Argentinas.

### 8.3.3. Edad

Para la determinación de edad en el calamar dedal, se asumió que la depositación de los incrementos de crecimiento en los estatolitos es diaria como se ha validado en varias especies de loliginidos (Jackson, 2004). Al analizar la edad por sexos, encontramos que las hembras son más longevas (25 días) que los machos, esto podría estar relacionado con la táctica reproductiva de la especie, los machos maduran y copula a edades más tempranas y el desgaste fisiológico puede ocasionar la muerte directa o indirectamente, mientras que las hembras maduran a edad-talla mayor incrementando su potencial reproductivo, incrementando su fecundidad y la calidad de los ovocitos. Summers (1983) cuantificó entre 3,500 a 6,000 ovocitos en el ovario de *L. pealei*, las diferencias en fecundidad estuvieron relacionadas a la talla de las hembras. Además, comenta que una relación directa entre el número y el tamaño de los ovocitos.

Jackson (2004) hace una revisión de las edades reportadas en otros calamares y los clasifica en tres grupos con base a su longevidad: a) especies con longevidades menores a 200 días; b) calamares que viven entre 200 y 365 días; c) especies con longevidad mayor un 365 días. De acuerdo a esta clasificación *L. duvauceli* es la especie menos longeva con 95 y 98 días para hembras y machos, respectivamente (Chotiyaputta, 1997) y el loliginido más longevo es *L. vulgaris reynauddi* con 540 días para ambos sexos (Lipinski, 1991). El calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, se ubica en el primer grupo propuesto por Jackson (2004) es decir es un calamar con esperanza de vida menor a los 200 días.

Actualmente, la edad en calamares se estima utilizando el estatolito, sin embargo, en la revisión bibliográfica se encontró que Arancibia & Robotham (1984) emplearon la estructura de tallas en *Loligo gahi* para estimar la edad y separaron tres grupos modales, señalan que cada grupo modal equivale a un año. Posterior a este trabajo, Hatfiel (1991) y Pineda *et al.* (1998) estimaron a partir de los incrementos de



crecimiento en el estatolito que en *L. gahi* vive aproximadamente un año. Este resultado denota la eficiencia en la determinación de la edad y el crecimiento empleando métodos directos.

En el presente trabajo, se encontró que las hembras del calamar dedal viven hasta 211 días y los machos 184 días lo cual equivaldría a seis ó siete meses de edad, esto indica que en un año podrían existir alrededor de dos cohortes, esto coincide con los dos picos de desove que se encontraron al analizar la actividad reproductiva, tanto en hembras y machos del calamar dedal.

#### **8.3.4. Precisión de la edad**

Las comparaciones pareadas de edad entre lectores, mostraron que no existió una marcada tendencia a subestimar o sobre-estimar la edad. Al evaluar el sesgo en las comparaciones pareadas de edad observamos que las diferencias en las lecturas fueron de  $\pm 12$  días. Indicando una buena precisión de ambos lectores al determinar la edad en el calamar dedal.

Los valores del índice del porcentaje promedio de edad (IAPE=4%) y el del coeficiente de variación (CV=6%), indican una alta precisión entre lectores, de acuerdo a los criterios de Campana *et al.* (1995) y Morrison *et al.* (1998). Al analizar la precisión de las lecturas realizadas en los estatolitos de *Photololigo* Jackson & Moltshaniwskyj (1999), encuentran que la precisión en juveniles fue 5.6% y en adultos 6.9% y comentan que las diferencias en el conteo de las marcas se pueden deber al microscopio o al analizador de imágenes que se utilice. Otro aspecto importante es la habilidad o experiencia de los lectores. Por ello Campana *et al.* (1995) sugieren que se evalúe el sesgo y la precisión de las lecturas para evidenciar las tendencias de las lecturas de los incrementos de crecimiento en los estatolitos, tal como se hizo en el presente trabajo.

### 8.3.5. Patrón de crecimiento

Moreau (1987) menciona que el modelo de Gompertz es utilizado para describir el crecimiento en especies de ciclo de vida corta, como el calamar dedal y la representación gráfica es una curva en forma de S con un punto de inflexión, donde la primera fase de crecimiento es exponencial y la segunda potencial. Al analizar el crecimiento de *Lolliguncula panamensis* por sexos, encontramos que se cumplió con los supuestos del modelo: viven solo 211 días y 184 días (hembras y machos, respectivamente) y disminuyen su tasa de crecimiento durante su periodo reproductivo. El aumento continuo en longitud del calamar dedal sugiere que se alimenta indistintamente de la hora del día y durante su periodo reproductivo, esto le permite dirigir energía para crecer, reproducirse y seguir cazando a sus presas.

Pauly (1998) comenta que el crecimiento asintótico es una predicción ineludible del crecimiento como resultado de una diferencia entre dos tasas: la primera relacionada a la superficie/área y la segunda al volumen. En calamares, se ha encontrado que no alcanzan la asintota y por ello se considera inadecuado emplear modelos que partan de dicho supuesto como el de von Bertalanffy (Caddy, 1991; Jackson *et al.*, 1997, 2000; Ceriola & Jackson, 2010). Para describir el crecimiento en loliginidos se han utilizado diversos modelos, lineales, potenciales y exponenciales (Ceriola & Jackson, 2010). Jin *et al.* (2009) comentan que el modelo de crecimiento a utilizar dependerá del estadio de vida que se evalúe, Villanueva (2000) utilizó diferentes modelos para describir el crecimiento de las paralarvas, juveniles y adultos en *Loligo vulgaris*. Jackson (1994) y Arkhipkin (1995) emplearon un modelo potencial para describir el crecimiento de *L. opalescens* y *L. vulgaris*, respectivamente. Forsythe & Hanlon (1989) reportan que *L. forbesi* presenta un crecimiento exponencial en los 90 días después de su nacimiento, seguido por un crecimiento logarítmico. Hatfield (2000) comenta que *L. gahi*, presenta hasta los 100 días de vida un crecimiento exponencial, posterior a esta edad su crecimiento es potencial.

### 8.3.6. Tasa de crecimiento

En hembras, se encontró que el valor máximo de TDC se alcanzó a edades y longitudes mayores en comparación a los machos del calamar dedal. Estas diferencias indican que las hembras ganan más longitud para alojar y desarrollar un mayor número de ovocitos. También, indica que el inicio de la actividad reproductiva del calamar dedal tiene un efecto negativo en la tasa de crecimiento. Esto también se describió para *Photololigo* y *Loliolus noctiluca*, Jackson & Yeatman (1995) y Jackson & Moltschaniwskyj (2001) documentan que la menor la tasa de crecimiento se presentó justo al inicio de su madurez gonadal.

Boyle & von Boletsky (1996), señalan que las variaciones en la tasa de crecimiento se debe a la plasticidad para crecer, al fenotipo y a la variabilidad ambiental. Al respecto, Wang *et al.* (2010) mencionan que las variaciones en la tasa de crecimiento en juveniles de *Loligo forbesi* se debe al efecto de factores abióticos (luz, temperatura, salinidad) y bióticos (la edad, tamaño, sexo). Jackson & Moltschaniwskyj (2001) argumentan algo similar en *Loliolus noctiluca*, encontraron mayores tasas de crecimiento en los meses fríos y menores en los cálidos.

En calamares, las variaciones en la tasa de crecimiento también se asocia ha eventos oceanográficos como: el evento La Niña y El Niño, Jackson & Domeier (2003) reportan que *Loligo opalescens* crece más durante un evento La Niña, esto lo atribuyen a la disminución de la temperatura y a los incrementos de la productividad, en cambio durante el evento El Niño crecen menos debido a la poca disponibilidad de alimento.

Otra explicación a las variaciones en la tasa de crecimiento seria la presencia de más de una cohorte (Challier *et al.*, 2006). En este trabajo no fue posible evidenciar la presencia de más de una cohorte, sin embargo, los resultados obtenidos de abundancia, fechas de nacimiento, desarrollo gonádico y desove indican la presencia de al menos dos cohortes por año, verano-otoño e invierno-primavera.

### **8.3.7. Fecha de nacimiento**

Al analizar las fechas de nacimiento durante el periodo de estudio (2003-2006 y 2008), se observó que ambos sexos presentan desoves durante todo el año, con dos picos máximos, verano-otoño e invierno-primavera. Retomando el supuesto de que las condiciones favorables fueron similares durante el periodo de estudio (2003 a 2008) y que viven no más de 211 días, concluimos que anualmente se generan dos cohortes, la primera nace en verano-otoño (la cual es más exitosa de acuerdo a las abundancias) y la segunda en invierno-primavera, épocas que coinciden con el periodo de desove del calamar dedal. Ceriola & Jackson (2010) reportan para *Loliolus noctiluca* dos picos de eclosión, en primavera (marzo-abril) y otoño (octubre-noviembre). Similarmente, González *et al.* (2010) reporta dos picos de nacimientos en *Loligo vulgaris*, a finales de primavera y al inicio del otoño.

Considerando que el calamar dedal a lo largo del año presentó dos picos de desove y que las hembras viven 211 días y 183 días los machos, sugiere que *Lolliguncula panamensis* que habita en el Golfo de California presenta dos cohortes anuales, donde las paralarvas sobreviven en un rango de temperatura desde los 17 a 31°C y habitan áreas caracterizadas por eventos de surgencias ricas en alimento.

## **8.4. ALIMENTACIÓN**

Los estudios de alimentación que se basan en el grado de llenado de los estómagos y en la cuantificación de la dieta a través de los métodos de frecuencia de aparición, número, peso o índices combinados tienen algunas limitaciones (Hyslop, 1980; Tirasin & Jorgensen, 1999). Por ejemplo, no consideran la cantidad de alimento consumido y no toman en cuenta el tiempo de digestión de los diferentes componentes alimentarios. Estas limitaciones son especialmente válidas en el caso de los calamares debido a que trituran a sus presas y las expulsan, en estos depredadores las estructuras (quelas, vértebras, picos) son muy útiles para la identificación (Bidder, 1966; Santos & Haimovici, 2001). Se ha documentado que el comportamiento de los calamares por triturar (despedazar) sus presas esté relacionado con el hecho de consumir presas más grandes (Field *et al.*, 2007) y la

presencia y el número de las estructuras presentes en el contenido estomacal llevan a subestimar la dieta ya que no se representa el peso real de las presas. Por otro lado, la acumulación de picos en los estómagos sobreestima el número de presa (Vaske & Rincón, 1998) mientras que los otolitos no se acumulan en los estómagos y los que se encuentran fueron consumidos más recientemente (Jobling & Breiby, 1986).

En el caso de cefalópodos, Castillo *et al.* (2007) recomiendan el uso de curvas acumulativas de los tipos presa para determinar si se cuenta con el tamaño de muestra suficiente que describa la dieta del depredador. Ibáñez *et al.* (2008) recomienda el uso de una matriz de presencia-ausencia para describir la dieta calculando la frecuencia de aparición y la composición. En este estudio, no fue posible el uso de la matriz presencia-ausencia debido a: 1) se encontró un gran número de estómagos vacíos y la diversidad de presas por estómago fue muy reducida, por ello las curvas acumulativas no se reportan; 2) la falta de información sobre los hábitos alimenticios del calamar dedal, limita hacer comparaciones interanuales de la composición de la dieta del calamar dedal en el Golfo de California.

#### **8.4.1. Espectro trófico**

A pesar del reducido número de estómagos con alimento, fue posible identificar los componentes alimenticios más importantes en la dieta del calamar dedal. La composición de la dieta de esta especie coincide con estudios anteriores en otras regiones del océano Pacífico Tropical Oriental. Por ejemplo, organismos de tallas medianas que se distribuyen en el Pacífico colombiano (34-110 mm LM) consumen principalmente peces y crustáceos, mientras que peces y cefalópodos son las presas más frecuentes en el contenido estomacal de especímenes más grandes (Squires & Barragán, 1979; Hanlon & Messenger, 1996).

Se ha documentado que las especies de calamares son depredadores activos y es común el canibalismo en muchas de ellas (Squires & Barragán, 1979; Hanlon & Messenger, 1996). Ibáñez & Friedemann (2010) mencionan que el canibalismo en

cefalópodos es un efecto denso-dependiente, debido a que son depredadores voraces y agresivos, lo cual depende de la disponibilidad del alimento en el área, la época y el periodo reproductivo. Mientras que el canibalismo ha sido reportado como una conducta común entre calamares, en este trabajo no se encontró evidencia de esta práctica. En los estómagos analizados que tuvieron alimento, solo en uno (1.7%) de ellos encontramos a un espécimen de calamar dedal.

La distribución espacial de *L. panamensis* es conocida parcialmente, y a través de sus presas es posible obtener información indirecta de sus áreas de distribución, la presa preferencia del calamar dedal fue la sardina del Pacífico (*S. sagax*). Quiñónez-Velázquez *et al.* (2000) y Nevárez-Martínez *et al.* (2001) describen la distribución temporal y espacial de *Sardinops sagax* en el Golfo de California y concluyen que las mayores abundancias de la sardina del Pacífico se localizan en aguas costeras. Este pez, forma grandes cardúmenes y se distribuye cerca de la costa (Fisher *et al.*, 1995) al igual que *Lolliguncula panamensis*, considerando que es abundante y disponible permite que sea el componente alimenticio más importante en la dieta de este depredador. Este resultado sugiere que en el Golfo de California *L. panamensis* presentó una alimentación oportunista.

## **8.5. REPRODUCCIÓN**

### **8.5.1. Desarrollo gonádico**

Al analizar la condición reproductiva del calamar dedal, *L. panamensis*, con base en la escala morfocromática de Barragán (1977b), se encontró que más del 50% de los organismos (ambos sexos) estuvieron maduros durante el periodo de estudio. Esto podría ser considerado una táctica reproductiva del calamar dedal, la cual garantiza que la especie se mantiene apta para llevar a cabo el evento reproductivo cuando se presenten las condiciones ambientales más favorables. Este mismo comportamiento fue reportado por Barragán (1977b) para la especie en las costas colombianas, donde encontró tanto hembras y machos con actividad reproductiva durante todo el año.

Mensualmente, la frecuencia de desarrollo gonádico presentó picos de mayor actividad, el mayor número de hembras en estadio maduro se presentó en febrero y octubre, y en machos, se encontró en abril y agosto. Los picos reproductivos de hembras y machos no se presentaron en los mismos meses, este desfase en la presencia de hembras maduras respecto a machos maduros a lo largo del año, se atribuye a que en calamares no necesariamente ambos sexos requieren sincronizar su estadio de madurez para que se lleve a cabo el evento de copula ó desove, debido a que los machos colocan los paquetes de espermátóforos en las hembras juveniles y estas definen cuando los emplearán (Hanlon & Messenger, 1996).

La alta proporción de organismos maduros (ambos sexos) durante el periodo de estudio, indica que la temperatura no es parámetro que determine periodos de maduración en *L. panamensis*. Lo que si indica, es que esa temperatura es la óptima para que el mayor número de organismos alcancen la madurez y posterior a ello desoven. Giese & Pearse (1974), no consideran a la temperatura como un elemento disparador de la madurez en calamares, señalan que la acumulación de nutrientes y la actividad hormonal permite que ocurran períodos sincrónicos y períodos intermitentes en la maduración, y la regulación de la actividad reproductiva esta en función de los periodos de iluminación o de oscuridad (fotoperiodo).\

### **8.5.2. Índice gonadosomático**

El índice gonadosomático (IGS) es considerado un indicador corporal del desarrollo gónadal (Saborido, 2004), en este trabajo fue utilizado como herramienta para identificar los meses de desove del calamar dedal. Al analizar esta información encontramos que el promedio mensual del IGS mostró una variación mensual, en hembras osciló entre 0.01 a 1.76 y en machos entre 0.001 y 0.07. Los valores promedio del IGS de las hembras fueron mayores respecto a los de machos, debido a que el ovario de las hembras es más pesado que el complejo espermatófórico de los machos y estos valores máximos coinciden con los meses en que se encontró a la mayor cantidad de organismos maduros.

Los valores mínimos del IGS, indican que las hembras desovan en los meses de enero, marzo, mayo, agosto, octubre y noviembre, y los machos desovan en enero, mayo, julio y septiembre, con esto se concluye que el calamar dedal desova durante todo el año. Ambos sexos no presentaron sincronía en los meses en que se presentó la mayor frecuencia de organismos maduros, indicando que los machos parchan a hembras que no han alcanzado la madurez, esto ya fue reportado en hembras de *Loligo gahi* las cuales son parchadas desde que inician el proceso de maduración (Pineda *et al.*, 1998).

Al igual que en el calamar dedal en otros calamares, se reporta actividad reproductiva a lo largo del año con dos picos de desove, en *L. vulgaris reynauddi*, Sauer *et al.* (1992) encuentran que desova durante todo el año, con un pico en primavera y el segundo con mayor intensidad en verano. Costa & Fernández (1993) reportan dos grupos desovantes en *L. sanpaulensis* en invierno-primavera y otro verano-otoño.

### **8.5.3. Proporción sexual**

Para el calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, en la zona de estudio se encontró una proporción de 4H:1M indicando que un macho puede parchar hasta a cuatro hembras. Una mayor cantidad de hembras respecto a machos asegura que aumente la diversidad genética e incremente su esperanza de vida (Emery *et al.*, 2001a).

Una posible explicación al mayor número de hembras es la expuesta por Sauer *et al.* (1992), quienes mencionan que *L. vulgaris reynauddi* realiza pequeñas agrupaciones por sexo en las proximidades a las zonas de desove. En el presente trabajo, la alta abundancia de hembras respecto a machos es similar a lo reportado en *L. vulgaris reynauddi* (Sauer *et al.* 1999), sugiriendo una segregación espacial o que no se haya tenido acceso a la zona de distribución de machos o que el arte de pesca (red de arrastre) esté representando parcialmente a los machos. A diferencia de lo encontrado en el presente trabajo, Pérez *et al.* (2002) reportan que la



proporción en *L. plei* es 1H:1M al momento de desovar, pero que posterior a este evento se incrementa el número de machos.

Emery *et al.* (2001a, b), realizaron pruebas genéticas con la finalidad de confirmar la proporción sexual que se ha venido reportando en especies pertenecientes a la familia Loliginidae, demostraron que las hembras de *L. forbesi* fueron parchadas hasta por cuatro machos, lo identificaron a nivel de huevo y paralarva, sugieren que las diferencias en la longitud del manto en las paralarvas fueron consecuencia de la variabilidad genética de los machos.

Las diferencias mensuales en la proporción sexual, indican que el calamar dedal realiza migraciones en la zona de estudio independientemente del sexo. Este comportamiento migratorio se han documentado en hembras de *L. vulgaris reynaudii* (Sauer *et al.*, 1992) y *L. plei* (Pérez *et al.*, 2002), las cuales realizan migraciones cuando están próximas a desovar y posterior a este evento.

La proporción de sexos por talla en el calamar dedal, mostró diferencias significativas, se encontró que a tallas pequeñas (30-40 mm LM) predominaron los machos, situación que se invirtió en las tallas más grandes (>50 mm LM hasta 100 mm LM). Estas diferencias se atribuyen a que los machos maduran a longitudes menores, llevan a cabo el evento de parchado y posterior a ello mueren. Mientras que las hembras llegan a longitudes mayores posiblemente incrementando su potencial reproductivo.

#### **8.5.4. Análisis histológico**

La definición de la ovogénesis y la caracterización del proceso de previtelogénesis, vitelogénesis y postvitelogénesis fueron descritas a través del análisis histológico. Sin embargo, son pocos los trabajos en calamares loliginidos que han utilizado este análisis para describir los tipos ovocitarios, Sauer & Lipinski (1990) identificaron en *L. vulgaris reynaudii* cinco tipos de ovocitos: ovogonias (1), ovocito con células foliculares las cuales cambian de escamosas a cuboidales (2), ovocito invadido por células foliculares (3), los pliegues foliculares del ovocito son

desplazados a la periferia por la formación del vitelo (4) y ovocito maduro sin células foliculares (5).

En el presente trabajo se describieron hasta seis tipos de ovocito, uno más que Sauer & Lipinski (1990) y dos menos que Sauer *et al.* (1999) para *L. vulgaris reynaudii*. En *L. vulgaris reynaudii* se encontraron folículos postovulatorios, atresias y ovocitos en desarrollo en un mismo ovario y señalan que la presencia de estas estructuras indica que esta especie es un desovador múltiple. Macewizs *et al.* (2001) establecen tres estadios de desarrollo ovárico en *L. opalescens*: inmaduro (oogonias y ovocitos con invaginaciones foliculares), preovulatorio maduro (ovocitos previtelogénicos) y maduro (ovario con folículos postovulatorios), esta descripción es demasiado general considerando que el análisis histológico permite describir los diferentes tipos de ovocitos. Aunque es mucha la discrepancia entre el número de estadios y tipos de ovocitos y en la nomenclatura asignada, la mayoría coincide en establecer varios estadios con diferentes tipos de ovocitos cada uno, la caracterización morfológica e histoquímica de los estadios y tipos de ovocitos permite establecer una nomenclatura más homogénea apegada al avance de la ovogénesis, enfocándose en las etapas de la previtelogénesis, vitelogénesis y postvitelogénesis, esto podría ayudar a no caer en confusiones y homologar los estudios de desarrollo gonádico para poder entender mejor las estrategias reproductivas en cefalópodos.

La presencia de diferentes tipos de ovocitos en el ovario del calamar dedal permite concluir que las hembras de esta especie presentan un desarrollo ovocitario sincrónico por grupos con desoves intermitentes al igual que *L. vulgaris*, *L. forbesi*, *L. pealei* y *L. gahi* (Rocha *et al.*, 2001).

Rocha *et al.* (2001) describen las estrategias reproductivas interespecíficas a nivel especie, considerando el tipo de ovulación, patrón de desove y si presentan crecimiento durante el periodo reproductivo. A *L. opalescens* lo catalogan como un desovador terminal, debido a que la ovulación es sincrónica y la puesta de huevos ocurre en un periodo corto al final de su ciclo de vida. Mientras que *L. bleekeri*, es altamente asincrónico en el desarrollo de sus huevos, señalando que sus desoves

son en nidadas en su temporada reproductiva. Sauer *et al.* (2000) denominan a *L. vulgaris reynaudii* como iterópara unitemporal, debido a que deposita varias capsulas en diversos sitios durante una temporada extensa de desove.

La presencia de folículos postovulatorios (FO) indica que el calamar dedal maduró y desovó al menos una vez en su vida. Macewicz *et al.* (2003) argumentan que la presencia de FO en el ovario indica que la ovulación no es un proceso continuo, esto le permite al ovario desarrollar y madurar diferentes cohortes de ovocitos. Melo & Sauer (2007) encontraron FO en el ovario de *L. reynaudii* a las 14 horas de haber desovado, Laptikhovsky *et al.* (2002) mencionan que estas estructuras se reabsorben rápidamente. La presencia de FO en los ovarios de las hembras del calamar dedal, permite suponer que estas habían desovado pocas horas antes de su captura.

Las atresias, son células en degeneración estructural y de reserva energética (Zúñiga-Flores, 2009). Estas estructuras se encontraron junto con ovocitos previtelogénicos, en el ovario de *L. vulgaris reynaudii* y *L. opalescens* (Melo & Sauer, 1998; Macewicz *et al.*, 2003). Melo & Sauer (1998) mencionan que la presencia de atresias se debe a un exceso de ovocitos en el ovario o a la insuficiencia de energía para que maduren los ovocitos. En este trabajo las atresias se encontraron en hembras en maduración y maduras, esto indica que estas necesitaban más energía de la que consumían y la reabsorción de ovocitos le permitiría asegurar que otros ovocitos maduraran y fueran liberados.

El calamar dedal presenta un crecimiento ovocitario sincrónico por grupos y la presencia de FO y atresias en el ovario, es evidencia de que las hembras del calamar dedal maduran y desovan más de una vez durante su periodo reproductivo.

#### **8.5.5. Tamaño de los ovocitos**

La presencia de ovocitos de diferentes tamaños es indicador de un desarrollo continuo y respalda la hipótesis de que las hembras del calamar dedal desovan más de una vez durante su periodo reproductivo. Squires & Barragán (1979), encontraron

ovocitos de diferente tamaño en el ovario de las hembras del calamar dedal y concluyeron que es posible que liberen más de una cápsula (en la cual envuelven a los ovocitos) y desoven más de una vez en su periodo reproductivo. Esto también ha sido reportado en los ovarios de las hembras de *L. vulgaris reynaudii* (Melo & Sauer, 1999).

Con base en la diferencia del tamaño de los ovocitos en *L. pealei*, Maxwell *et al.* (1998) concluyeron que esta especie se caracteriza por ser un desovador múltiple, táctica similar a la detectada en el calamar dedal ya que encontramos tres diferentes modas en talla de los ovocitos en un mismo ovario. Al analizar la frecuencia de talla de los ovocitos, se identificaron dos incrementos significativos en el tamaño. El primer cambio se presentó cuando inicia la vitelogénesis (tamaño promedio=381  $\mu\text{m}$ ), atribuido a la acumulación de triglicéridos y a las pequeñas inclusiones lipídicas de color claro que se observaron en el citoplasma de los ovocitos con la tinción de Sudán negro B. El segundo incremento se observó al inicio de la postvitelogénesis (tamaño promedio=697  $\mu\text{m}$ ). No se encontraron trabajos en la literatura que reporten aumentos significativos en el tamaño de los ovocitos, solo existen trabajos como el Melo & Sauer (1999) quienes reportan que los ovocitos en estadio vitelogénico de *L. vulgaris reynaudii* presentan un tamaño de 980  $\mu\text{m}$ , Macewicz *et al.* (2003) para *L. opalescens* y Laptikhovsky & Arkhipkin (2001) para *L. gahi*, documentan que los ovocitos en maduración alcanzan 1100  $\mu\text{m}$ . Es importante resaltar que en otras especies de calamares loliginidos el tamaño de los ovocitos es mayor en comparación a los ovocitos del calamar dedal, lo cual sea resultado de la talla de las hembras maduras.

#### **8.5.6. Talla de primera madurez**

Al comparar la talla  $L_{50}$  de las hembras del calamar dedal a partir de la escala morfocromática (EM, 75 mm LM) y del análisis histológico (AH, 85 mm LM), se encontró una diferencia de 10 mm LM, este resultado denota la utilidad del análisis histológico ya que permite identificar microscópicamente el estadio de desarrollo ovocitario y en particular, evitaría inconsistencias al establecer la longitud mínima de

captura en el calamar dedal. En los machos, se determino la  $L_{50}$  a los 51 mm a partir de la escala morfocromática a diferencia de las hembras en la cuales la  $L_{50}$  fue determinada a tallas más grandes (75 mm EM, 85 mm AH) estas diferencias ha mayores tallas en hembras, puede ser una táctica que impacta positivamente el potencial reproductor de la población.

Estó ya ha sido documentado para el calamar dedal en otras latitudes, Barragán (1977b) reporta que las hembras de *Lolliguncula panamensis* maduran a longitudes mayores a los 75 mm LM, mientras los machos alcanzan la madurez a tallas más pequeñas (40 mm LM), el autor atribuye estas diferencias a la existencia de un dimorfismo sexual lo cual también a sido reportado para *Loligo plei* (Pérez *et al.*, 2002). Sin embargo, en *L. gahi* y *L. sanpaulensis* se ha reportado que los organismos (machos y hembras) maduran a tallas similares (Pineda *et al.*, 1998).

El hecho que las hembras maduren a tallas más grandes puede interpretarse como una táctica de la especie para optimizar su potencial reproductivo. Por lo tanto, en las hembras la longitud es un factor que determina la capacidad para desarrollar y acumular ovocitos en el ovario y oviducto. En cambio, los machos al madurar a longitudes menores, invierten su energía en crecer para alcanzar la talla de madurez y dirigen la energía al evento de parchado.

## 9. CONCLUSIONES

1.- Con base en la abundancia relativa se determinó que las hembras en el calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, son más abundantes que los machos. Que se distribuyen desde 7 hasta 165 m de profundidad en el periodo frío y desde 7 a los 60 m durante el periodo cálido. El calamar dedal mostró una segregación espacial por sexos y desarrollo gonádico.

2.- Las hembras presentaron longitudes mayores (80 mm LM) y son más longevas (211 días) que los machos (50 mm LM, 183 días). Ambos sexos presentaron crecimiento alométrico negativo y su tasa de crecimiento es diferente. Tanto machos como hembras presentaron dos picos de fechas de nacimiento de paralarvas en un año, lo que sugiere la existencia de dos cohortes.

3.- De acuerdo al índice de importancia relativa (99.6%) la presa más importante del calamar dedal fue *Sardinops sagax*, dicho resultado permite catalogar a la especie como un depredador oportunista.

4.- Los indicadores reproductivos, el análisis histológico e histoquímico, sugieren que el calamar dedal en el Golfo de California, es un organismo que presenta actividad reproductiva a lo largo del año, las hembras maduran a tallas mayores (85 mm LM) que los machos (51 mm LM) y la caracterización histológica y el IGS indican que el calamar dedal presenta un desarrollo ovárico sincrónico por grupos con puestas múltiples durante la época de desove.

5.- Los resultados en este trabajo permiten catalogar al calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, como un estratega *r*, ya que presenta características como: alcanza longitudes pequeñas, maduración temprana, ciclo de vida corto y es un depredador oportunista.

## 10. RECOMENDACIONES

El material biológico analizado en el presente estudio, se obtuvo empleando una red de arrastre dirigida al recurso camarón, se recomienda emplear un arte de pesca diseñada específicamente a la captura del calamar dedal con la finalidad de realizar un muestreo más representativo de la población y obtener conocimiento de base con mayor soporte.

El calamar dedal, *L. panamensis*, es una especie que se reproduce a lo largo del año con dos picos reproductivos, el más intenso lo presentó a finales del verano e inicios del otoño y el otro fines de invierno-primavera. Se requiere realizar un diagnóstico del estado actual de la población de calamar dedal en el Golfo de California, con la finalidad de poder sugerir algunos puntos de referencia biológica, relacionados a la reproducción y talla de primera captura, en caso de una explotación dirigida a la especie.

Dado que se ha sugerido que el calamar dedal representa un recurso pesquero potencial, también sería importante realizar estudios enfocados a evaluar la calidad nutricional (calorimétrico) de la especie.

## 11. LITERATURA CITADA

- Agnew, D.J., R. Baranowski., J.R. Beddington., S. Desclers & C.P. Nolan. 1998. Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands. Fisheries Research, 35:155–169.
- Aguiar, D.C. 2006. Idade e crescimento da lula *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Myopsida) do sudeste- sul do Brasil. Master dissertation, Inst. Oceanog., Univ. Sao Paulo, Sao Paulo.
- Alejo-Plata, M.C., G. Cerdenares-Ladrón de Guevara & J.E. Herrera-Galindo. 2001. Cefalópodos loliginidos en la fauna de acompañamiento del camarón. Ciencia y Mar, 5(13):41-46.
- Álvarez-Borrego, S. & J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin JP & B. Simoneit. (Eds.) The Gulf and Peninsular Province of the California. American Association of Petroleum Geologists, 47: 555–567.
- Andriguetto, J. M.Jr. & M. Haimovici. 1991. Abundante and distribution of *Loligo sanpaulensis* Brakoniccki, 1984 (Cephalopoda:Loliginidae) in Southern Brazil. Scientia Marina, 55(4): 611-618.
- Anónimo. 2004. Atlas pesquero. Inst. Nac. de La Pesca. México D. F.
- Arancibia, H. & H. Robotham. 1984. Crecimiento y edad del calamar (*Loligo gahi* Orbigny) de la región austral de Chile (Teuthoidea-Loliginidae). Investigaciones Pesqueras, 31:71-79.
- Arkhipkin, A. & N. Nekludova. 1993. Age, growth and maturation of the loliginid squids *Alloteuthis africana* and *A. subulata* on the west african shelf. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 3:949-961.



- Arkhipkin, A. 1995. Age, growth and maturation of the European squid *Loligo vulgaris* (Myopsida, Loliginidae) on the west Saharan shelf. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75:593-604.
- Arkhipkin, A.A., V.A. Bizikov & A. Verkhunov. 1996. Distribution and growth in juveniles of the squid *Berryteuthis magister* (Cephalopoda, Gonatidae) in the western Bering Sea. *Sarsia*, 83:45-54.
- 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. *Fisheries Oceanography*, 13(1):1-9.
- Badan-Dangon A., D.J. Koblinsky & T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta*, 8: 13-22.
- Barón, P.J. & M.E. Re. 2002. Reproductive cycle and population structure of *Loligo sanpaulensis* of the northeastern coast of Patagonia. *Bulletin of Marine Science*, 71(1):175-186.
- Barragán, V.J. 1977a. Estudio de la nutrición del calamar del Pacifico Colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10:1-7.
- Barragán, V.J. 1977b. Estudio de la maduración sexual del calamar del Pacifico Colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10:8-14.
- Barrientos, G. & A. García-Cubas. 1997. Distribución y abundancia de la familia Loliginidae (Mollusca:Cephalopoda) en aguas mexicanas del Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 47:12-139.

- Barrientos, M.G. 1985. Contribución al estudio biológico del calamar *Lolliguncula tydeus* en el Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 115 p.
- Barrientos, M.G. 1987. Aspectos biológicos del calamar *Lolliguncula tydeus* (Mollusca:Cephalopoda). En: III Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. (Eds.) Sociedad Mexicana de Malacología, 262-272.
- Bayliss, H.O. 1984. Lipid histochemistry. Department of Pathology, Guy's Hospital Medical School. Oxford University. Londres, Reino Unido.
- Berg, O., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes with reference to preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology*, 50: 263-273.
- Bidder, A.M., 1966. Feeding and digestion in Cephalopods. In: Wilbur, K. & C.M. Yonge (Eds.) Physiology of Mollusca, II. Academic Press, New York, 124 p.
- Boyle, P.R. & P. Rodhouse. 2005. Cephalopods: ecology and fisheries. Oxford, Blackwell Pub, 452 p.
- Boyle, P.R. & S. von Boletsky. 1996. Cephalopod populations: definitions and dynamics. In: Clarke, M.R. (Ed.) The Role of Cephalopods in the World's Oceans. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B*, 351(1343):985-1002 p.
- Briarty, L.G. 1975. Stereology methods for quantitative light and electron microscopy. *Science Progress*, 62:1-32.
- Brodziak, J.K.T. & W.K. Macy. 1996. Growth of the long-finned squid, *Loligo pealei*, in the northwest Atlantic. California Division Fishery Game. *Fisheries Bulletin*, 94:212-236.
- Brusca, R. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University Arizona Press. Tucson, Arizona, 153 p.

- Caddy, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? In: Jereb, P.S., Ragonese, S & S. von Boletsky (Eds.) Squid Age Determination Using Statoliths. Proceedings of the International Workshop held in the Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato (ITPPCNR). Mazara del Vallo, Italy, 9-14 October 1989. NTR-ITPP Special Publications, 1:53-66 p.
- Campana, S.E., M.C. Annand & J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124:131–138.
- Cardoso, F., J. Tarazona & C. Paredes. 1998. Aspectos biológicos del calamar patagónico *Loligo gahi* (Cephalopoda:Loliginidae) en Huarney, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 5(1):9-14.
- Carriguiry, J.D. & A. Sánchez. 1999. Sedimentation in the Colorado River delta and upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. *Marine Geology*, 158:125–145.
- Castellanos, Z.J.A. DE. 1967. Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis*. *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 14:5-35.
- Castillo, K., C.M. Ibáñez., J. Chong & C. González. 2007. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 en distintas zonas de pesca frente a Chile central durante el otoño de 2004. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42(2): 149–156.
- Ceriola, L. & G.D. Jackson. 2010. Growth, hatch size and maturation in a southern population of the loliginid squid *Loliolus noctiluca*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90: 755-767.
- Challier, L., G.J. Pierce & J.P. Robin. 2006. Spatial and temporal variation in age and growth in juvenile *Loligo forbesi* and relationships with recruitment in the English Channel and Scottish waters. *Journal of Sea Research*, 55(3):217-229.

- Chotiyaputta, C. 1997. Distribution, abundance, reproductive biology, age and growth of *Loligo chinensis* and *Loligo duvaucelii* in the western Gulf of Thailand. In: Hancock, D.A., D.C. Smith, A. Grant & J.P. Beumer (Eds.) Developing and sustaining world fisheries resources. The State of Science and Management, CSIRO. Collingwood, Australia. 614–619 p.
- Clarke, M.R. 1996. The role of cephalopods in the world's ocean. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B-351, 977-1112.
- Collins, M.A., G.M. Burnell & P.G. Rodhouse. 1995. Age and growth of the squid *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 75:605-620.
- CONAPESCA. 2009. Anuario Estadístico de Pesca. Base Web. [http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona\\_anuario\\_estadistico\\_de\\_pesca](http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca).
- Costa, P.A.S. & F.C. Fernandes. 1993. Reproductive cycle of *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda:Loliginidae) in the Cabo Frio region, Brazil. Marine Ecology-Progress Series, 101:91-97.
- Dawe, E.G., L.C. Hendrickson., E.B. Colbourne., K.F. Drinkwater & M.A. Showell. 2007. Ocean climate effects on the relative abundance of short-finned (*Illex illecebrosus*) and long-finned (*Loligo pealeii*) squid in the northwest Atlantic Ocean. Fisheries Oceanography, 16(4): 303-316.
- Díaz, J.M., N. Ardilla & A. García. 2000. Calamares y Pulpos (Mollusca:Cephalopoda) del Mar Caribe Colombiano. Biota. Colombiana, 1(2): 195-201.
- Emery, A.M., I.J. Wilson. S. Craig., P.R. Boyle & L.R. Noble. 2001a. Assignment of paternity groups without access to parental genotypes, multiple mating and developmental plasticity in squid. Molecular Ecology Resources, 10:1265–1278.

- Emery, A.M., L.R. Noble & P.R. Boyle. 2001b. Squid family values: multiple paternity of *Loligo forbesi* egg strings examined. Bulletin of Marine Science, 71, 1119 (poster abstract).
- Espinosa-Carreón, T.L. & J.E. Valdez-Holguín. 2007. Variabilidad interanual de clorofila en el Golfo de California. Ecological Applications, 6(1-2). 83-92
- FAO. 1997. FAO Yearbook of Fisheries Statistics for 1995. Rome, 80: 1-713.
- FAO-SMIAR. 1999. Perspectivas Alimentarias, 4:12 p.
- FAO. 2000. Fishstat Plus: Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. Fisheries Dep., Fishery Information, Data and Statistics Unit.
- FAO. 2003. Capture production 1950-2001. Available in Fishstat Plus (Universal Software for fishery statistical time series) version 2.30 <http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/fishplus.asp> and CD-ROM of March 2003 FAO, Rome.
- FAO Anuario. 2009. Estadísticas de pesca y acuicultura. 2007. Roma. 72 p.
- FAO. 2010. <http://www.fao.org/about/es/>
- Field, J.C., K. Baltz., A.J. Phillips & W.A. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 48:131–144.
- Fields, W. G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction, and life history of *Loligo opalescens* Berry. California Department of Fish and Game. Fisheries Bulletin, 131:1–108.
- Fischer, W., F. Krupp., W. Schneider., C. Sommer., K. Carpenter. & V.H. Niem, 1995. Guia FAO. Para La Identificación De Especies Para Los Fines De La Pesca. FAO, Pacífico centro-oriental, Roma, ISBN:0121797317: 1813 p.

- Flores, L.A. & D.E. Garland. 2002. Descripción de los estatolitos y relaciones morfométricas y gravimétricas en el calamar patagónico (*Loligo gahi*) (Cephalopoda: Loliginidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 37(1):15-24.
- Flores, M.S., M.R. V & E. Chirinos. 1997. Estadísticas de los desembarques de la pesquería marina peruana, 1995-1996. Instituto del Mar del Perú, 129:1-64.
- Forsythe, J.W. & R.T Hanlon. 1989. Growth of the Eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca: Cephalopoda). *Aquaculture Fish*, 20:1-4.
- Forsythe, J. W. & W.F. Van Heukelem. 1987. Growth. In: Boyle, P. R (Ed.) Cephalopod Life Cycles 2. Comparative Reviews, Academic Press, London. 135–156.
- Gasalla, M. A., A.R. Rodriguez & F.A. Postuma. 2009. Trophic role of *Loligo plei* based on feeding habits of specimens caught by inshore hand-jigs and shelf trawl fisheries in the South Brazil Bight. 51. In: CIAC Symposim Cephalopod International Advisory Council. Vigo, Spain. 97 p.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. New York, Academic Press, 416 p.
- Giese, A. C. & J. S. Pearse. 1974. Introduction: General Principles. In: Giese, A.C. & J.S. Pearse (Eds.) Reproduction of Marine Invertebrates. Academic Press. New York. 7:1-49.
- González, Á.F., J. Otero., G.J. Pierce & Á. Guerra. 2010. Age, growth, and mortality of *Loligo vulgaris* wild paralarvae: implications for understanding of the life cycle and longevity. *ICES Journal of Marine Science*, 67:1119–1127.
- Guerra, A. & G. Pérez-Gándaras. 1984. Larvas de Cefalópodos. *Investigación y Ciencia*, 89: 6-15.

- Guerra, A. 2006. Estrategia evolutiva de los cefalópodos. *Investigación y Ciencia*, 355:50–59.
- Hacunda, J.S., 1981. Trophic relationships among demersal fishes in coastal area of the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, 79: 775-788.
- Hanlon, R. & J. Messenger. 1996. *Cephalopod Behavior*. Cambridge University Press. Reino Unido, 232 p.
- Hatfield, E.M.C. 1991. Post-recruit growth of the Patagonian squid *Loligo gahi* (d'Orbigny). *Bulletin of Marine Science*, 49:349-361.
- Hatfield, E.M.C. 2000. Do some like it hot? Temperature as a possible determinant of variability in the growth of the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Fisheries Research*, 47:27–40.
- Hatfield, E.M.C., P.G. Rodhouse & J. Porebski. 1990. Demography and distribution of the Patagonian squid (*Loligo gahi* d'Orbigny) during the austral winter. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 46:306–312.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish: The egg stage. Washington Sea Grant, Washington, 78 p.
- Hernández-Vázquez, S. 1987. Pesquerías pelágicas y neríticas de la costa occidental de Baja California, México. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, 28:53-56.
- Hixon, R.F., R.T. Hanlon & W.H. Hulet. 1981. Growth and maximal size of the squid *Loligo pealei* in the northwest Gulf of México. *Journal Shell Fisheries Research*, 1(2):181-185.
- Houillon, C. 1978. Sexualidad. 3era ed. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 202 p.

- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17:411-429.
- Ibáñez, C.M. & K. Friedemann. 2010. Cannibalism in cephalopods. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20:123-136.
- Ibáñez, C.M., H. Arancibia & L.A. Cubillos. 2008. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D' Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S–40°S). *Helgoland Marine Research*, 62:331–338.
- ITIS. 2010. <http://www.itis.gov/> 24-Mayo-2010.
- Jackson G.D. & N.A. Moltschaniwskyj. 1999. Tests for precision in squid statolith age estimates of *Photololigo* (Cephalopoda: Loliginidae) off Queensland, Australia. *ICES Journal of Marine Science*, 56:221–227.
- Jackson G.D. & N.A. Moltschaniwskyj. 2001. Temporal variation in growth rates and reproductive parameters in the small near-shore tropical squid *Loliolus noctiluca*; is cooler better?. *Marine Ecology-Progress Series*, 218:167–177.
- Jackson G.D. 2004. Advanced in defining the life history of myopsid squids. *Journal of Marine Research*, 55:357–356.
- Jackson G.D., J.W. Forsythe., R.F. Hixon. & R.T. Hanlon. 1997. Age, growth, and maturation of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda:Loliginidae) in the north western Gulf of Mexico with a comparison of length–frequency versus statolith age analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54:2907-2919.
- Jackson, C.D. & J. Yeatman. 1996. Variation in size and age at maturity in *Photololigo* (Mollusca: Cephalopoda) from the northwest shelf of Australia. *Fishery Bulletin*, 94: 59-65.



- Jackson, G.D. & J.H. Choat. 1992. Growth in tropical cephalopods, an analysis based on statolith microstructures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49:218–228.
- Jackson, G.D. & M.L. Domeier. 2003. The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California. *Marine Biology*, 142:925–935.
- Jackson, G.D. 1994. Statolith age estimation of the loliginid squid *Loligo opalescens* (Mollusca: Cephalopoda) corroboration with culture data. *Bulletin of Marine Science*, 54:554-557.
- Jackson, G.D., R.A. Alford. & J.H. Choat. 2000. Can length frequency analysis be used to determine squid growth? An assessment of ELEFAN. *ICES Journal of Marine Science*, 57:948– 954.
- Jackson, G.D. & J.W. Forsythe. 2002. Statolith age validation and growth of *Loligo plei* (Cephalopoda:Loliginidae) in the north-west Gulf of Mexico during spring/summer. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82:677-678.
- Jameson, E.W.J. 1988. Vertebrate reproduction. Wiley Interscience, New York, 256 p.
- Jin, M. A., L. Bi-lin., Ch, Xin-jun., L. Hua.jie, L. Si-ling & C. J. 2009. Advances on using statolith to study age and growth of cephalopod. *Marine Fisheries.*, 31(3): 316-324.
- Jobling, M. & A. Breiby, 1986. The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores. *Sarsia*, 71:265-274.
- Karpov, K.A. & G.M. Cailliet. 1978. Feeding dynamics of *Loligo opalescens*. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, 169:45-65

- Lalli, C. M. & T.R. Parsons. 1997. Biological oceanography: an introduction. Library of Congress Cataloguing in Publication Data. 2<sup>nd</sup> ed, 314 p.
- Laptikhovskiy V.V. & A.I. Arkhipkin. 2001. Oogenesis in the squid *Loligo gahi* in the southeast shelf of the Falkland Islands. *Journal of Molluscan Studies*, 67:475-482 p.
- Laptikhovskiy, V., A. Salman., B. Onsoy & T. Katagan. 2002. Systematic position and reproduction of squid of the genus *Alloteuthis* (Cephalopoda: Loliginidae) in the eastern Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82:983–985
- Lender, T., R. Delavault. & A. Le-Moigne. 1982. *Diccionario de biología*. Ediciones Grijalbo, S.A. Barcelona, 203 p.
- Liao, C.H., C.L. Pierce & J.G. Larscheid. 2001. Empirical assessment of indices of prey importance in the diets of predacious fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130:583-591.
- Lipinski, M.R. 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 66:505-524.
- Lipinski, M., E. Dawe & Y Natsukari. 1991. Introduction to practical procedures of squid statoliths. A laboratory manual. In: P.Jereb *et al* (Eds.) Squid age determination using statoliths. NTR-ITPP, Italy Mazara del Vallo, 77-82.
- Lluch-Cota. S.E & J.P. Arias-Arechiga. 2000. Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: el caso del Golfo de California, 255-263. In: Lluch-Cota. D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz CIBNOR, CICIMAR, CONACYT (Eds.) Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano. La Paz, México.
- Macewicz, B.J., J.R. Hunter & N.C.H, Lo. 2003. Lifetime fecundity of the market squid, *Loligo opalescens*, with application to monitoring escapement Report of

the Working Group on Modern Approaches to Assess Maturity and Fecundity of Warm- and Cold-water Fish and Squids. *Fisken og Havet*, 79-85 p.

Mann, K.H. & J.R.N. Lazier. 1996. Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical Interactions in the Oceans. 2nd ed. Blackwell Science, 349 p.

Marinone, S.G., 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California: *Journal of Geophysical Research*, 108:1–27.

Marinone, S.G. & M.F. Lavín. 2003. Residual flux and mixing in the large islands region of the central Gulf of California. In: Velasco-Fuentes, O.U., *et al.* (Eds.) Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics: Países Bajos, Kluwer Academic Publisher, 213-236 p.

Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fisheries Research*, 54(1): 63-82.

Maxwell, M.R., W.K. Macy., S. Odate & R.T. Hanlon. 1998. Evidence for multiple spawning by squids (*Loligo pealei*) in captivity. *Biological Bulletin*, 195:225-226.

Mellink, E. & A.L. Romero-Saavedra. 2005. Dieta del lobo marino de California, *Zalophus californianus* (Lesson, 1828), en la Isla San Jorge, en el norte del Golfo de California, México, 1998-1999. *Ciencias Marinas*, 31:369-377.

Melo Y.C. & W.H.H. Sauer. 1998. Ovarian atresia in cephalopods. *South African Journal of Science*, 20:143–151.

Melo, Y.C. & W.H.H. Sauer. 1999. Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the coast of South Africa. *Marine Biology*, 135: 307-313.

- Melo, Y. & W.H.H. Sauer. 2007. Determining the daily spawning cycle of the chokka squid, *Loligo reynaudii* off the South African Coast. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17:247–257.
- Miller, D.J. & S.C. Jorgensen, 1973. Meristic characters of some marine fishes of the western Atlantic Ocean. California Department of Fish and Game, Fish Bulletin, 71(1): 301-312.
- Morales, E. 1988. Estrategias de ciclo de vida. *Ciencias*, 37-43
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expresión of growth in fishes: Recent trenes and further developments. In: Summerfelt, R.C. and G.E. Hall (Eds.) The age and growth fish. Ames, Iowa. 81-113 p.
- Morison, A.K., S.G. Robertson & D.G. Smith. 1998. An integrated system for production fish aging: image analysis and quality assurance. *North American Journal of Fisheries Management*, 18:587–598.
- Nagahama, Y. 1983. The funcional morphology of teleost gonads, 223-275. In: Hoar W.S., D.J. Randall & E.M. Donaldson (Eds.) Fish Physiology, Vol. IX; Parte A: Endocrine tissues and hormones. New York, Academic Press Inc. 483 p.
- Nevárez-Martínez, M.O., D. Lluch-Belda., M.A. Cisneros-Mata., J.P. Santos-Molina, M.A. Martínez-Zavala & S.E Lluch-Cota, 2001. Distribution and abundance of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California and their relation with the environment. *Progress in Oceanography*, 49: 565-580.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. In: Boyle, P.R. (Ed.) Cephalopod life cycle. Comparative reviews. Academic Press, London, Vol. II: 201–219.
- Ntola. B.P. 2010. Analysis of the chokka squid; *Loligo reynaudi* d`Orbigny, 1845; log-book data in South Africa. University of Tromsø, Tromsø, Norway 51 p.

- O'Dor, R.K. & M.L.Coelho. 1993. Big squid, big currents and big fisheries. In: Okutani. T., R. O'Dor & T. Kubodera (Eds.) The recent advances in cephalopod fishery biology. Tokai University Press, Tokyo, 385-396.
- Pauly. D. 1998. Why Squid, though not fish, may be better understood by pretending they are. In: Payne, A. I.L., M.R. Lipinski., M.R. Clarke. & M.A.C. Roeleveld. (Eds.) Cephalopod Biodiversity. South African Journal of Science, 20:47-58.
- Pecl, G. 2004. The in situ relationships between season of hatching, growth and condition in the southern calamary, *Sepioteuthis australis*. Marine and Freshwater Research, 55: 429-438.
- Perez J.A.A., D.C. De Aguiar & U.C. Oliveira U.C. 2002. Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazilian waters. Fisheries Research, 58 (3):267-279.
- Pierce, G.J., N. Bailey., Y. Stratoudakis & A. Newton. 1998. Distribution and abundance of the fished population of *Loligo forbesi* in Scottish waters: analysis of research cruise data. ICES Journal of Marine Science, 55:14-33.
- Pierce, G.J., P.R. Boyle., L.C. Hastie & L. Key. 1994. The life history of *Loligo forbesi* (Cephalopoda, Loliginidae) in Scottish waters. Fisheries Research, 21:17-41.
- Pineda, S.E., N.E. Brunetti & N.A. Scarlato. 1998. Calamares loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). In: Boschi, E.E. (Ed.) Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de Bivalvos y Equinodermos, 13-36 p.
- Pineda. S., D. Hernández & N. Brunetti. 1998. Statolith comparison of two south-west Atlantic loliginid squid: *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*. South African Journal of Science, 20: 347-354.

- Pinkas, L., M.S. Oliphant. & L.K. Iverson, 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters California Department of Fish and Game. Fish Bulletin, 152: 105 p.
- Quiñonez-Velázquez, C., M.O. Nevárez-Martínez & M.G. Gluyas-Millán, 2000. Growth and hatching dates of juvenile pacific sardine *Sardinops sagax* in the Gulf of California. Fisheries Research, 48: 99-106.
- Rocha, F. & A. Guerra. 1999. Age and growth of two sympatric squid *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi*, in Galician waters (north-west Spain). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 79:697–707.
- Rocha, F., A. Guerra & A.F. González. 2001. A review of the reproductive strategies in cephalopods. Biological Reviews, 76:291-304.
- Roden G.I & G.W. Groves. 1959. Recent Oceanographic Investigations in the Gulf of California. Journal Marine Research, 18: 10-35.
- Roden G.I & I. Emilson. 1979. Physical oceanography of the Gulf of California. In: Ayala-Castañares A., F.B. Phleger, R. Schwartzlose & A. Laguarda (Eds.) El Golfo de California. UNAM, 1-46.
- Rodrigues, A.R. & M.A. Gasalla. 2008. Spatial and temporal patterns in size and maturation of *Loligo plei* and *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda:Loliginidae) in southeastern Brazilian waters, between 23°S and 27°S. Scientia Marina, 72(4):631-643.
- Rodriguez-Jaramillo, C. M.A. Hurtado, E. Romero-Vivas, J.L. Ramírez, M. Manzano & E. Palacios. 2008. Gonadal development and histochemistry of the tropical oyster, *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) during an annual reproductive cycle. Journal of Shellfish Research, 27(5):1129-1141.

- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen. 1984. FAO Species Catalogue. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO., 125 vol III, 277 p.
- Rosas-Luis, R., C.A. Salinas-Zavala., V. Kochb, P. Del Monte-Luna & M.V. Morales-Zárate. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecological Modelling*, 218:149–161.
- Saborido, F. 2004. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso doutoramento do bienio 2002-2004. Universidad de Vigo. Inst. de Invest. Mar., Vigo, España. 71 p.
- Sanchez, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Scientia Marina*, 67(1):81-90.
- Sánchez-Cárdenas, R. 2007. Estrategia reproductiva de *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontidae) en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de Maestría Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN. La Paz, B.C.S, México. 82 p.
- Santos, R.A. & M. Haimovici, 2001. Cephalopods in the diet of marine mammals stranded or incidentally caught along southeastern and southern Brazil (21-34°S). *Fisheries Research*, 52: 99-112.
- Saout, C., Y.M. Paulet & A. Duinker. 1999. Histological study on the early stages of oogenesis in *Pecten maximits*: a new approach with quantitative semithin histology. Bergen, Norway, 12th Inter. Pectinid Workshop, 129-130 p.
- Sauer, W.H.H. & M.R. Lipinski. 1990. Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orb (Cephalopoda: Loliginidae). *South African Journal of Science*, 9:189–200.

- Sauer, W.H.H., M.J. Smale & M.R. Lipinski. 1992 The location of spawning grounds, spawning and schooling behaviour of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida ) off the eastern Cape coast, South Africa. *Marine Biology*, 114:97-107.
- Sauer, W.H.H., M.R. Lipinski & C. J. Augustyn. 2000. Tag recapture studies of the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* d'Orbigny, 1845 on inshore spawning grounds on the south-east coast of South Africa. *Fisheries Research*, 45:283-289.
- Sauer, W.H.H., Y.C. Melo & W. de Wet. 1999. Fecundity of the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* on the southeastern coast of South Africa. *Marine Biology*, 135: 315-319.
- Sheehan, D. & B.B. Hrapchak. 1980. Theory and practice of Histotechnology. 2nd ed. Ohio: Battelle Press, 481 p.
- Sims D.W., M.J. Genner., A.J.Southward & S.J. Hawkins. 2001. Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci., 268:2607-2611.
- Sokal. & Rohlf. 1981. Statistical tables. 2da ed. Wlt. Freeman and Company, 219 p.
- Soto-Mardones L., S.G. Marinone & A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencia y Mar*, 25:1–30.
- Sparre, P. & S.C. Venema. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I. Manual. FAO Doc. Tec. de Pesca, 306(1): 420 p.
- Squires, H. J. & J. H. Barragán. 1979. *Lolliguncula panamensis* from the Pacific coast of Colombia. *The Veliger*, 22(1):67-74.



- Staudinger, M.D. 2006. Seasonal and size-based predation on two species of squid by four fish predators on the northwest Atlantic continental shelf. *Fisheries Bulletin*, 104:605–615.
- Summers, W.C. 1983. *Loligo pealei*. In: P.R. Boyle (Ed.) Cephalopod life cycles. Species accounts Academic Press Inc Ltd, London, 1:115–142 p.
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke & S.V. Boletzky. 1992. “Larval” and juvenile cephalopods: A manual for their identification. *Smith. Contrib. Zool*, Washington, 282 p.
- Tirasin, M.E. & T. Jorgensen. 1999. An evaluation of the precision of diet description. *Marine Ecology-Progress Series*, 182: 243-252.
- Valdovinos-Jacobo, L.A. 2006. Edad, crecimiento y mortalidad de la sierra del Golfo Scomberomorus concolor (Lockington, 1879) en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN. La Paz, B.C.S, México. 60 p.
- Vaske, T.Jr. & G. Rincon. 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) nas águas oceânicas no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(3): 445-452.
- Vázquez-Figueroa, V.C.C., R. M. Prol-Ledesma., A. Sánchez., P. Dando., A. Camprubí., C.J. Robinson & G. Hiriart Le Bert. 2009. Batimetría y características hidrográficas (Mayo, 2007) en las Cuencas de Consag y Wagner, Norte del Golfo de California, México. *Boletín de la sociedad geológica mexicana*, 61(1):119-127.
- Vecchione, M. 1981. Aspects of the early life history of *Loligo pealei* (Cephalopoda:Myopsida). *Journal of Shellfish Research*, 1:171–180.
- Villanueva R. 2000. Effect of temperature on statolith growth of the European squid *Loligo vulgaris* during early life. *Marine Biology*, 136:449–460.

- Wang, K-Y., K-T. L & C-H. Liao. 2010. Age, growth and maturation of swordtip squid (*Photololigo edulis*) in the southern east china sea. *Journal of Marine Science and Technology*, 18(1):99-105.
- Wolff, C.A, 1984. Identification and estimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. National Oceanic and Atmospheric Administration. National Marine Fisheries Service, Technical Report. 17, 50 p.
- Wood, J.B & R.K. O'Dor. 2000. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Marine Biology*, 136:91-99.
- Wootton, R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction, 1-12. In: Potts, G.W. & R.J. Wootton. (Eds.) Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press, New York. 410 p.
- Yatsu, A. 1997. Resources of two Ommastrephid Squids, *Dosidicus gigas* and *Ommasthephes bartrami*, in the Pacific Ocean, during September 11-December 24. Japan.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 123 p.
- Zúñiga-Flores, M.S. 2004. Variación estacional e interanual de las tasas de captura de dorado (*Coryphaena hippurus*), en Cabo San Lucas B.C.S. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN. La Paz, B.C.S, México. 58 p.
- Zúñiga-Flores, M.S. 2009. Dinámica poblacional del dorado (*Coryphaena hippurus*) en Baja California Sur, México: implicaciones para su manejo. Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN. La Paz, B.C.S, México. 203 p.