



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CALAMAR
GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO DE
CALIFORNIA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

XCHEL AURORA PÉREZ PALAFOX

LA PAZ, BCS, 12 DE DICIEMBRE DE 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 25 del mes de Octubre del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas*
EN EL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

PÉREZ PALAFOX XCHEL AURORA
Apellido paterno materno nombre(s)

Con registro:

A	1	6	1	0	2	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

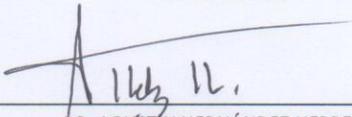
Directores de Tesis



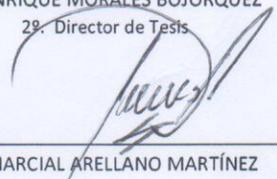
DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA
Director de Tesis



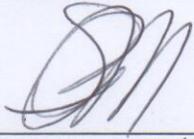
DR. ENRIQUE MORALES BOJÓRQUEZ
29. Director de Tesis



DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

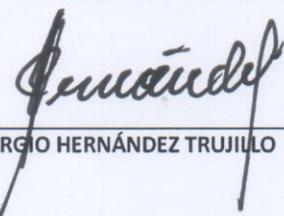


DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ



DRA. MARÍA DEL CARMEN RODRÍGUEZ JARAMILLO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 08 del mes de Noviembre del año 2019

El (la) que suscribe M en C. XCHEL AURORA PÉREZ PALAFOX Alumno (a) del Programa

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro A161023 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA Y DR. ENRIQUE MORALES BOJÓRQUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas*

EN EL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO"

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: xapp39@gmail.com - vicreshu@gmail.com - emorales@cibnor.mx

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

M en C. XCHEL AURORA PÉREZ PALAFOX

Nombre y firma del alumno

Dedicatoria

*A mi madre, Aurora Palafox León,
mi padre, Juan Manuel Pérez Guzmán
y mi hermano, Jairo León.*

Gracias mamá y papá, por su ejemplo de superación y de lucha por salir adelante, gracias por su apoyo y confianza en cada paso que doy, gracias por educarnos con amor. Gracias manito por siempre estar a mi lado, por tus consejos, por tu apoyo, por nuestras peleas y nuestras travesuras, gracias por ser el mejor hermano mayor que se pueda tener. Los amo, cerca y a la distancia, siempre están presentes.

¡Gracias a la vida!

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de muchas personas e instituciones a las cuales quiero expresar mi agradecimiento:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de la beca No. 290124 y al Programa Institucional de Formación de Investigadores del IPN (BEIFI).

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

Al Dr. Enrique Morales Bojórquez por darme la oportunidad de incorporarme a su equipo de trabajo y aceptar el reto de dirigir esta investigación. Gracias por confiar en mí, por su paciencia y por compartir sus conocimientos.

Al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona por apoyarme en todo momento y la guía constante durante mi formación académica, por sus consejos y comentarios que siempre fueron enriquecedores. Pero, sobre todo, gracias por la confianza y la amistad brindada.

A los integrantes de la comisión revisora: Dr. Agustín Hernández Herrera, Dr. Marcial Arellano Martínez y Dra. Carmen Rodríguez Jaramillo por su apoyo, comentarios y sugerencias que contribuyeron a fortalecer esta investigación y mi formación profesional.

A la Dra. Carmen Rodríguez Jaramillo por compartirme sus conocimientos sobre la “histología de tejidos” de manera amena e interesante, por sus buenas charlas y su amistad.

A todo el personal del CICIMAR, Magdalena Mendoza, Humberto Ceseña, Cesar Casas, Susy Cárdenas, Roberto Aguilera, Tere Barriga, Juanito y todas las personas que han apoyado y facilitado todos los tramites y asuntos relacionados con el posgrado.

A los amigos del equipo de trabajo Stock Assessment y + allá: Marlene, Toño, Genoveva, Sergio, José y Fanny por hacer más divertido aprender, por las discusiones enriquecedoras y los buenos ratos.

A mis amigos, que han compartido conmigo este camino, que me han apoyado en buenos y no tan buenos momentos, y que se ha convertido en parte de mi familia: Juan Ángel Payan, Marina Hiraes, José Alberto "Oso" y Carolina. A Fanny Larios que en poquito tiempo se convirtió en una buena amiga, gracias por tu apoyo sincero, por compartir experiencias y las buenas pláticas.

A los amigos que por una u otra situación no frecuento tanto pero que han sido parte importante en algún momento de este andar: Sarahi, Diana Treviño, Marcelino, Juan David, Gloria Ascencio, Héctor, Raúl, Iris gracias por las risas, por las horas de charlas, por los increíbles momentos vividos.

A la familia de Mar Libre que me ha permitido conocer otra cara de la ciencia, gracias por compartir su alegría, su entusiasmo, su entrega desinteresada, solo por nombrar algunos: Mariana, Pepe, Karla, Tania, Frida, Luis Vargas y Marta, Kátsica, Gaby González, Sofy, Pau y muchas otras personas que se han sumado al proyecto y ponen todo su cariño intentando volver este un planeta más sano.

A Dalí Araiza, Giovani Castillo y la familia Dalinesca, a Marce y Giyermo, a Humberto "Nito" Trasviña y Alexa, a Pablo Lizardi, a todos los buenos amigos que por mala memoria y cansancio no mencione, pero que han hecho los días y las noches divertidas, ¡se les quiere mucho!

To my Comitán family and especially Linda and Jim. Thank you so much for taking care of me, for making me feel loved and for your advice. I love you, you're Mom and Dad! And, to all the other members of the Comitán family - Steve and Rene, Fiona and Terry, Bob and Kathy, Warren and Jan Lee, Frankie and Kevin, Ruben y Olga - thank you guys for making me feel at home, for always believing in me, for all the funny moments you've shared with me! Thanks, too, to KC for being a good friend, for your patience and support and for sharing with me the love for scuba diving, theater, and other topics.

A toda mi familia, que me ha apoyado para seguir adelante, en especial a mis tías: Felipa, Rita, Olga y Adriana que desde siempre han sido super cariñosas, atentas y me han echado porras para continuar y alcanzar mis metas. ¡Las quiero mucho!

A Pablo Ahuja, gracias por tu enorme paciencia, por enseñarme que el amor no solo es un sentimiento, es una decisión que se toma todos los días, que se construye a base de confianza, de respeto, de empatía y muchas otras cosas. Gracias por soportarme cuando a veces ni yo podía, por abrazarme cuando más lo necesitaba y darme mi espacio cuando lo requería, gracias por mostrarme que podemos ser multifacéticos, que podemos aportar a la sociedad desde muchos ángulos, por permitirme ser parte de Mar Libre y aprender sobre la marcha a coordinar, a solicitar apoyos, a gestionar y organizar. Gracias por hacerme parte de tu monopolio de "Fests" y llevarme a conocer otro mundo. Gracias por hacerme reír y por tu risa franca, por los buenos y malos momentos, los cuales me han permitido crecer como persona, me han hecho valorarme y amarme aún más. Gracias por formar una familia conmigo, con el Dude y la Boxa, los cuales llenan de alegría y pelos nuestras vidas. ¡Te amo!

Derivado del ejercicio doctoral se desarrollaron los siguientes manuscritos:

Artículos como primer autor:

Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Urbe, A. Hernández-Herrera, O.U. Rodríguez-García & D.I. Arizmendi-Rodríguez. 2019. Evidence of iteroparity in jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 38: 149–62.

Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Urbe, A. Hernández-Herrera, D.I. Arizmendi-Rodríguez & O.U. Rodríguez-García. Spermatogenesis and gonadal development of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the northeastern Pacific Ocean. En preparación.

Pérez-Palafox, X.A., H. Aguirre-Villaseñor, E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Urbe, A. Hernández-Herrera & D.I. Arizmendi-Rodríguez. Size at sexual maturity of jumbo squid *Dosidicus gigas* based on multi-model inference approach. En preparación.

Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Urbe, A. Hernández-Herrera, D.I. Arizmendi-Rodríguez & H. Aguirre-Villaseñor. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in *Dosidicus gigas*. En preparación.

Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez & V.H. Cruz-Escalona. Sex ratio, proportions of maturity and length at sexual maturity of giant electric ray *Narcine entemedor* in its northernmost distribution. En preparación.

Artículos como coautor en otros tópicos:

Ehemann, N.R., X.A. Pérez-Palafox, P. Mora-Zamacona, M.I. Burgos-Vázquez, A.F. Navia, P.A. Mejía-Falla & V.H. Cruz-Escalona. 2017. Size-weight relationships of batoids captured by artisanal fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 1–4.

Ehemann, N.R., X.A. Pérez-Palafox, K. Pabón-Aldana, P.A. Mejía-Falla, A.F. Navia & V.H. Cruz-Escalona. 2017. Biological notes on the reef stingray, *Urobatis concentricus*, an endemic species of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 1–8.

Mora-Zamacona, P., F.N. Melo-Barrera, V.H. Cruz-Escalona, A.F. Navia, E. Morales-Bojórquez, X.A. Pérez-Palafox & P.A. Mejía-Falla. Growth modeling of the giant electric ray *Narcine entemedor* in the southern Gulf of California: analyzing the uncertainty of three data sets. En preparación.

Pabón-Aldana, K., F.N. Melo-Barrera, X.A. Pérez-Palafox, A.F. Navia, V.H. Cruz-Escalona & P.A. Mejía-Falla. Age and growth of Pacific Cownose ray *Rhinoptera steindachneri*: a species with intermediate growth and shorter lifespan than expected. En preparación.

Carmona, A., V.H. Cruz-Escalona, X.A. Pérez-Palafox, A.F. Navia & P.A. Mejía-Falla. Age and growth of the Diamond stingray *Hypanus dipterurus* in the southern Gulf of California. En preparación.

CONTENIDO

	Página
Lista de Figuras	iii
Lista de Tablas	vi
Resumen	viii
Abstract	x
1.- Introducción	1
2.- Antecedentes	4
3.- Justificación	12
4.- Hipótesis	13
5.- Objetivos	13
5.1.- Objetivo General	
5.2.- Objetivos Particulares	
6.- Material y Métodos	14
7.- Resultados	26
8.- Discusión	58
9.- Conclusiones	74
10.- Literatura Citada	76

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Región central del Golfo de California, la zona sombreada muestra la zona de recolección de muestras.	15
2	Distribución de frecuencias de talla de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> durante el periodo de estudio (2008 – 2009).	26
3	Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de <i>Dosidicus gigas</i> del Golfo de California. A–C: Estadio I, Previtelogénesis, D–F: Estadio II, Vitelogénesis. Oogonia (og), ovocito previtelogénico inicial (Pv1), ovocito previtelogénico intermedio (Pv2), ovocito previtelogénico final (Pv3), ovocito vitelogénico inicial (Vo1). Núcleo (n) y nucleolos (nc).	27
4	Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de <i>Dosidicus gigas</i> del Golfo de California. A-D: Estadio III, Postvitelogenesis: ovocito vitelogénico final (Vo2).	28
5	Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de <i>Dosidicus gigas</i> del Golfo de California. Estadio IV, desove y estadio V, postdesove: ovocito postvitelogénico (Pos), atresia (a) y folículo postovulatorio (Pof).	29
6	Proporción mensual de los diferentes estadios ováricos de <i>Dosidicus gigas</i> durante del periodo de estudio en el Golfo de California, México.	31
7	Variación en el diámetro del ovocito por subestadio: Og (oogonia), Pv1 (previtelogénico inicial), Pv2 (previtelogénico intermedio), Pv3 (previtelogénico final), Vo1 (vitelogénico inicial), Vo2 (vitelogénico final) y Pos (postvitelogénico). Se muestran los diámetros mínimos y máximos para cada tipo de ovocito.	32
8	Análisis multinomial de la distribución del diámetro de los ovocitos observados (barras) y estimados (líneas) para todos los ovocitos (FDWO) en cada estadio ovárico en <i>Dosidicus gigas</i> . Tamaño de muestra de los ovocitos: a) estadio I n=5925, b) estadio II n=151, c) estadio III n=121, d) estadio IV n=60, e) estadio V n=248.	33
9	Frecuencia acumulada de folículos postovulatorios por estadio ovárico a través de la estructura de longitud de manto de calamar gigante, <i>Dosidicus gigas</i> .	37

10	Evidencia de folículos postovulatorios (pof) encontrados en hembras de <i>Dosidicus gigas</i> en fase de reposo usando la tinción tricrómica de Masson. Hembras de calamar de 38 cm LM (A, B), 42 cm LM (C, D), y 69 cm LM (E, F) muestran folículos postovulatorios y ovocitos previtelogénicos indicando la recuperación del ovario. Los folículos postovulatorios están formados por células foliculares (fc) sostenidas por tejido conectivo constituido por fibras elásticas reticulares o colágenas, cuando se tiñen de azul indica que son fibras de colágeno (cf).	38
11	Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de hembras observadas (barras) y estimadas (líneas) para <i>Dosidicus gigas</i> durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).	41
12	Diferentes estadios de desarrollo de testículos de <i>Dosidicus gigas</i> . A y B) Estadio I, túbulos seminíferos (Tb) que contienen principalmente espermatogonias (Sg), células de Sertoli (Se), células de Leydig (Ldc) y pocos espermatocitos primarios (Sc1). C y D) Estadio II, espermatocitos primarios (Sc1), espermatocitos secundarios (Sc2) y algunas espermátidas (Sd) llenan la luz del túbulo. E, F, G, H) Estadio III, espermatozoides maduros (Sz) con acrosoma (Ac) y núcleo (n) formando la cabeza. Las colas eosinofílicas (t) están orientadas hacia la luz del túbulo. Tinción con hematoxilina-eosina.	43
13	Proporción por talla (a) y mensual (b) de los diferentes estadios testiculares de <i>Dosidicus gigas</i> a través del periodo de estudio en el Golfo de California, México.	45
14	Área de cobertura gonádica (ACG) analizada por la estructura de longitud de manto (a), por estadio de desarrollo testicular (b) y de manera mensual (c) de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California, México.	47
15	Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de machos observados (barras) y estimados (líneas) para <i>Dosidicus gigas</i> durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).	50
16	Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de ambos sexos observados (barras) y estimados (líneas) para <i>Dosidicus gigas</i> durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).	53
17	Índice gonadosomático estimado para hembras (a) y machos (b) de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> . Las barras indican los límites inferior y superior ($e < 0.05$).	54

18	Proporción de hembras de <i>Dosidicus gigas</i> a través del periodo de estudio en el Golfo de California, México.	55
19	Modelos de talla de madurez sexual de hembras de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California, México.	58

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Estimaciones de $L_{50\%}$ obtenidas de la literatura a lo largo de la zona de distribución de <i>Dosidicus gigas</i> en el Océano Pacífico oriental.	11
II	Descripción de los estadios de desarrollo ovárico en <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	30
III	Selección del número de grupos estimados utilizando una función de densidad multinomial basado en el AIC, aplicada al diámetro teórico de los ovocitos (μm) para cada estadio ovárico de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	35
IV	Parámetros y número de grupos estimados utilizando un análisis multinomial, aplicada al diámetro teórico de los ovocitos (μm) para cada estadio ovárico en <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	36
V	Selección basada en el AIC del número de grupos de talla anuales estimados utilizando una función de densidad multinomial aplicada a la distribución de frecuencia de longitudes de manto de hembras (LM, cm) de calamar gigante, <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	39
VI	Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de hembras de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	40
VII	Selección basada en el AIC del número de grupos de talla anuales estimados utilizando una función de densidad multinomial aplicada a la distribución de frecuencia LM (cm) de machos del calamar gigante, <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	48
VIII	Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de machos de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	49
IX	Selección basada en el AIC del número de grupos de talla estimadas utilizando una función de densidad multinomial	51

	aplicada a la distribución de frecuencia LM (cm) de ambos sexos de calamar gigante, <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	
X	Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	52
XI	Valores mensuales de χ^2 y de P para <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	56
XII	Valores de talla de madurez sexual e intervalos de confianza (en paréntesis) estimados para para <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California.	57
XIII	Estrategia reproductiva para especies de cefalópodos reclasificados de semélparos a desovadores múltiples o iteróparos.	64

RESUMEN

El calamar gigante *Dosidicus gigas* es una especie endémica del Océano Pacífico Oriental, la cual sostiene la pesquería de cefalópodos más grande del planeta. Para un manejo pesquero que permita la sostenibilidad del recurso, es básico comprender la biología reproductiva de la especie, porque de ello derivan estimaciones sobre la talla de madurez, época reproductiva e historia de vida. La aproximación metodológica a partir del uso de análisis histológicos, distribución de frecuencia de tallas y del diámetro de los ovocitos empleando una distribución multinomial, el área de cobertura gonádica empleada en los machos y el enfoque multimodelo para estimar la talla de madurez sexual no ha sido aplicada previamente en *D. gigas*; la fortaleza de este trabajo es la utilización de todos los análisis en su conjunto. Bajo este contexto, el objetivo del presente trabajo fue determinar los principales aspectos de la biología reproductiva del calamar gigante *D. gigas* en el Golfo de California. Para ello se realizaron análisis cualitativos y cuantitativos a individuos recolectados quincenalmente desde marzo de 2008 hasta noviembre de 2009 en Santa Rosalía, Baja California Sur, México. Las hembras presentaron un intervalo de tallas de 28 a 82 cm de longitud de manto (LM), mientras que para machos el rango de tallas fue de 30 a 78 cm LM. A partir del análisis multinomial de la distribución de frecuencias de LM, se observó la presencia de cuatro grupos de tallas (41.2, 48.5, 55.2 y 68.5 cm LM) en 2008, mientras que en 2009 se detectaron tres grupos (39.9, 47.8 y 53.9 cm LM). Para los machos, en 2008 se encontraron cuatro cohortes (43.4, 51, 56.8 y 67.5 cm LM) y en 2009, cinco grupos de talla (30.3, 38, 44, 50.7 y 68.4 cm LM); al realizar el análisis combinado de ambos sexos se observó la presencia de cuatro grupos en ambos años. El predominio de las hembras en la población influyó en el número estimado de cohortes, por lo que la estructura de tallas de los machos podría estar subestimada por la abundancia de las hembras. A partir del análisis histológico fue posible identificar cinco estadios de desarrollo ovárico: previtelogénesis, vitelogénesis, postvitelogénesis, desove y postdesove. El desarrollo asincrónico de los ovocitos quedó evidenciado por la presencia simultánea de siete tipos de ovocitos en diferentes subestadios de desarrollo y de múltiples cohortes de

ovocitos en cada estadio ovárico. La presencia de folículos postovulatorios a lo largo de la estructura de tallas y en hembras en recuperación/reposo sugirió que la estrategia reproductiva de *D. gigas* es la iteroparidad. En el caso de los machos, se identificaron tres estadios de desarrollo: inmaduros, en maduración y maduros. En el proceso de espermatogénesis se observaron espermatogonias, espermatocitos primarios, espermatocitos secundarios, espermátidas y espermatozoides. El área de cobertura gonádica en escala temporal presentó valores altos, tanto en los estadios de desarrollo, como en la estructura de tallas. Las proporciones altas de individuos maduros a lo largo del tiempo y en la estructura de la longitud del manto permiten asumir que los machos de calamar gigante tienen una capacidad reproductiva alta; asimismo, se observó actividad reproductiva continua durante todo el período de estudio. En el caso de las hembras, se identificaron dos picos reproductivos durante los meses del verano (mayo - junio y agosto – octubre). Lo anterior, permite señalar que el calamar gigante *D. gigas* en el Golfo de California desova dos veces, generando diferentes cohortes. La estimación de la talla de madurez sexual para *D. gigas* fue de 72 cm LM, para realizar la ponderación se utilizaron todos los modelos propuestos, estimando una \bar{L}_{50} de 72.9 cm LM. Los análisis cualitativos y cuantitativos utilizados de manera conjunta en este estudio permitieron determinar que el desove ocurre a lo largo de toda su estructura de tallas, desde los 30 cm hasta los 82 cm LM, por lo que las hembras pueden desovar en múltiples ocasiones a lo largo de su vida. Asimismo, la actividad reproductiva de los machos ocurre a largo de todo el año.

ABSTRACT

The jumbo squid *Dosidicus gigas* is an endemic species in the eastern Pacific Ocean and has supported the largest cephalopod fishery on the planet. For jumbo squid fishery management is essential to understand the reproductive biology of the species, because this knowledge is crucial to estimate size of maturity, spawning period and life history. The methodological approximation based on the use of histological analysis, the frequency distributions of sizes and the diameter frequency distributions of oocytes using a multinomial distribution, the gonadal coverage area in males, and the multi-model inference used to estimate the length at maturity have never applied to *D. gigas*; the strength of this study is jointly to analyze all them. Under this context, the objective of the present work was to determine the main aspects of the reproductive biology of the jumbo squid *D. gigas* in the Gulf of California. For that, different quantitative and qualitative analysis of reproductive performance were used; biological data were collected fortnightly from March 2008 to November 2009 in off the coast of Santa Rosalia, Baja California Sur, Mexico. The females had a size range of 28 to 82 cm in mantle length (ML), for males the size range was 30 to 78 cm ML. The multinomial density function applied to the ML frequency data of females showed four cohorts (with mean MLs of 41.2, 48.5, 55.2, and 68.5 cm), during 2009, only three ML groups were observed (mean MLs 39.9, 47.8, and 53.9 cm). For males, during 2008 four mantle length groups (43.4, 51.0, 56.8, and 67.5 cm) were shown, in 2009 five mantle length groups (30.3, 38.0, 44.0, 50.7 and 68.4 cm) were observed. When performing the combined analysis of both sexes, the presence of four groups was observed in both years. The dominance of squid females influences on the number of mantle length classes estimated; therefore, the size structure of squid males could be underestimating by the abundance of squid females. The histological analyses showed five stages of development: previtellogenesis, vitellogenesis, postvitellogenesis, spawning, and postspawning. The asynchrony development was evidenced with the simultaneous presence of seven types of oocytes at different substages of development and by the presence of multiple cohorts of oocytes in each ovarian stage. The presence of

postovulatory follicles in individuals throughout the mantle length structure and in resting females indicates that the reproductive strategy of *D. gigas* is iteroparity. In males, were identify three stages of development, including immature, maturing and mature; in the spermatogenesis process were observed spermatogonia, primary spermatocytes, secondary spermatocytes, spermatids and spermatozoa. The high values of the gonadal coverage area on a temporal scale, by development stage and in the size structure, the high proportions of mature individuals over the time and in the structure of the mantle length suggest that male of jumbo squid present a high reproductive capacity; furthermore, continuous reproductive activity was observed throughout the study period. The results in this study indicated that females have two reproductive peaks during the summer months (May - June and August – October); thus, *D. gigas* in the Gulf of California spawns two times, generating different numbers of cohorts. The size at sexual maturity for *D. gigas* was estimated at 72 cm ML, to carry out the averaging, all models were used, estimating an \bar{L}_{50} of 72.9 cm ML. The qualitative and quantitative analyzes used jointly in this study allowed us to determine that spawning occurs throughout its size structure, from 30 to 82 cm LM, so females can spawn multiple times during its life, whilst the reproductive activity of males was observed throughout the year.

1. INTRODUCCIÓN

El calamar gigante *Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835 es el representante más grande de la familia Ommastrephidae. Es un cefalópodo oceánico, el cual puede alcanzar tallas de hasta 1.2 m de longitud de manto, 65 kg de peso y una esperanza de vida de 1.4 años (Rosa *et al.*, 2013; Zepeda-Benitez *et al.*, 2014). El calamar gigante se distribuye desde la superficie (principalmente en la noche) hasta más de 400 m de profundidad durante el día (Gilly *et al.*, 2006). Esta especie es endémica del Pacífico oriental (PO), cuya distribución abarca desde Alaska hasta Chile (Zeidberg & Robison, 2007) presentando las mayores abundancias en las zonas de la corriente de California y la Corriente de Humboldt (Nigmatullin *et al.*, 2001).

La estructura poblacional del calamar gigante es compleja, un patrón general basado en la distribución de tallas (longitudes de manto) a lo largo de su gradiente latitudinal fue propuesto por Nigmatullin *et al.* (2001), quienes clasificaron los calamares en tres grupos: pequeños, medianos y grandes; sin embargo, diferentes estudios realizados en aguas ecuatorianas, peruanas y mexicanas han reportado entre una y hasta seis cohortes, con diferentes estructuras de tallas en cada región (Keyl *et al.*, 2011; Velázquez-Abunader *et al.*, 2012; Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b). La estructura de edad también presenta diferencias de acuerdo al gradiente latitudinal, encontrando a los individuos más viejos en México (450 días) y Perú (354 días), mientras que los individuos más jóvenes se han localizado en Costa Rica (289 días) (Argüelles *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2013; Zepeda-Benitez *et al.*, 2014).

Esta especie es un importante recurso pesquero en Latino América, desde Chile hasta México, siendo las aguas peruanas la principal zona de captura (Tafur *et al.*, 2010; Ibáñez *et al.*, 2015; Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016a). En la región central del Golfo de California, el calamar gigante presenta abundancias considerables, lo cual facilitó su explotación como recurso pesquero en 1975 y, a partir de 1995 se constituyó su pesquería en el Pacífico mexicano de manera permanente, concentrando sus flotas en dos

puntos: Guaymas, Sonora y Santa Rosalía, BCS. Las capturas de dichas flotas varió estacionalmente dependiendo de la disponibilidad del recurso, es así que en BCS se pescó durante primavera y verano y en Sonora, durante otoño e invierno (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001; Morales-Bojórquez & Nevárez-Martínez, 2010). Los registros de desembarques de la pesquería de calamar mostraron que las capturas más altas se registraron durante 1996 y 1997, seguidas de una marcada caída durante 1998 y 1999, y una posterior recuperación en los desembarques en el 2000 (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001; Nevárez-Martínez *et al.*, 2006); nuevamente, en 2010 se registró un descenso en las capturas. A pesar de la abundancia errática del calamar gigante, los volúmenes de captura se mantuvieron dentro de los primeros lugares de producción a nivel nacional (CONAPESCA, 2013).

Dada la importancia comercial del calamar gigante, se han desarrollado diversos estudios a lo largo de su distribución sobre la edad y el crecimiento individual (Argüelles *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2011, 2013; Liu *et al.*, 2013; Zepeda-Benitez *et al.*, 2014) y sobre la dinámica poblacional analizada a través de su abundancia y distribución (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000; Gilly *et al.*, 2006; Bazzino *et al.*, 2007). En aspectos reproductivos, la mayoría de los estudios se han enfocado en las hembras, sin embargo, en todos ellos se ha asumido que es una especie semélpara (con un único evento reproductivo antes de morir) sin evidencias histológicas que soporten dicha condición (Nigmatullin *et al.*, 2001; Nigmatullin & Markaida, 2009; Hoving *et al.*, 2013). En machos, solo existen algunas descripciones macroscópicas, recientemente se realizó una validación de la escala de madurez morfocromática a través de preparaciones histológicas (Michel *et al.*, 1986; Perea *et al.*, 2018).

Por otro lado, se han realizado evaluaciones del stock y a partir de sus resultados, se estableció un escape proporcional del 40% como estrategia de manejo, la cual ha sido utilizada para la administración de la pesquería desde 1996 (Hernández-Herrera *et al.*, 1998; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001a, 2001b). El escape proporcional se define como el número

de reproductores vivos al final de la temporada de pesca como una fracción de los individuos que hubieran sobrevivido sin pesca (Barton, 2002), esta estrategia ha sido considerada apropiada para especies semélparas o de vida corta. Para establecer el punto de referencia biológico constituido por el escape proporcional constante, es necesario realizar estimaciones del tamaño poblacional y para ello, el método que se ha utilizado es el de extracción sucesiva (Rosenberg *et al.*, 1990); el supuesto básico de este método es que la población sujeta a explotación está constituida por una sola cohorte que va disminuyendo en función del tiempo. No obstante, diferentes estudios realizados en el Golfo de California han reportado la presencia de entre tres y cinco cohortes (Ehrhardt *et al.*, 1983; Velázquez-Abunader *et al.*, 2012). De este modo, la presencia de múltiples cohortes en la población es una consecuencia de diferentes eventos de desove (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001; Díaz-Uribe *et al.*, 2006; Pérez-Palafox *et al.*, 2019).

Las discrepancias en el número de cohortes, así como una descripción incorrecta de la estrategia reproductiva ha provocado que la dinámica poblacional y los modelos de evaluación del stock, así como las estrategias de manejo sugeridas, estén equivocadas. Por lo anterior, diversos autores han subrayado la necesidad de determinar con precisión la estrategia reproductiva del calamar gigante, así como establecer el ciclo reproductivo de machos y hembras (Martínez-Aguilar *et al.*, 2004). Es necesario también, generar conocimiento sobre parámetros tales como la talla de madurez sexual y la relación talla-peso, ya que, a partir de ellos, es posible realizar evaluaciones pesqueras más precisas, las cuales son indispensable para el manejo de un recurso explotado, asegurando su sostenibilidad.

2. ANTECEDENTES

Estrategias reproductivas: Semelparidad – Iteroparidad

La historia de vida describe los patrones de crecimiento, maduración, reproducción y longevidad de una especie, y se concentra en intercambios entre aspectos demográficos (que tan rápido crece una población, así como el tiempo de generación) y rasgos reproductivos (limitaciones fisiológicas en fecundidad y comportamientos como cuidado parental). Los principales rasgos de historia de vida son: talla al eclosionar, patrón de crecimiento, edad y talla de madurez, número, talla y sexo de la descendencia, frecuencia reproductiva, tasas de mortalidad específicas de talla y edad, y longevidad (Stearns, 2000). El estudio de las historias de vida presta especial atención a la manera en que los procesos de adaptación y diversas limitantes interactúan, produciendo adecuaciones que llevan al máximo la probabilidad de sobrevivencia y descendencia de aquellos organismos que emplean estrategias exitosas (Stearns, 2000). Los rasgos reproductivos (o tácticas) que presentan todos los individuos de una misma especie definidos por su historia evolutiva constituyen su estrategia reproductiva (McNamara & Houston, 1996). Wootton (1984) definió estas tácticas como variaciones poblacionales en el patrón reproductivo típico en respuesta a las fluctuaciones ambientales, estas tácticas incluyen los procesos de regulación y compensación, la combinación de dichos rasgos aumenta las probabilidades del éxito reproductivo (Roff, 1981; Murua & Saborido-Rey, 2003; Wootton & Smith, 2015). Hanlon y Messenger (1996) identificaron y clasificaron las tácticas reproductivas en cuatro grupos: 1) selección intrasexual (competencia entre los machos por el apareamiento), 2) selección intersexual (elección de la hembra respecto a la ornamentación del macho), 3) apareamiento (competencia entre espermias) y 4) el patrón de desove (semélparo o iteróparo).

El termino semelparidad proviene del latín *semel* una vez y *pario* parir (Bonnet, 2011). Las especies con genotipo semélparo tienen una fecundidad alta en un único evento

reproductivo, dedicando todos sus recursos fisiológicos a la reproducción y posteriormente, mueren (Cole, 1954; Young, 1981). Por lo tanto, las especies con esta estrategia reproductiva están programadas genéticamente con una degeneración irreversible posterior a la reproducción (Crespi & Teo, 2002). En contraste, el patrón de desove iteróparo se define por repetidos episodios reproductivos a lo largo de la vida de un organismo (Hughes, 2017). Especies con genotipo iteróparo deben dividir sus recursos fisiológicos entre la reproducción, el crecimiento somático y el mantenimiento; por lo tanto, este genotipo tiene cierta probabilidad de sobrevivir para reproducirse nuevamente (Young, 1981). Después de que la primera reproducción se haya producido en organismos iteróparos, nuevos eventos reproductivos pueden repetirse en varios intervalos (por ejemplo, estacional, semestral, anual) (Cole, 1954). Si bien las hembras de especies iteróparas pueden reproducirse más de una vez, varios factores, como condiciones ambientales desfavorables que afectan la condición fisiológica de los individuos, la disponibilidad de alimento y la alta densidad poblacional, podrían influir en la reabsorción de ovocitos y omitirse el desove (Rideout *et al.*, 2005; Rideout & Tomkiewicz, 2011; Sieiro *et al.*, 2016). Por otra parte, el modelo de alternancia de generaciones sostiene que la tasa de crecimiento y longevidad de los organismos está influenciada por la temperatura del agua al momento en que los individuos eclosionan; en algunas especies de calamares como *Sepioteuthis lessoniana* y *Loligo gahi* se ha señalado que temperaturas ambiente más altas inducen un crecimiento más rápido, tamaños más pequeños (debido a una maduración más temprana) y gónadas más pequeñas, mientras que temperaturas bajas favorecen un crecimiento más lento, tamaños más grandes, mayor longevidad y gónadas más grandes (Hatfield, 2000; Jackson & Moltschaniwskyj, 2002). En *D. gigas*, Arkhipkin *et al.* (2015) sugirieron que una alta temperatura superficial del mar provoca un ciclo de vida más corto (de aproximadamente 1 año), mientras que, a bajas temperaturas, el ciclo de vida es más largo (mayor a un año o 2), sin embargo, basan sus conclusiones en una débil correlación lineal.

De manera generalizada, los cefalópodos han sido considerados como especies semélparas (Arnold, 1984; Rodhouse, 1998; Boyle & Rodhouse, 2005). Esta estrategia reproductiva ha sido atribuida indebidamente a *D. gigas* sin evidencias histológicas rigurosas (Nigmatullin *et al.*, 2001; Nigmatullin & Markaida, 2009; Hoving *et al.*, 2013). No obstante, se han encontrado evidencias del desove de más de un grupo (“batch”) de huevos en el ciclo de vida de varias especies de cefalópodos, tal es el caso de *Nautilus spp.*, *Idiosepius pygmaeus*, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Lolliguncula panamensis*, lo que indica la diversidad reproductiva dentro de este grupo (Saunders, 1984; Harman *et al.*, 1989; Lewis & Choat, 1993; Arizmendi-Rodríguez *et al.*, 2012). Por otro lado, especies semélparas de otros taxones, como el capelín (*Mallotus villosus*) y la araña cangrejo (*Lysiteles coronatus*) pueden presentar una iteroparidad facultativa; además, muchos cefalópodos, aunque son considerados semélparos, exhiben una senescencia post reproductiva muy larga, con algunos individuos capaces de un segundo episodio de reproducción (Hughes & Simons, 2014). Existen algunos estudios en cefalópodos en los cuales se ha señalado a la iteroparidad como estrategia reproductiva, en *Vampyroteuthis infernalis* la evidencia se basó en la presencia de folículos postovulatorios en los ovarios de hembras adultas, lo cual es indicio de un desove previo (Hoving *et al.*, 2015). Para *Graneledone boreopacifica* y *Loligo vulgaris reynaudii*, la evidencia se apoyó en el análisis histológico y de frecuencia del diámetro de ovocitos (Melo & Sauer, 1999; Bello, 2006). De manera similar, a partir de una descripción histológica se mostró la prevalencia de atresia en *Octopus vulgaris*, además se determinó que el desarrollo ovárico es asincrónico, mientras que, durante el desove, la ovulación es sincrónica (Sieiro *et al.*, 2016). Por otro lado, en individuos de *O. chierchiai* mantenidos en condiciones de laboratorio, la iteroparidad se evidenció cuando las hembras copularon al menos tres veces mientras estaban cautivas (Rodaniche, 1984).

En el calamar gigante *D. gigas* se han realizado diversos estudios referentes a aspectos reproductivos, se ha documentado que es una especie dioica, en la cual no se observa un marcado dimorfismo sexual (Nesis, 1983). De igual forma se le ha descrito como una especie con una fecundidad elevada con más de 32 millones de huevos por hembra

madura, y que el desarrollo de sus ovocitos es asincrónico (Nigmatullin & Markaida, 2009). En cuanto a su estrategia reproductiva, diversos autores la consideran como una especie semélpara, esta característica ha sido atribuida sin evidencia histológica, sino como una generalidad para la familia Ommastrephidae (Nigmatullin *et al.*, 2001; Nigmatullin & Markaida, 2009; Hoving *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2013). No obstante, Hernández-Muñoz *et al.* (2016) y Pérez-Palafox *et al.* (2019) observaron atresias y folículos postovulatorios en diferentes estadios ováricos, incluyendo hembras en estadio de reposo, así como múltiples cohortes dentro de la población, lo cual sugiere que la estrategia reproductiva de *D. gigas* es la iteroparidad.

Biología reproductiva de machos

El conocimiento sobre el ciclo reproductivo de machos de *D. gigas* es escaso, existen solamente algunas descripciones macroscópicas y clasificaciones realizadas de manera arbitraria (Ehrhardt *et al.*, 1983, 1986; Nesis, 1983); de igual modo, las descripciones histológicas sobre su desarrollo gonadal son limitadas (Michel *et al.*, 1986; Perea *et al.*, 2018). De manera general, la morfología del sistema reproductor de los machos de cefalópodos consiste en un único testículo conectado a los vasos deferentes, los cuales transfieren los espermatozoides maduros al órgano espermatofórico, en el cual los espermatozoides son empaquetados en espermatóforos y almacenados en el saco de Needham (Boyle & Rodhouse, 2005). Durante el apareamiento, los espermatóforos son transferidos a la hembra por el hectocótilo, un brazo modificado específicamente para esta función (Nesis, 1996; Boyle & Rodhouse, 2005). De acuerdo con Miura y Miura (2003), la maduración de los gametos masculinos se da en la espermatogénesis, este es un proceso de desarrollo que involucra la proliferación mitótica de las espermatogonias, las cuales atraviesan por dos divisiones meióticas y posteriormente, por la espermiogénesis, un proceso durante el cual las espermátidas haploides se desarrollan en espermatozoides; estos a su vez pasan por un proceso de maduración, en el cual obtienen la habilidad para fertilizar los huevos.

La anatomía del sistema reproductor y la estructura de los espermatóforos ha sido descrita en varias especies de cefalópodos, tales como *L. pealeii*, *S. lessoniana*, *Architeuthis* sp., *V. infernalis*, *Histioteuthis miranda*, *Idiosepius paradoxus*, *O. minor* y *O. ocellatus*, sin embargo, el objetivo de estos estudios ha sido con fines taxonómicos y para describir relaciones filogenéticas entre especies (Austin *et al.*, 1964; Healy, 1989; Emam & Aly, 2000; Hoving *et al.*, 2004, 2010; Yang *et al.*, 2011; Sato *et al.*, 2014; Qian *et al.*, 2016). En contraste, los estudios enfocados en describir los cambios en el testículo durante el desarrollo sexual son escasos, resaltando las descripciones realizadas para *L. vulgaris reynaudii* (Sauer & Lipinski, 1990) y *O. hubbsorum* (Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015).

Talla de madurez sexual

La talla en la que cierta fracción de la población alcanza la madurez sexual es uno de los rasgos poblacionales más importantes en la historia de vida de una especie (Chen & Paloheimo, 1994; Roa *et al.*, 1999); además, el parámetro derivado es relevante en análisis demográficos. De igual forma, es importante en el establecimiento de algunas medidas de manejo pesquero, por ejemplo, establecer tallas mínimas de captura (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.*, 2013; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014). El proceso de maduración supone cambios programados a nivel genético que se presentan a lo largo de la vida de un individuo. Arkhipkin (1992) señala que el desarrollo del sistema reproductor en cefalópodos se lleva a cabo en cinco etapas: 1) juvenil, 2) maduración fisiológica, 3) madurez fisiológica, 4) maduración funcional y 5) madurez funcional. De esta forma, el sistema reproductor experimenta las primeras tres fases solo una vez; las fases cuatro y cinco se presentan solo una vez en organismos semélparos y en iteróparos, repetidas veces (Arkhipkin, 1992). Sin embargo, por diversas razones, no todos los individuos de la población son funcionalmente maduros durante la temporada reproductiva y no participan activamente en los eventos de desove. Este fenómeno es conocido como omisión del desove (Rideout *et al.*, 2005; Rideout & Tomkiewicz, 2011).

La omisión del desove puede ser determinada cualitativamente por la apariencia externa de las gónadas, el tamaño de los ovarios con respecto al resto del cuerpo y por análisis histológicos (Rideout *et al.*, 2005). Para estimar cuantitativamente el porcentaje de hembras maduras que contribuyen a la reproducción en una población considerando la ocurrencia de omisión al desove, es necesario contar con información sobre dos aspectos: 1) la proporción observada de hembras fisiológicamente maduras, es decir, organismos capaces de producir gametos viables; y 2) la proporción de estas hembras que realmente están aportando huevos en un momento dado (Restrepo & Watson, 1991). En este sentido, la función sigmoide es el modelo más utilizado para representar la relación entre la talla y la madurez sexual (Chen & Paloheimo, 1994; Roa *et al.*, 1999; Walker, 2005). En las diferentes formulaciones de la función sigmoide, el parámetro que representa la proporción máxima que pueden alcanzar los individuos maduros siempre toma el valor de 1, esto es debido a que se supone que todos los individuos participan en los eventos reproductivos después de cierta talla (Lysack, 1980; Schnute & Richards, 1990; Brouwer & Griffiths, 2005; Walker, 2005). No obstante, aquellas hembras que presenten desove omitido durante la temporada reproductiva, modificarán dicha proporción; por lo tanto, la asíntota de la curva y el valor del parámetro que denota la verdadera proporción de madurez diferirá de 1 (Restrepo & Watson, 1991; García-Borbón *et al.*, 2018).

Existen diversos modelos para estimar la talla en la cual el 50% de los organismos están maduros y participando activamente en la reproducción ($L_{50\%}$), por ejemplo: los modelos de Gompertz (1825), Chen y Paloheimo (1994), Turner *et al.* (2002) y recientemente Brouwer y Griffiths (2005). No obstante, en la mayoría de los análisis donde se estima la $L_{50\%}$, el criterio de selección es arbitrario (Flores *et al.*, 2010; Oviedo-Pérez *et al.*, 2014), por lo tanto, la estimación de la $L_{50\%}$, de los parámetros y la precisión de los mismos, se basan únicamente en un solo modelo. Como una alternativa para obtener una estimación más robusta, la selección basada en la teoría de la información permite confrontar diferentes modelos, evaluando el soporte relativo de los datos observados con respecto a cada modelo (Morales-Bojórquez *et al.*, 2014). Los estudios en biología

reproductiva que utilizan la inferencia multimodelo para estimar $L_{50\%}$ son escasos; dentro de estos destacan los realizados en atún patudo *Thunnus obesus* (Zhu *et al.*, 2011), en la sardina crinuda *Opistonema libertate* (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014), en el tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* (Oviedo-Pérez *et al.*, 2014) y en el ostión de roca *Striostrea prismática* (Hernández-Covarrubias *et al.*, 2013). En cefalópodos este criterio nunca se ha aplicado.

En calamar gigante se han realizado diversos estudios para estimar la talla de madurez sexual empleando únicamente un modelo para su evaluación, encontrando variaciones considerables dependiendo la zona de distribución. En aguas peruanas, *D. gigas* alcanza la madurez sexual a los 54 cm de longitud de manto (Liu *et al.*, 2013). En Ecuador, la talla de madurez sexual es alcanzada por calamares de 32 cm de longitud de manto (Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b). En el Pacífico mexicano, y particularmente en el Golfo de California, el calamar gigante alcanza la madurez de los 40 a los 75 cm de longitud de manto (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001; Markaida *et al.*, 2004; Díaz-Uribe *et al.*, 2006; Markaida, 2006; Bazzino *et al.*, 2007). En la tabla I, se pueden observar detalladamente aspectos relacionados con el origen de los datos utilizados para estas estimaciones.

Tabla I: Estimaciones de $L_{50\%}$ obtenidas de la literatura a lo largo de la zona de distribución de *Dosidicus gigas* en el Océano Pacífico oriental.

País	L_{50} estimada (cm)	Escala de madurez	Tipo de datos	Observaciones	Referencia
Ecuador	32.41 (30.95 – 33.86)	Morfocromática	Frecuencia relativa acumulada	2013	(Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b)
	35.54 (34.55-36.53)			2014	
Perú	54.4	Morfocromática	NE	Invierno/primavera	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
	55.2			Verano/otoño	
México	75 (65.3-87.5)	Morfocromática	Frecuencia relativa acumulada	Grupo de talla grande	(Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001)
	40 (32.3-46.6)			Grupo de talla mediano	
	59 (50.4-61.8)			Grupo de talla combinados	
	72	Morfocromática	NE		(Martínez-Aguilar <i>et al.</i> , 2004)
	37.1 (32.3-44.5)	Morfocromática	Frecuencia relativa acumulada	Grupo de talla mediano	(Markaida <i>et al.</i> , 2004)
	55.7 (30.5-69.3)			Grupo de talla grande	
	67 (49.1-74.6)			Estadio de madurez II	
	71 (50.4-81)			Estadio de madurez III	
	74.4 (67-87.5)			Estadio de madurez IV	
	73.1 (59.1-87.5)			Estadio de madurez V	
	38 (24.7-42.7)	Morfocromática	NE	may-99 ago-99	(Markaida, 2006)
74	Histología	NE		(Díaz-Uribe <i>et al.</i> , 2006)	
77	Morfocromática	NE	2003	(Bazzino <i>et al.</i> , 2007)	
69			2004		

NE – No Especificado

3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que el calamar gigante *Dosidicus gigas* es un importante recurso pesquero a nivel nacional (CONAPESCA, 2013), el conocimiento sobre la dinámica reproductiva está basado en información dependiente de la actividad pesquera, por lo que su cobertura espacial y temporal es limitada. Adicionalmente, la estrategia de manejo está basada en un método que contempla la existencia de una sola cohorte (Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Aunado a esto, la existencia de una fuerte variabilidad interanual en la estructura poblacional y en su abundancia ha provocado que los volúmenes de captura sean erráticos (Bazzino *et al.*, 2007). Este y otros factores han generado que la evaluación del stock y el manejo de esta pesquería no sea asociada a incertidumbre. Por estas razones, se hace evidente la necesidad de utilizar otras técnicas tales como observaciones histológicas y análisis cuantitativos que permitan revisar y determinar el ciclo de vida del calamar gigante y los posibles efectos de la estrategia reproductiva en la talla de madurez sexual. Como resultado, será posible considerar las limitaciones asociadas al entendimiento de una especie que se asume con ciclo de vida semélparo, lo que contribuirá a tener evaluaciones más precisas y que permitan establecer estrategias de manejo que contemplen la existencia de múltiples cohortes en la pesquería del calamar gigante en el Golfo de California.

4. HIPÓTESIS

La presencia de múltiples cohortes en la población podría indicar distintos eventos de desove y fertilización dentro del Golfo de California; de igual forma, el desarrollo ovárico asincrónico y la existencia de folículos postovulatorios en distintos estadios de desarrollo, incluyendo hembras en reposo, podrían indicar que *D. gigas* presenta un patrón de desove múltiple en diferentes temporadas reproductivas, de tal manera que la estrategia reproductiva podría ser la iteroparidad.

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar los principales aspectos de la biología reproductiva del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir los estadios de desarrollo ovárico y los subestadios de los ovocitos.
- Identificar la presencia de folículos postovulatorios y atresias en hembras en reposo o recuperación.
- Identificar la estrategia reproductiva de las hembras de calamar gigante.
- Establecer la temporada reproductiva de hembras y machos de calamar gigante.
- Estimar la talla de madurez sexual de hembras.
- Describir los estadios de desarrollo en la espermatogénesis.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta de muestras y análisis histológico

Las muestras biológicas fueron obtenidas de la flota artesanal, la cual usa pequeñas embarcaciones con motor fuera de borda conocidos como “pangas”; el método de pesca es a través de líneas de mano cebadas con poteras fluorescentes y un sistema de luz. Los muestreos se realizaron catorcenalmente de marzo de 2008 a noviembre de 2009, en la costa de Santa Rosalía, Baja California Sur, México (Fig. 1). Los datos biológicos y las muestras recolectadas para cada espécimen incluyeron: longitud del manto (cm), peso total (g) y peso de la gónada (g). Las gónadas (ovarios= 287, testículos= 99) fueron fijadas en solución Davidson (Howard & Smith, 1983) y analizadas siguiendo la técnica histológica convencional. De cada gónada se obtuvo aproximadamente 1-cm³ de tejido, el cual fue deshidratado en etanol, clarificado con Hemo-De y embebido en parafina (m. P. 56°C); posteriormente, se realizaron cortes de 4 µm usando un micrótopo rotatorio y se tiñeron con hematoxilina y eosina (H&E). Adicionalmente, se utilizó la tinción tricrómica de Masson, empleada para visualizar fibras colágenas de tejido conjuntivo, las cuales son características de folículos postovulatorios. Las preparaciones histológicas fueron digitalizadas y analizadas con un microscopio óptico Olympus Bx50 equipado con una cámara digital Coolsnap-Pro y el software Image Pro Plus software (Media Cybernetics ver. 4.5). Los estadios de desarrollo ováricos y testiculares se basaron en los criterios descritos por (Díaz-Uribe *et al.*, 2006; Hernández-Muñoz *et al.*, 2016; Perea *et al.*, 2018).

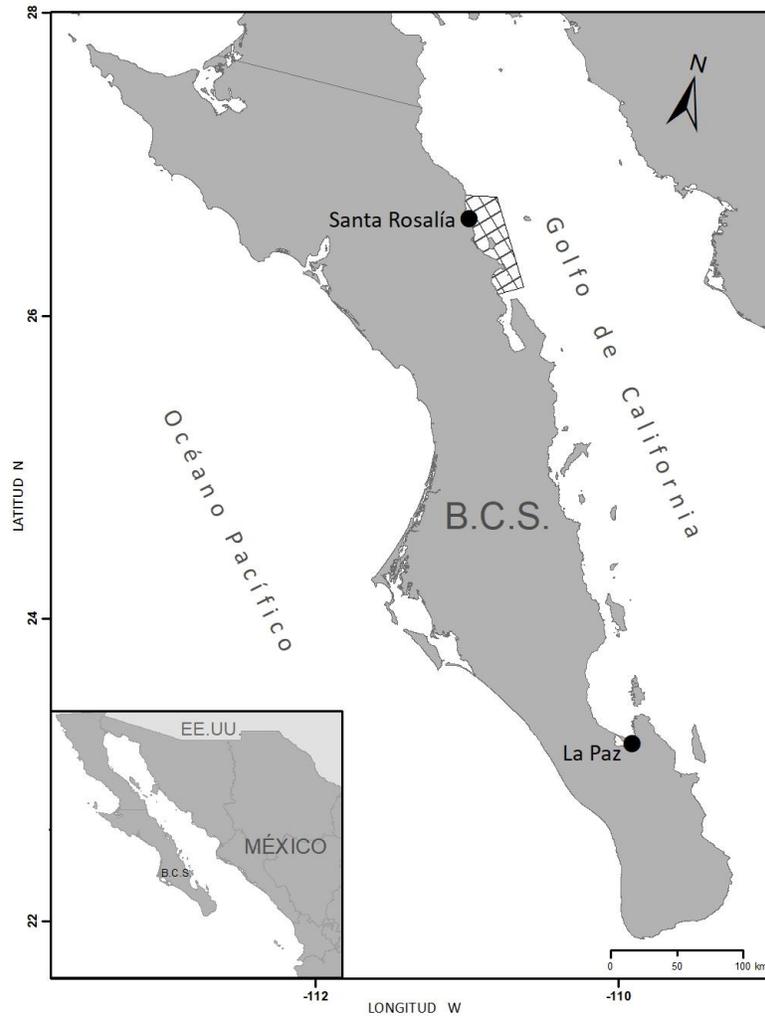


Figura 1: Región central del Golfo de California, la zona sombreada muestra la zona de recolección de muestras.

Diámetro del ovocito

El área de al menos 30 ovocitos por hembra fue medida para determinar su diámetro teórico (DT). Para tener en cuenta los cambios en la forma de los ovocitos, que son comunes durante su desarrollo, el DT se estandarizó mediante la ecuación propuesta por Saout *et al.* (1999):

$$DT = \sqrt{4A/\pi} \quad (1)$$

donde A es el área del ovocito y π es una constante. Para determinar si hay diferencias estadísticamente significativas en el diámetro teórico de los ovocitos en cada estadio ovárico se utilizó un ANOVA de una vía $\alpha = 0.05$. Si el ANOVA mostró diferencias estadísticamente significativas, la prueba post hoc de Tukey se utilizó para identificar las diferencias entre los valores medios de DT para cada subestadio de ovocitos $\alpha = 0.05$ (Zar, 2010).

Distribución del diámetro de ovocitos

Melo y Sauer (1999) sugirieron que, para proporcionar conclusiones más sólidas sobre la estrategia reproductiva de los cefalópodos, es necesario analizar dos fuentes de información: a) análisis histológicos y b) análisis sobre la distribución de frecuencias del tamaño de los ovocitos. Por lo tanto, la distribución de frecuencia del diámetro de ovocitos (DFDO) en cada estadio ovárico fueron representados en un histograma de frecuencia. Siguiendo a Cerdaneres-Ladrón de Guevara *et al.* (2013), se utilizó una distribución multinomial para determinar estadísticamente el diámetro esperado en cada estadio ovárico, y su función de densidad de probabilidad (FDP) se expresó según lo descrito por Haddon (2001):

$$P\{x_i | n, p_1, p_2, \dots, p_k\} = n! \prod_{i=1}^k \frac{p_i^{x_i}}{x_i!} \quad (2)$$

donde x_i es el número de veces que el evento i ocurre en n muestras, n es el tamaño de la muestra y p_i es la probabilidad de cada evento k suceda. Para estimar los parámetros del modelo, fue necesario transformar la ecuación anterior a una función log-negativa de verosimilitud ($-\ln \mathcal{L}$):

$$-\ln \mathcal{L} \{x_i | n, p_1, p_2, \dots, p_k\} = \sum_{i=1}^n [x_i \ln(p_i)] \quad (3)$$

El supuesto principal para la estimación de parámetros es que el DFDO para cada diámetro esperado puede ser analizado con una distribución normal, suponiendo que cada media estimada representa un subestadio de ovocitos diferente. Bajo esta condición, las proporciones relativas esperadas de cada diámetro medio de ovocitos se estimaron utilizando la siguiente FDP:

$$FDP = \left[\frac{1}{\sigma_i \sqrt{2\pi}} \times e^{-\frac{(O_i - \mu_i)^2}{2\sigma_i^2}} \right] \times \lambda_i \quad (4)$$

donde O_i es el diámetro observado de ovocitos, μ_i es el diámetro estimado de ovocitos, σ_i representa la desviación estándar del diámetro de ovocitos y λ_i es una función de penalización para forzar el número predicho de observaciones de cada diámetro medio de ovocitos, estabilizando así la solución durante la optimización proceso. Para estimar las frecuencias esperadas y los parámetros del modelo, los valores estimados y observados se compararon con una distribución multinomial expresada como una función log-negativa de verosimilitud ($-\ln \mathcal{L}$) (Haddon, 2001):

$$-\ln \mathcal{L} \{O_i | \mu_i, \sigma_i, \lambda_i\} = \sum_{i=1}^n \rho_i \ln \left(\frac{\hat{\rho}_i}{\sum \hat{\rho}_i} \right) + \sum_{m=1}^n (N_m - \hat{N}_m)^2 \quad (5)$$

donde ρ_i es la frecuencia observada de los ovocitos i , $\hat{\rho}_i$ es la frecuencia esperada de los ovocitos i , N_m es la frecuencia total de ovocitos observada en todos los estadios ováricos y \hat{N}_m representa la frecuencia total de ovocitos estimada para todos los estadios ováricos (Aguirre-Villaseñor *et al.*, 2006). Los parámetros del modelo se estimaron cuando la función log-negativa de verosimilitud se minimizó con un ajuste no lineal utilizando el método de gradiente reducido generalizado (Lasdon *et al.*, 1973). Los intervalos de confianza para cada diámetro estimado se calcularon utilizando una distribución t de Student.

Para conocer cuántas medias de diámetros de ovocitos fueron estadísticamente significativas, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) el cual compara y evalúa diferentes hipótesis expresadas a través de modelos matemáticos, éste tiene como premisas la bondad de ajuste de cada modelo y se basa en el principio de parsimonia, es decir, penaliza la cantidad de parámetros de cada modelo y los jerarquiza de acuerdo a su valor de AIC (Burnham & Anderson, 2002). El AIC fue calculado a través de la siguiente ecuación:

$$AIC = (2K + 2(-\ln \mathcal{L})) \quad (6)$$

donde $-\ln \mathcal{L}$ es el valor de la función log-negativa de verosimilitud y K es el número de parámetros. El número de diámetros esperados para cada estadio ovárico se calculó a partir del FDP, asumiendo que diferentes números de diámetros de ovocitos representan un subestadio de ovocitos específico. El número de diámetros esperados se definió cuando el AIC alcanzó su valor más bajo (Burnham & Anderson, 2002; Montgomery *et al.*, 2010).

Distribuciones de frecuencia de longitud de manto

Para estimar el número de grupos de longitud de manto (LM), las distribuciones de LM fueron analizadas anualmente utilizando un intervalo de clase de 2 cm. El procedimiento estadístico fue similar al utilizado para analizar la distribución de frecuencia del diámetro de ovocitos, por lo tanto, se utilizó la misma ecuación de la FDP (ecuación 4). La FDP utilizó un residuo aditivo expresado como $(LM_i - \mu_{LM})^2$, mientras que la función objetivo se basó en el algoritmo de la suma de cuadrados de los residuos expresada como $SSQ = \sum_{i=1}^n (LM_i - \mu_{LM})^2$, donde LM_i es la longitud del manto (cm) observada para el individuo i , y μ_{LM} es la longitud del manto (cm) estimada para el i individuo. Finalmente, se seleccionó el número de grupos de LM a partir del $AIC_{C,min}$ utilizando el estimador modificado para SSQ y corregir el sesgo cuando el tamaño de la muestra es pequeño ($n/K < 40$) (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis & Maravelias, 2008; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014):

$$AIC_{C,min} = \frac{AIC_c + [2 \times K \times (K + 1)]}{n - K - 1} \quad (7)$$

Donde:

$$AIC_c = n \times \left[\ln \left(2 \times \pi \times \frac{SSQ}{n} \right) \right] + 2 \times K \quad (8)$$

Donde n es el número total de individuos, SSQ es la suma de cuadrados de los residuos y K es el número de parámetros. Este criterio se aplicó aumentando el número de grupos de LM de uno a cuatro para los datos de frecuencia de LM (cm) anuales en el caso de las hembras y de uno a cinco en el caso de los machos (Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b).

Proporción sexual e índice gonadosomático

La proporción sexual fue estimada considerando la escala temporal (meses) y la estructura de tallas por cada 2 cm de marca de clase, se comparó usando una prueba de Chi cuadrado (χ^2 ; $\alpha < 0.05$, $df = 1$) (Zar, 2010; Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.*, 2013). Para identificar la temporada reproductiva de machos y hembras, en conjunto con análisis histológicos, se utilizó el índice gonadosomático mensual (IGS) como sigue:

$$IGS = \frac{PG}{PT} \times 100 \quad (9)$$

donde PG es el peso (g) del ovario o testículo y PT es el peso total (g). De acuerdo con Arizmendi-Rodríguez *et al.* (2012) el IGS se estimó de manera individual y se comparó con el promedio mensual durante el periodo de estudio.

Área de cobertura gonádica

El área ocupada por células testiculares en la gónada fue determinada usando un software de análisis de imagen (Image Pro Plus v.7.0) a 10x (2.2 mm²); para ello, se tomaron 30 microfotografías de cada individuo. El análisis de imágenes se basa en la intensidad de color específica del tejido, entonces el software estima de forma automática el área gonádica en pixeles y es expresada en μm^2 . El área de cobertura gonádica (ACG) fue calculada mediante la siguiente ecuación (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2017):

$$ACG = \left(\frac{v}{\phi} \right) \times 100 \quad (10)$$

Donde v es el valor promedio del área de la gónada ocupada por células testiculares y ϕ es el área total en μm^2 . El ACG fue estimada considerando la talla del manto, los estadios de desarrollo, así como en la escala temporal (meses).

Talla de madurez sexual (L_{50})

La talla de madurez sexual es definida como la talla en la cual el 50% de los individuos de una población esta sexualmente maduro (Chen & Paloheimo, 1994). En este sentido, la función sigmoide ha sido utilizada para representar matemáticamente la relación entre la talla y la madurez sexual de un organismo. El modelo logístico ha sido el más utilizado para estimar la L_{50} , sin embargo, este modelo es elegido *a priori* sin tomar en cuenta que existen otros modelos que permiten su estimación y que el valor estimado puede variar entre los modelos. Por lo anterior, la estimación de la L_{50} se realizó utilizando diferentes hipótesis asociadas a la naturaleza de los datos, empleando cinco modelos candidatos. Para ello, se determinó la condición reproductiva de cada hembra de manera binomial, asignando las categorías de activa (1, estadios III y IV) o no activa (0, estadios I, II y V) a la reproducción de acuerdo con el análisis histológico, así mismo se registró la talla de cada hembra y las longitudes de manto se agruparon en clases con 2 cm de intervalo; para este análisis se

contaron con datos provenientes de 10 años de muestreos biológicos (2000 – 2010) lo que correspondió a 1052 hembras analizadas. Los modelos candidatos se describen a continuación:

- Modelo de Gompertz (1825)

$$P_i = \exp^{-\exp^{-\gamma(LM_i - L_{50})}} \quad (11)$$

Donde γ es la tasa de cambio.

- Modelo de Brouwer & Griffiths (2005)

$$P_i = \frac{\varepsilon}{1 + \exp^{-(LM_i - L_{50})/\mu}} \quad (12)$$

Donde μ es la amplitud de la ojiva de madurez.

- Modelo de Welch & Foucher (1988)

$$P_i = \frac{\varepsilon}{1 + \frac{\alpha}{LM_i} \exp^{(-\beta LM_i)}} \quad (13)$$

Los parámetros sigmoides α, β no tienen un significado biológico intrínseco, por lo que en este modelo se convierten y reportan en términos de la longitud al 50% de madurez ($\chi_{0.5}$) y la pendiente aritmética en este punto $\phi'(\chi_{0.5})$. Los nuevos parámetros se estimaron de la siguiente manera:

$$\ln(\alpha) - \ln(\chi_{0.5}) - \beta(\chi_{0.5}) = 0 \quad (14)$$

Esta ecuación fue resuelta numéricamente para $\chi_{0.5}$ mediante iteración utilizando el método generalizado de gradiente reducido (Lasdon *et al.*, 1973).

$$\phi'(\chi_{0.5}) = \frac{\beta + (1/\chi_{0.5})}{4} \quad (15)$$

- Modelo de Weibull (1951)

$$Pi = \varepsilon - \exp\left(-\left(\frac{x}{\beta_1}\right)^{\beta_2}\right) \quad (16)$$

- Modelo de distribución acumulada gamma

$$Pi = \exp\left(-\exp\left(\frac{z(\varepsilon-\alpha)-z(\alpha)}{\beta_2}(\chi - \beta_1) + z(0.5)\right)\right) \quad (17)$$

La proporción observada (Pi) de hembras maduras en la clase de talla i fue estimada como $Pi = \frac{m_i}{n_i}$ donde m_i es el número de hembras maduras en la clase de talla i y n_i es el número total de hembras en la clase de talla i . El parámetro ε pudo adquirir los siguientes valores $0 \leq \varepsilon \leq 1$, lo cual permitió que la fracción máxima de hembras maduras pudiera ser inferior a 1 (Restrepo & Watson, 1991). La función objetivo para estimar los parámetros de los modelos de talla de madurez sexual fue definida de acuerdo con Brouwer & Griffiths (2005):

$$-\ln \mathcal{L} = -\sum_{i=1}^n \left[m_i \times \ln\left(\frac{P_i}{1 - P_i}\right) + n_i \times \ln(1 - P_i) + \ln k \right] \quad (18)$$

El coeficiente binomial k fue calculado como $k = \frac{n_i!}{m_i! \times (n_i - m_i)!}$ (Welch & Foucher, 1988). Los parámetros θ_i de cada uno de los modelos candidatos se estimaron cuando la función del logaritmo negativo de verosimilitud fue minimizada con un ajuste no lineal utilizando el método generalizado de gradiente reducido (Lasdon *et al.*, 1973).

Intervalos de confianza

Se estimaron los intervalos de confianza (IC) para cada parámetro θ_i por medio de simulaciones de tipo bootstrap con reemplazo de tipo no parametrizado. En este proceso se creó un nuevo conjunto de datos con la misma orientación estocástica (características estadísticas) que los datos originales. Los datos simulados fueron estimados de la siguiente forma: 1) Un bootstrap con reemplazo de tipo no parametrizado fue aplicado para obtener un binomio de datos de longitud de manto y su respectiva condición de organismo activo (1) o no activo a la reproducción (0), el remuestreo se basó en una distribución uniforme para la secuencia ordinal ($j = 1,2,3,\dots, N$) de los 1052 datos observados, una vez remuestreado en valor ordinal, se extrajo el binomio correspondiente, la función de remuestreo fue: $U = (1, N)$, garantizando así una secuencia de valores aleatorios todos ellos con la misma probabilidad en cada evento de remuestreo. 2) Se obtuvieron 3000 nuevos sets de datos con tamaño de muestra 1052, lo cual permitió replicar el tamaño de muestra originalmente observado. 3) Con cada tamaño 1052 de muestra obtenido por el bootstrap se obtuvo una nueva distribución de frecuencias de individuos activos a la reproducción (m_i^*) y del total de la muestra (n_i^*), el asterisco denota el valor remuestreado de acuerdo a la rutina bootstrap. 4) A partir de este remuestreo, se estimaron nuevos parámetros para cada modelo candidato de L_{50} usando las ecuaciones 11, 12, 13, 16 y 17 previamente descritas. 5) Finalmente los parámetros de los modelos candidatos de L_{50} fueron estimados a partir de la ecuación 18. 6) Una vez estimados los parámetros para las 3000 simulaciones, los intervalos de confianza (IC, $\alpha < 0.05$) fueron estimados usando el método de percentiles corregidos por sesgo, incluyendo la media (\bar{x}), la desviación estándar (ds) y el coeficiente de variación (CV) el cual se estimó de acuerdo con Zar (2010).

$$CV = \frac{ds}{\bar{x}} \quad (19)$$

El sesgo (S) y el porcentaje de sesgo ($\%S$) fueron estimados de acuerdo a las ecuaciones propuestas por Jacobson *et al.* (1994):

$$S = \bar{x} - \theta_i \quad (20)$$

$$\%S = \frac{\bar{x} - \theta_i}{\theta_i} \times 100 \quad (21)$$

Donde \bar{x} es la media de las 3000 simulaciones y θ_i es el valor de los parámetros estimados para cada modelo candidato de L_{50} (Efron 1979; Haddon 2001).

Para la estimación de los percentiles corregidos por sesgo se calculó la inversa de la distribución normal acumulativa (Φ^{-1}) a partir de la fracción de réplicas que son menores que el valor óptimo (θ_i) utilizando la siguiente ecuación:

$$z_0 = \Phi^{-1}(\theta_i) \quad (22)$$

Posteriormente, los percentiles inferior y superior (P) para las distribuciones de arranque para cada uno de los parámetros se obtuvieron utilizando las siguientes ecuaciones:

$$P_{inf} = \Phi(2z_0 - 1.96) \quad (23)$$

$$P_{sup} = \Phi(2z_0 + 1.96) \quad (24)$$

Donde Φ es la función de distribución normal acumulativa y 1.96 es el valor crítico de la curva normal inversa para IC al 95% (Haddon, 2001).

Selección del modelo

La selección del mejor modelo de talla de madurez sexual se basó en la teoría de información, a través del Criterio de Información de Akaike (AIC), el modelo que resulte con el valor más bajo de AIC, será el que mejor se ajuste a los datos (Burnham & Anderson,

2002); el AIC fue calculado a través de la ecuación 6. Para conocer el soporte estadístico de cada modelo, se calcularon las diferencias de AIC mediante la siguiente expresión:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min} \quad (25)$$

Donde AIC_{min} corresponde al modelo con el valor más bajo de AIC y AIC_i son los valores de cada uno de los modelos candidatos. Valores de $\Delta_i > 10$ indican modelos sin apoyo estadístico y deben ser descartados como modelos alternos; valores de $\Delta_i < 2$ sugieren un soporte estadístico elevado y, por tanto, son los mejores para ser utilizados para describir la talla de madurez sexual de la especie; los modelos que obtengan valores de Δ_i entre 4 y 7 pueden considerarse como alternativos, sin embargo, tienen menor soporte estadístico que el caso anterior (Burnham & Anderson, 2002). Como medida de la evidencia a favor que tiene cada modelo, se calculó el peso de Akaike (W_i), mediante la ecuación:

$$W_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{i=1}^j \exp(-0.5\Delta_i)} \quad (26)$$

Así, el modelo con menor valor de AIC y en consecuencia mayor (W_i), así como aquel con valor de $\Delta_i < 2$, se consideró como el de mejor ajuste para los datos. Existen casos donde un solo modelo no es claramente superior al resto de modelos candidatos, es decir, ninguno alcanza un peso de Akaike (W_i) superior a 0.9 (90%), por lo que desde la inferencia multimodelo se evalúa la pertinencia biológica y estadística de varios modelos; bajo ese planteamiento se pueden ponderar los parámetros ($\hat{\theta}$) que son equivalentes en todos los modelos candidatos, como es el caso de la L_{50} (Burnham & Anderson, 2002).

$$\hat{\theta} = \sum_{i=1}^n W_i \times \hat{\theta}_i \quad (27)$$

7. RESULTADOS

Se analizaron un total de 317 muestras de calamar gigante provenientes de las capturas comerciales realizadas durante 2008 y 2009. A partir de las observaciones histológicas se determinó el sexo de los individuos, de las cuales 218 fueron hembras y 99 machos. La estructura de tallas de hembras varió de 28 a 82 cm de LM, mientras que para machos el rango de tallas fue de 30 a 78 cm LM (Fig. 2).

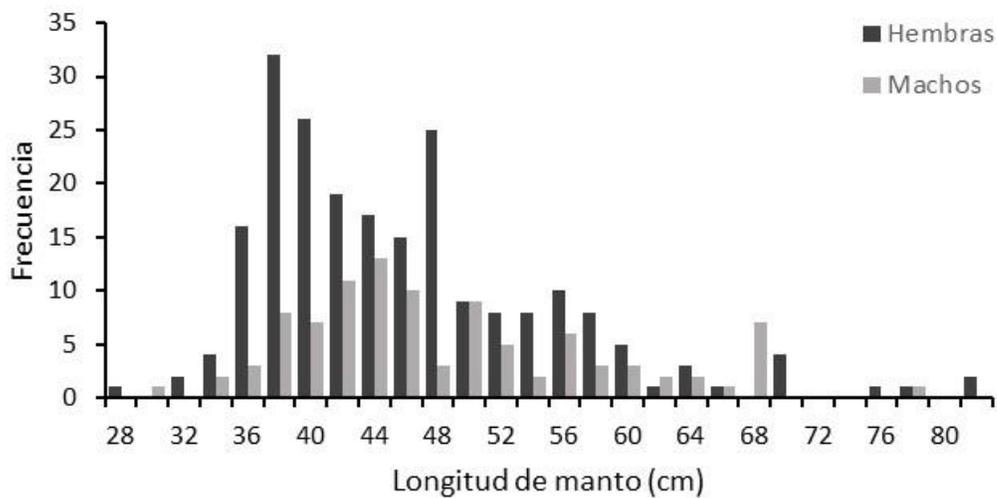


Figura 2: Distribución de frecuencias de talla de calamar gigante *Dosidicus gigas* durante el periodo de estudio (2008 – 2009).

Evaluación reproductiva de hembras

La caracterización del desarrollo ovárico se realizó con base en el análisis histológico de las gónadas de *D. gigas*. Se identificaron cinco estadios de desarrollo ovárico y nueve subestadios del ovocito, la descripción detallada de cada subestadio, incluyendo su diámetro teórico se muestran en la tabla II.

Estadio I (previtelogénesis): en este estadio predominan las ovogonias (**Og**) las cuales se encuentran unidas al estroma ovárico, de igual forma se pueden observar ovocitos en previtelogénesis inicial (**Pv1**), intermedia (**Pv2**) y final (**Pv3**) pero en menor proporción. El estadio II (vitelogénesis) está caracterizado por la presencia de ovocitos en vitelogénesis inicial (**Vo1**) en los cuales ha iniciado el proceso de invaginaciones de la membrana del ovocito y de las células foliculares que lo tapizan; en este estadio también es posible observar ovocitos en previtelogénesis (Fig. 3 A-F).

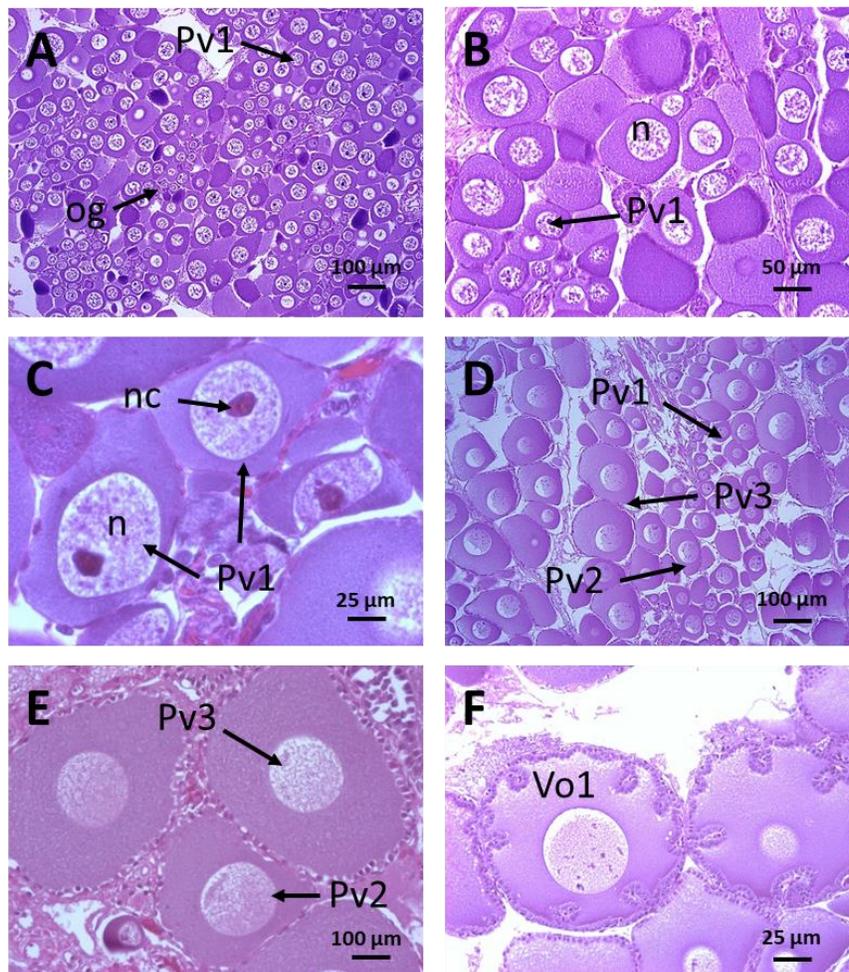


Figura 3: Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de *Dosidicus gigas* del Golfo de California. A–C: Estadio I, Previtelogénesis, D–F: Estadio II, Vitelogénesis. Oogonia (og), ovocito previtelogénico inicial (Pv1), ovocito previtelogénico intermedio (Pv2), ovocito previtelogénico final (Pv3), ovocito vitelogénico inicial (Vo1). Núcleo (n) y nucleolos (nc)

En el estadio III (postvitelogénesis) se observan ovocitos en vitelogénesis final (**Vo2**) los cuales presentan invaginaciones de la membrana muy profundas, por lo que la forma de la célula es muy irregular; de igual modo, el volumen del citoplasma se ha incrementado considerablemente por la presencia de vitelo (Fig. 4 A-D).

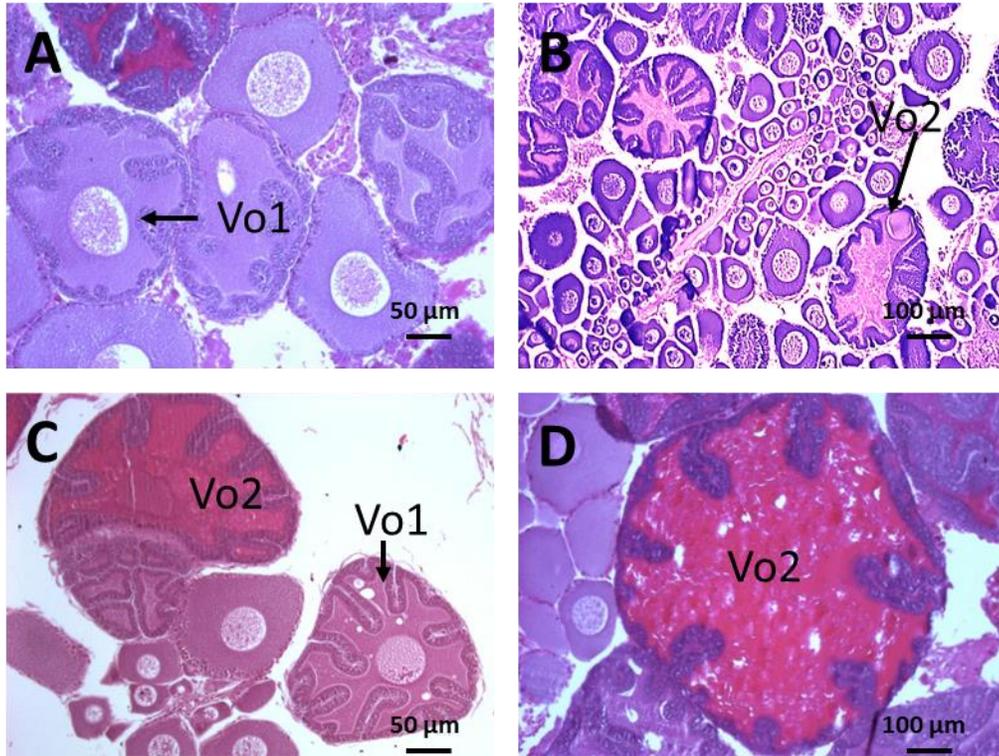


Figura 4: Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de *Dosidicus gigas* del Golfo de California. A-D: Estadio III, Postvitelogenesis: ovocito vitelogénico final (Vo2).

Estos estadios fueron definidos basados en el grupo más avanzado de ovocitos observados en la muestra biológica. De igual modo se observaron ovocitos atrésicos (**a**) y folículos postovulatorios (**pof**) los cuales son característicos del desove (estadio IV) y postdesove (estadio V) (Fig. 5 A-D).

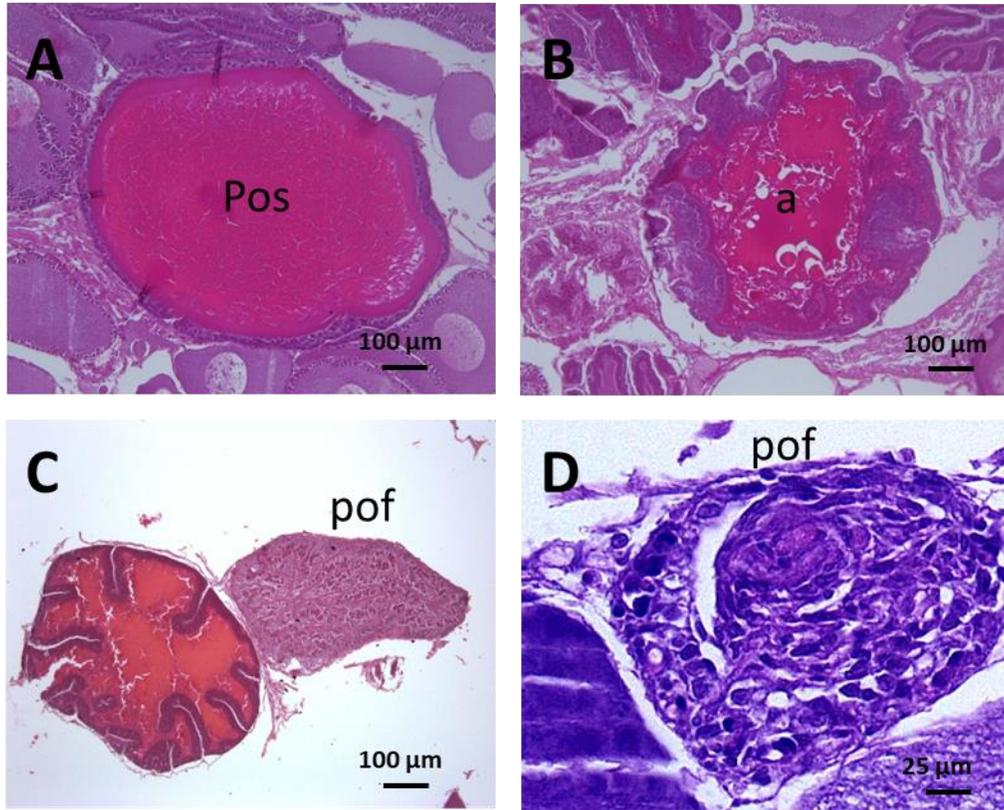


Figura 5: Microfotografías de secciones de ovario mostrando los diferentes estadios de desarrollo de gónadas de hembras de *Dosidicus gigas* del Golfo de California. Estadio IV, desove y estadio V, postdesove: ovocito postvitelogénico (Pos), atresia (a) y folículo postovulatorio (Pof).

Tabla II. Descripción de los estadios de desarrollo ovárico en *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

Estadio ovárico	Subestadios del ovocito	Descripción	Diámetro, μm (IC)	Min-Max
Previtelogénesis I	Ovogonia (Og)	Células redondeadas con un núcleo grande con escaso citoplasma, el cual es basófilo. Estas células forman grupos o nidos en el epitelio germinal.	60.13 (59.85 - 60.42)	4.4 – 100.2
	Previtelogénico inicial (Pv1)	Ovocitos de forma irregular con la presencia de un gran nucléolo, el citoplasma es basófilo. Las células foliculares planas forman una capa delgada.	121.54 (120.95 - 122.13)	51.9 – 209.8
	Previtelogénico intermedio (Pv2)	Ovocitos redondos o irregulares, con varios nucléolos alrededor de la membrana del núcleo. El citoplasma es abundante y basófilo. La capa de células foliculares es de planas a cubicas.	199.51 (192.50 - 206.53)	70.1 – 268.5
	Previtelogénico final (Pv3)	Ovocitos ovalados con un núcleo bien definido y nucléolos periféricos. Las células foliculares son cubicas e inician su introducción hacia la célula, formando invaginaciones de la membrana del ovocito.	254.81 (241.89 - 267.73)	91 – 350.6
Vitelogénesis II	Vitelogénico inicial (Vo1)	Ovocitos ovalados con citoplasma basófilo, tornando a acidófilo. Células foliculares cubicas con prominentes invaginaciones hacia dentro del ovocito. El núcleo es desplazado a el polo animal.	309.91 (285.47 - 334.36)	216.4 – 499.5
Postvitelogénesis III	Vitelogénico Final (Vo2)	Ovocitos con citoplasma acidófilo debido a la acumulación de vitelo. Núcleo completamente desplazado al polo animal. Las células foliculares forman invaginaciones muy profundas.	411.27 (384.24 - 438.29)	286.3 – 597.4
	Postvitelogénico (Pos)	Ovocitos redondos u ovalados, con citoplasma acidófilo completamente lleno por vitelo. Las invaginaciones son menos notorias.	358.10 (257.30 - 458.91)	161.9 – 618.9
Desove IV	Atresia (a)	Ovocitos sin forma definida. Las células foliculares en deterioro.	-	
Post-desove V	Folículo postovulatorio (pof)	Capa de células foliculares con núcleo picnótico, con una cavidad central si el pof es reciente.	-	

Durante el periodo de estudio el 91% de las hembras de calamar gigante fueron encontradas en previtelogénesis (estadio I). La vitelogénesis (estadio II) se identificó durante dos periodos: mayo-julio (4.5% en mayo) y noviembre (20%). La posvitelogénesis (estadio III) se observó durante un único período, de junio a agosto, con la mayor proporción en junio (7.7%). Los calamares con evidencia de desove (estadio IV) se observaron durante mayo-junio, con la mayor proporción durante junio (3.8%). Finalmente, el postdesove (etapa V) se identificó durante abril, junio y agosto -octubre, con la mayor proporción en septiembre (20%). En contraste, durante marzo, solo se observaron hembras inmaduras (Fig. 6).

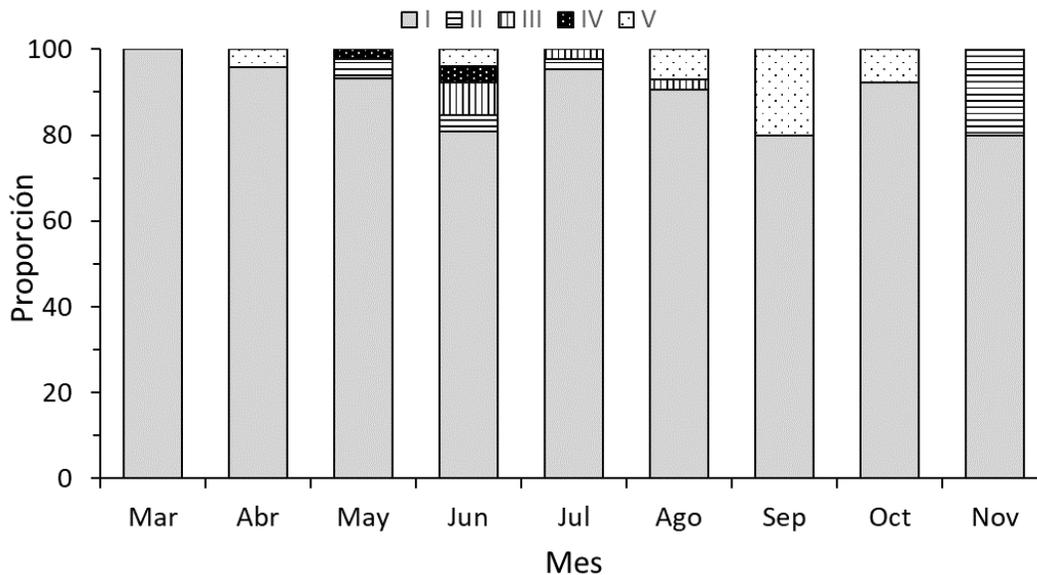


Figura 6. Proporción mensual de los diferentes estadios ováricos de *Dosidicus gigas* durante del periodo de estudio en el Golfo de California, México. Estadio I (previtelogénesis), estadio II (vitelogénesis), estadio III (postvitelogénesis), estadio IV (desove), estadio V (posdesove)

Diámetro teórico del ovocito

Las diferencias de los diámetros de los ovocitos entre los diferentes subestadios fueron significativas [ANOVA, $F_{(6, 17445)} = 7199$, $p = 0,001$]. La prueba post hoc de Tukey mostró diferencias significativas entre el diámetro teórico de todos los estadios ováricos (p

<0,001). En el estadio III, los ovocitos postvitelogénicos presentaron invaginaciones de las células foliculares relativamente profundas y, en consecuencia, se observó una alta variabilidad en su DT. Las diferencias en los DT de ovogonias hasta ovocitos postvitelogénicos representan el crecimiento de los ovocitos a lo largo del proceso de maduración (Fig. 7).

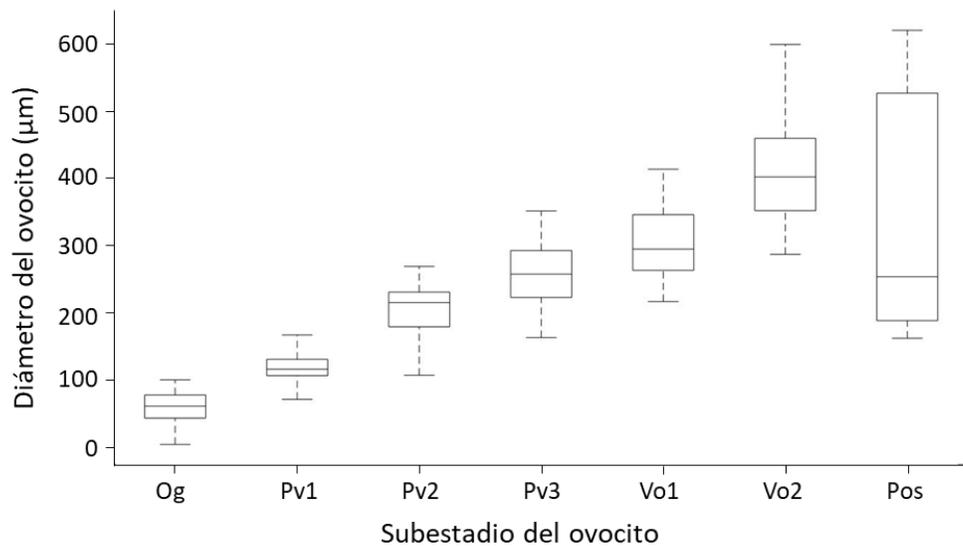


Figura 7. Variación en el diámetro del ovocito por subestadio: Og (oogonia), Pv1 (previtelogénico inicial), Pv2 (previtelogénico intermedio), Pv3 (previtelogénico final), Vo1 (vitelogénico inicial), Vo2 (vitelogénico final) y Pos (postvitelogénico). Se muestran los diámetros mínimos y máximos para cada tipo de ovocito.

Distribución de frecuencias del diámetro de los ovocitos

La distribución multinomial del diámetro teórico en cada estadio ovárico mostró el desarrollo asincrónico de los ovocitos. Para el estadio ovárico I, se estimó una moda con un valor de $95.9 \mu\text{m}$ (Fig. 8a); para el estadio II se estimaron tres modas, lo que indicó la presencia de diferentes marcas de clase de diámetros esperados que variaron de 50.9 a $230.7 \mu\text{m}$ (Fig. 8b). El estadio III mostró tres modas, con diámetros estimados de 95.8 a $365.8 \mu\text{m}$ (Fig. 8c). El estadio ovárico IV se caracterizó por dos modas, con diámetros

estimados de 95.9 y 186.2 μm (Fig. 8d). Finalmente, en el estadio V de igual modo se estimaron dos modas, con diámetros de 140.8 y 276.0 μm (Fig. 8e). El análisis multinomial mostró evidencia de un aumento progresivo en el diámetro de los ovocitos de los estadios ováricos I a II y de II a III. Aunque se observó un aumento en el diámetro del ovocito para el estadio ovárico IV, la estimación cuantitativa no mostró un valor modal dada la baja frecuencia de ovocitos, con diámetros variando entre 366 y 456 μm . Se observó un patrón similar para el estadio V donde se encontraron los ovocitos más grandes entre 456 y 636 μm (tablas III y IV).

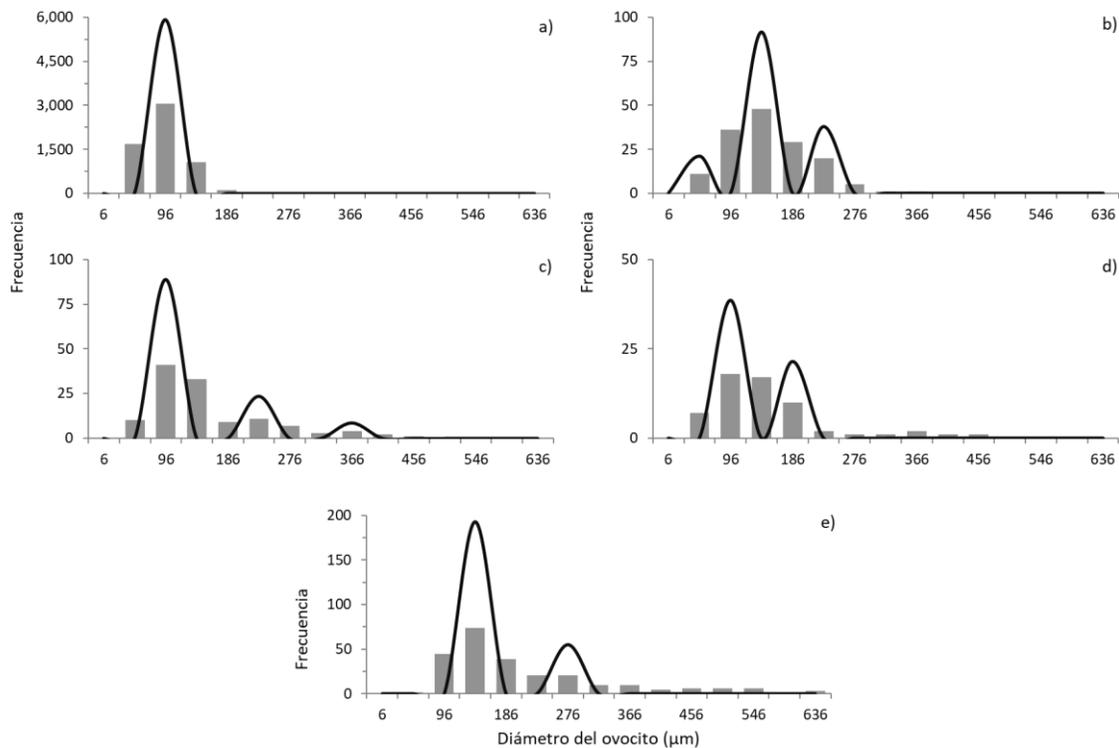


Figura 8. Análisis multinomial de la distribución del diámetro de los ovocitos observados (barras) y estimados (líneas) para todos los ovocitos (DFO) en cada estadio ovárico en *Dosidicus gigas*. Tamaño de muestra de los ovocitos: a) estadio I n=5925, b) estadio II n=151, c) estadio III n=121, d) estadio IV n=60, e) estadio V n=248.

Utilizando como criterio el grupo más avanzado de ovocitos observado en la gónada, se definieron los siguientes estadios ováricos: el estadio ovárico I mostró solo ovogonias (**Og**). El estadio ovárico II mostró cuatro subestadios de ovocitos, incluidos ovogonias, ovocitos previtelogénicos iniciales, intermedios y finales (**Og**, **Pv1**, **Pv2** y **Pv3**); se observó la presencia de **Og** en ambos estadios (I y II), sin embargo, la frecuencia fue baja en el estadio II. En el estadio ovárico III se detectaron ovocitos en vitelogénesis inicial, lo que indicó la transición de la previtelogénesis a la vitelogénesis, corroborada con la presencia de ovocitos en **Pv3** y **Vo1**. El estadio ovárico IV mostró simultáneamente ovocitos asociados con vitelogénesis, incluidos **Og** y **Pv1**. Desde el estadio ovárico IV hasta el V, se observó la presencia de nuevos estadios de ovocitos, principalmente **Pos**, que denotaron el estadio postvitelogénico; sin embargo, también se observaron **Og** y **Pv3**. Los resultados de los parámetros asociados a la función de densidad multinomial se muestran en las tablas III y IV.

Tabla III. Selección del número de grupos estimados utilizando una función de densidad multinomial basado en el AIC, aplicada al diámetro teórico de los ovocitos (μm) para cada estadio ovárico de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

Estadio ovárico	Número de grupos	$-\ln \mathcal{L}$	K	AIC
I	Un grupo de DT	3.02E-09	3	6.0*
	Un grupo de DT	11,488.8	3	22983.6
II	Dos grupos de DT	6,213.9	6	12439.7
	Tres grupos de DT	73.1	9	164.2*
III	Un grupo de DT	17,305.6	3	34617.2
	Dos grupos de DT	12,834.2	6	25680.5
	Tres grupos de DT	41.2	9	100.5*
IV	Un grupo de DT	2,513.69	3	5,033
	Dos grupos de DT	18.25	6	48*
V	Un grupo de DT	14,856.09	3	29,718
	Dos grupos de DT	50.18	6	112*

El logaritmo negativo de verosimilitud ($-\ln \mathcal{L}$) es el valor estimado de la función objetivo, K es el número de parámetros estimados. El asterisco indica el AIC más bajo.

Tabla IV. Parámetros y número de grupos estimados utilizando un análisis multinomial, aplicada al diámetro teórico de los ovocitos (μm) para cada estadio ovárico en *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

Estadio ovárico	Número de grupos	Promedio (μm)	σ_i	λ_i	Mín (cm)	Máx (cm)
I	Un grupo de DT	95.92	0.33	5,035.19	95.91	95.93
	Un grupo de DT	50.97	0.50	26.32	50.90	51.05
II	Dos grupos de DT	140.99	0.79	181.09	140.86	141.11
	Tres grupos de DT	230.70	0.81	82.08	230.57	230.83
III	Un grupo de DT	95.89	0.37	85.90	95.83	95.96
	Dos grupos de DT	231.00	0.37	21.64	230.93	231.06
	Tres grupos de DT	365.82	0.95	20.93	365.65	365.99
IV	Un grupo de DT	95.93	1.02	98.38	95.67	96.19
	Dos grupos de DT	186.22	0.50	29.67	186.09	186.34
V	Un grupo de DT	140.89	0.41	205.09	140.84	140.94
	Dos grupos de DT	276.02	0.47	64.43	275.97	276.08

Se muestran los valores de la media (μm), desviación estándar (σ_i), proporción (λ_i), e intervalos de confianza ($p < 0.05$) para cada grupo de talla.

Incidencia de folículos postovulatorios

El análisis histológico mostró la presencia de folículos postovulatorios en calamares gigantes en toda la distribución de las frecuencias de la estructura de la LM, incluidas hembras con LM de 32 a 82 cm. Las frecuencias más altas de folículos postovulatorios se encontraron en las clases de LM 38-40, 44-48 y 60 cm; a la inversa, las frecuencias más bajas de los folículos postovulatorios se encontraron en las clases de LM 32, 52, 76 y 78 cm. Esto indica que las hembras más jóvenes (32 cm LM) y las más viejas (82 cm LM) aparecieron simultáneamente (Fig. 9). La presencia de folículos postovulatorios en el estadio I del ovario también se observó en calamares gigantes en toda la estructura del LM para hembras con LM que oscilaban entre 32 y 70 cm (Fig. 9); los folículos postovulatorios en este estadio se

caracterizaron por presentar forma irregular sin un lumen definido, debido a que el proceso de muerte celular y reabsorción ha iniciado. Los folículos postovulatorios también se encontraron en el estadio ovárico II, aunque en baja frecuencia en las clases de LM a 38, 42 y 76 cm (Fig. 9). Se observaron resultados similares para el estadio ovárico III, donde se encontraron folículos postovulatorios en LM que iban de 38 a 44 cm (Fig. 9). Se observó una baja frecuencia de folículos postovulatorios para los estadios ovárico IV y V, incluidas las hembras con LM entre 36 y 82 cm (Fig. 9). La presencia de folículos postovulatorios en hembras de calamar gigante en fase de reposo se demostró utilizando la tinción tricrómica de Masson; esta técnica tiene la característica de teñir fibras colágenas en color azul, por lo que facilita la observación de las células foliculares que están siendo sostenidas y rodeadas por las fibras. La evidencia histológica mostró que los ovarios tienen simultáneamente folículos postovulatorios y ovocitos previtelogénicos, principalmente caracterizados por ovocitos previtelogénicos tempranos e intermedios (Fig. 10A-F), lo que significa que la regeneración ovárica se produce en *D. gigas*. Este hallazgo fue consistente para las hembras de 30-80 cm LM, como se muestra en la figura 9.

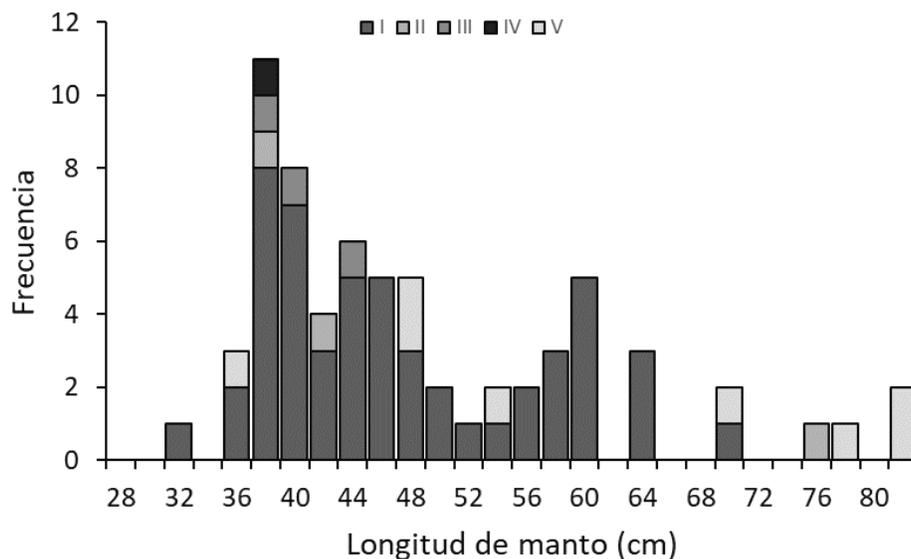


Figura 9. Frecuencia acumulada de folículos postovulatorios por estadio ovárico a través de la estructura de longitud de manto de calamar gigante, *Dosidicus gigas*.

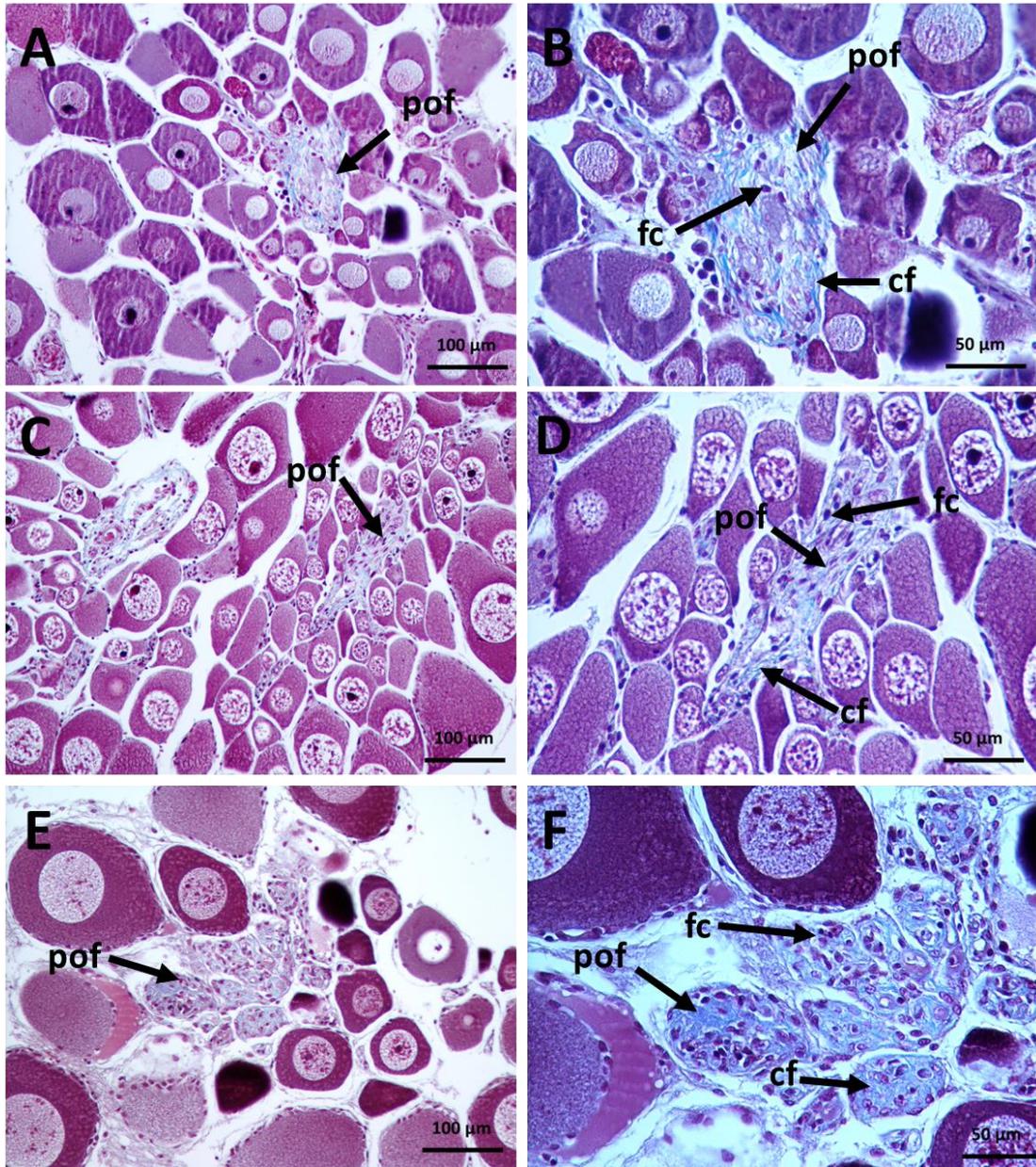


Figura 10: Evidencia de folículos postovulatorios (pof) encontrados en hembras de *Dosidicus gigas* en fase de reposo usando la tinción tricrómica de Masson. Hembras de calamar de 38 cm LM (A, B), 42 cm LM (C, D), y 69 cm LM (E, F) muestran folículos postovulatorios y ovocitos previtelogénicos indicando la recuperación del ovario. Los folículos postovulatorios están formados por células foliculares (fc) sostenidas por tejido conectivo constituido por fibras elásticas reticulares o colágenas, cuando se tiñen de azul indica que son fibras de colágeno (cf).

Distribución de frecuencias de longitudes de manto

Suponiendo que el número de cohortes en la población de calamar gigante se puede representar por la cantidad de grupos de LM, la función de densidad multinomial aplicada a los datos de frecuencia de LM mostró que durante 2008 hay cuatro cohortes (con medias de 41.2, 48.5, 55.2 y 68.5 cm), los individuos más grandes (entre 66 y 70 cm LM) mostraron una moda muy bien definida, lo que sugiere la existencia de individuos viejos en la población, aunque los individuos más frecuentes tuvieron una LM entre 48 y 58 cm (Fig. 11a). De manera inversa, durante 2009 solo se observaron tres grupos de LM (con medias de 39.9, 47.8 y 53.9 cm). En este año, los individuos más pequeños fueron más abundantes y la longitud de manto de los calamares más grandes varió de 60 a 82 cm, con bajas frecuencias de individuos agrupados en este rango de clases de LM; por lo tanto, esta cohorte no estuvo muy bien definida y su varianza fue la más alta estimada para ambos años (Fig. 11b, Tablas V y VI).

Tabla V. Selección basada en el AIC del número de grupos de talla anuales estimados utilizando una función de densidad multinomial aplicada a la distribución de frecuencia de longitudes de manto de hembras (LM, cm) de calamar gigante, *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	FO	K	AIC
2008	Un grupo de talla	99.4	3	215.0
	Dos grupos de talla	68.2	6	169.0
	Tres grupos de talla	33.4	9	76.6
	Cuatro grupos de talla	24.1	12	38.1*
2009	Un grupo de talla	565.4	3	747.6
	Dos grupos de talla	242.1	6	499.3
	Tres grupos de talla	160.9	9	383.0*

FO es el valor estimado de la función objetivo y K es el número de parámetros estimados.

El asterisco (*) indica el AIC más bajo.

Tabla VI. Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de hembras de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	Promedio (cm)	σ_i	λ_i	Mín (cm)	Máx (cm)
2008	Un grupo de talla	41.2	3.7	66.9	40.6	41.9
	Dos grupos de talla	48.6	2.1	38.0	48.2	48.9
	Tres grupos de talla	55.2	3.8	145.7	54.6	55.9
	Cuatro grupos de talla	68.6	1.6	22.3	68.3	68.8
2009	Un grupo de talla	40.0	3.8	408.1	39.6	40.4
	Dos grupos de talla	47.9	1.5	98.5	47.7	48.1
	Tres grupos de talla	53.9	8.0	92.6	53.0	54.8

Se muestran los valores de la media LM (cm), desviación estándar (σ_i), proporción (λ_i), e intervalos de confianza ($p < 0.05$) para cada grupo de talla.

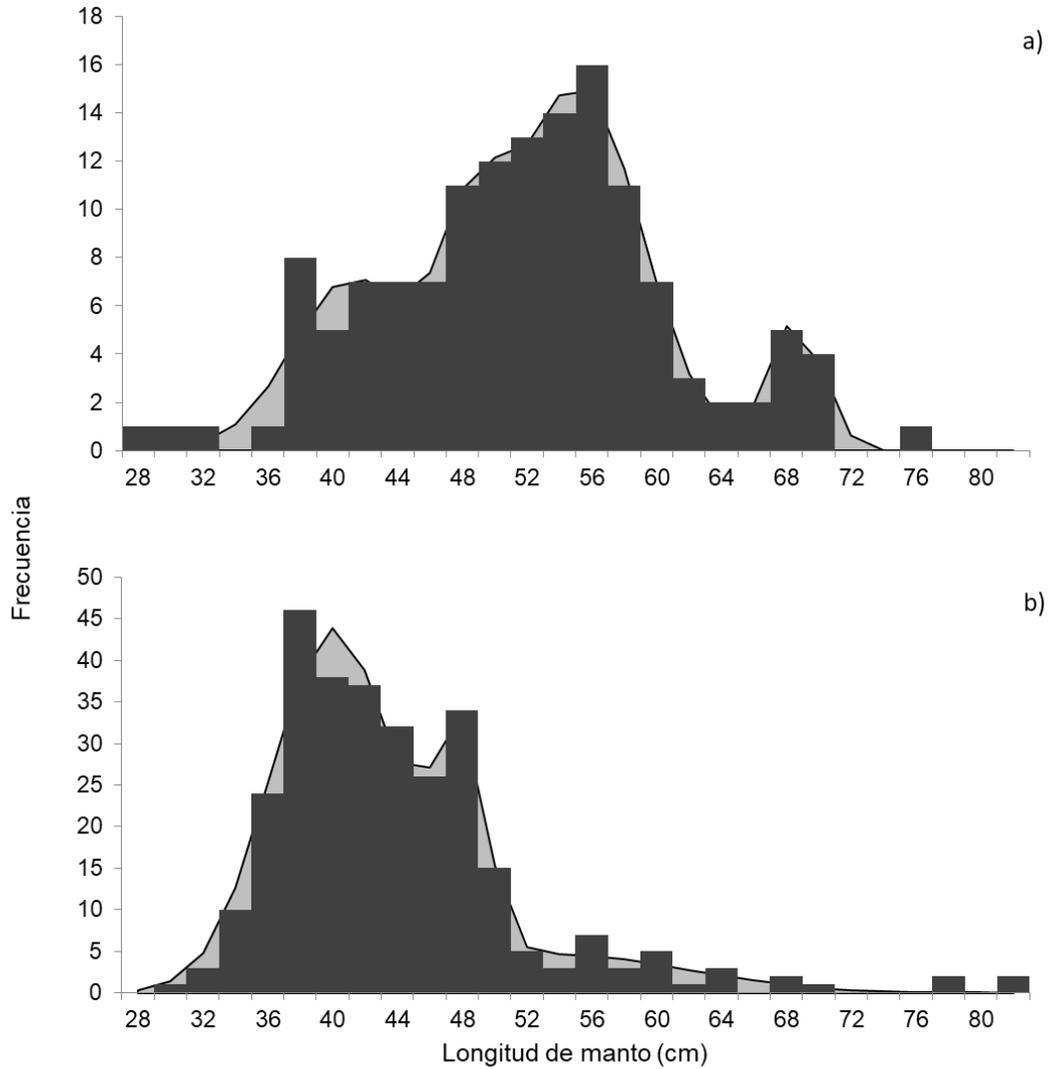


Figura 11: Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de hembras observadas (barras) y estimadas (líneas) para *Dosidicus gigas* durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).

Evaluación reproductiva de machos

Espermatogénesis

La espermatogénesis tiene lugar en el epitelio germinal, es un proceso que se lleva a cabo en tres fases: 1) fase proliferativa o espermatocitogénesis, que implica divisiones mitóticas de las espermatogonias, las cuales se observaron con un gran núcleo y escaso citoplasma (Fig. 12 A, B). 2) meiosis, durante esta fase se presenta la división reduccional del número de cromosomas dando lugar a los espermatocitos primarios y secundarios, el citoplasma y el núcleo se separan (Fig. 12 C, D). Derivado de las divisiones meióticas, se obtienen las espermátidas las cuales son haploides; durante esta fase se formará el acrosoma, organelo con forma de capucha ubicado en la región apical, y el flagelo (Fig. 12 E, F). 3) espermiogénesis, fase en la cual las espermátidas haploides se diferencian en espermatozoides, los cuales se conglomeran hacia la luz del túbulo (Fig. 12 G, H).

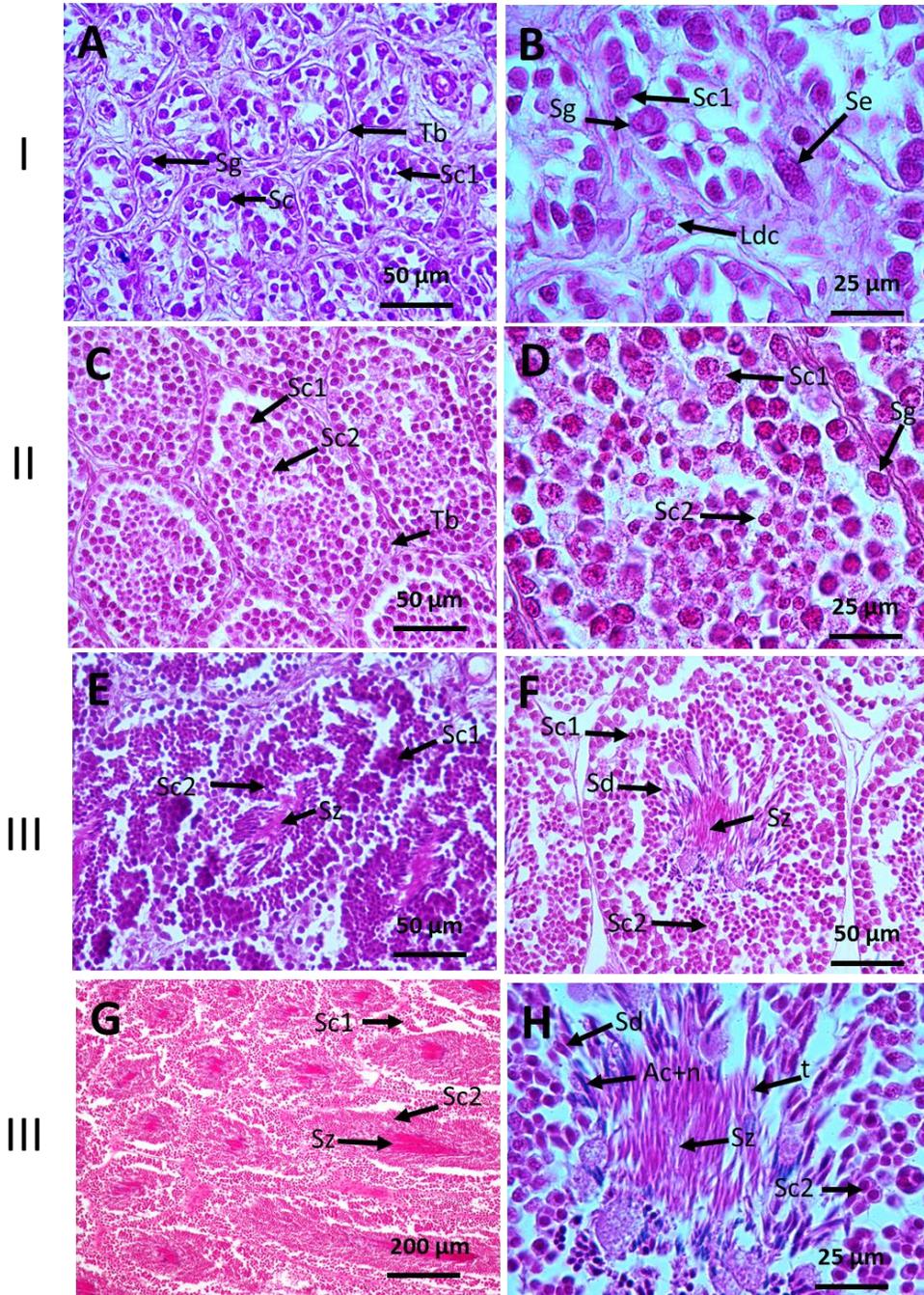


Figura 12: Diferentes estadios de desarrollo de testículos de *Dosidicus gigas*. A y B) Estadio I, túbulos seminíferos (Tb) que contienen principalmente espermatogonias (Sg), células de Sertoli (Se), células de Leydig (Ldc) y pocos espermatocitos primarios (Sc1). C y D) Estadio II, espermatocitos primarios (Sc1), espermatocitos secundarios (Sc2) y algunas espermatidas (Sd) llenan la luz del túbulo. E, F, G, H) Estadio III, espermatozoides maduros (Sz) con acrosoma (Ac) y núcleo (n) formando la cabeza. Las colas eosinofílicas (t) están orientadas hacia la luz del túbulo. Tinción con hematoxilina-eosina.

Desarrollo gonádico

En el ciclo gametogénico de *D. gigas* se observaron tres estadios de desarrollo testicular de acuerdo con la siguiente clasificación: a) estadio I (inmaduro), los túbulos son claramente diferenciados y se observan abundantes espermatogonias ($8.38 \pm 1.35 \mu\text{m}$ de diámetro) con un núcleo esférico que contiene una densa cromatina, las células de Sertoli y Leydig están inmersas en las paredes del túbulo. Espermatocitos primarios ($6.08 \pm 0.93 \mu\text{m}$) también están presentes y se encuentran distribuidos de forma centrípeta desde las paredes del túbulo hacia el lumen. b) estadio II (en maduración), los túbulos están llenos con espermatocitos primarios y secundarios ($3.32 \pm 0.66 \mu\text{m}$ de diámetro) los cuales presentan una forma esférica, se observan también algunas espermátidas ($4.73 \pm 0.72 \mu\text{m}$ de diámetro). En este estadio aún es posible observar algunas espermatogonias en las paredes de los túbulos. c) estadio III (maduro), los túbulos están llenos con abundantes espermatozoides ($7.9 \pm 0.48 \mu\text{m}$) con las colas orientadas hacia el lumen. Los espermatocitos, espermátidas y todos los tipos celulares fueron observados en cortes histológicos longitudinales, lo cual sugiere que la espermatogénesis es un proceso continuo (Fig. 12).

Distribución de estadios de desarrollo en la estructura de LM

La estructura de longitud de manto de machos osciló entre 30 y 78 cm, analizando los estadios de desarrollo, se observó que el estadio III estuvo presente a lo largo de toda la estructura de tallas, calamares en estadio de desarrollo I y II se observaron en las marcas de clase de entre 30 y 52 cm LM con proporciones variables, por lo tanto, todos los individuos mayores a 54 cm estaban maduros. De este modo, se observa que los machos a diferentes intervalos de longitud de manto mostraron actividad reproductiva (Fig. 13a). En la escala temporal, las proporciones de machos maduros (estadio III) aumentaron desde abril (33.3%) hasta noviembre (83.3%), con la proporción máxima durante septiembre. En marzo, no se observó actividad reproductiva por parte de los calamares machos (Fig. 13 b).

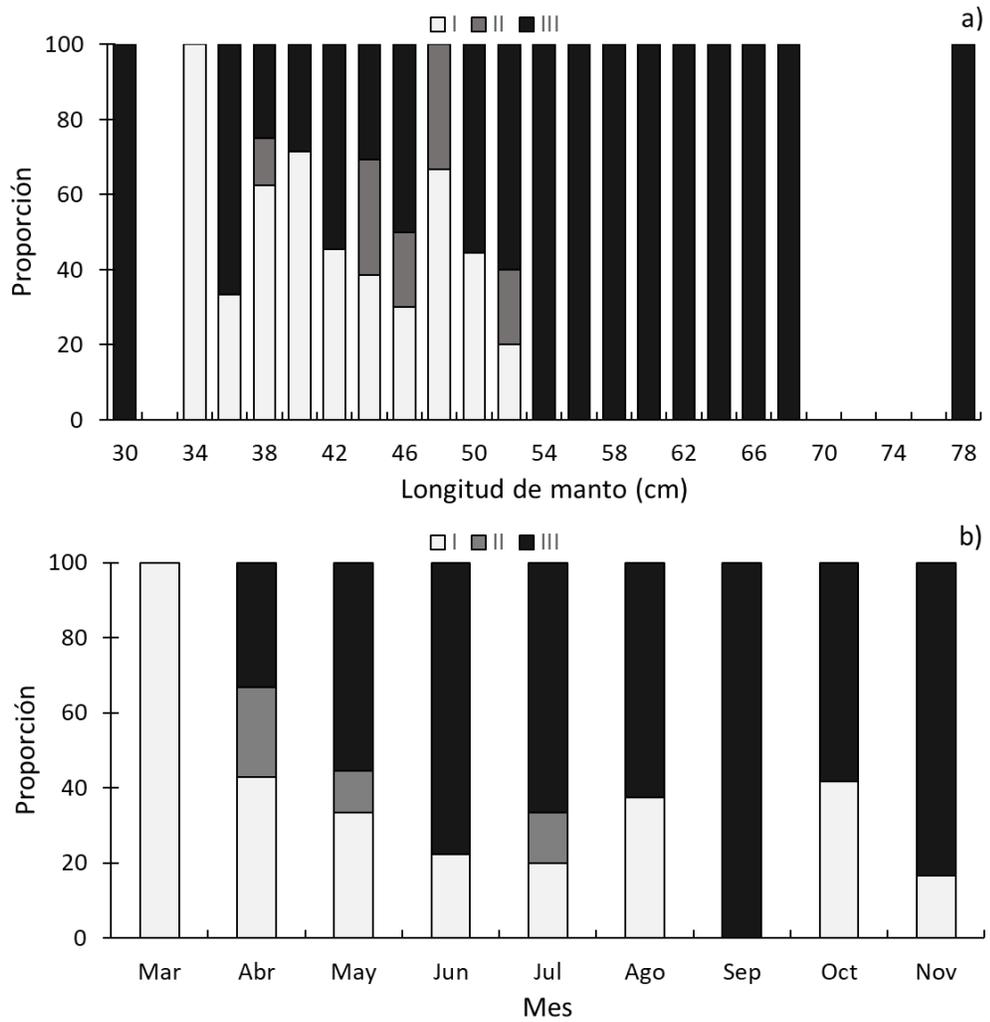


Figura 13: Proporción por talla (a) y mensual (b) de los diferentes estadios testiculares de *Dosidicus gigas* a través del periodo de estudio en el Golfo de California, México.

Área de cobertura gonádica

De acuerdo con la estructura de longitud del manto (30-78 cm), la actividad reproductiva también se analizó utilizando estimaciones de ACG. Se estimó un promedio de ACG de 32.2% a partir del cual se denotaban individuos maduros, con base en esto se observó que calamares mayores de 36 cm LM estaban maduros (Fig. 14 a). Las estimaciones de ACG por estadio de desarrollo fueron 32.6% (etapa I), 45.6% (etapa II) y 43.0% (etapa III). Estos resultados no mostraron un predominio de calamares maduros, sin embargo, el ACG para los estadios de desarrollo II y III fue ligeramente superior al estimado para el estadio I (Fig. 14 b). El ACG mensual estimado mostró una variación entre el 29.4% y el 44.6%, con picos observados durante abril, septiembre y noviembre. El patrón general mostró un área de cobertura gonádica cercana al 40.0%, excepto en marzo (29.4%) (Fig. 14 c).

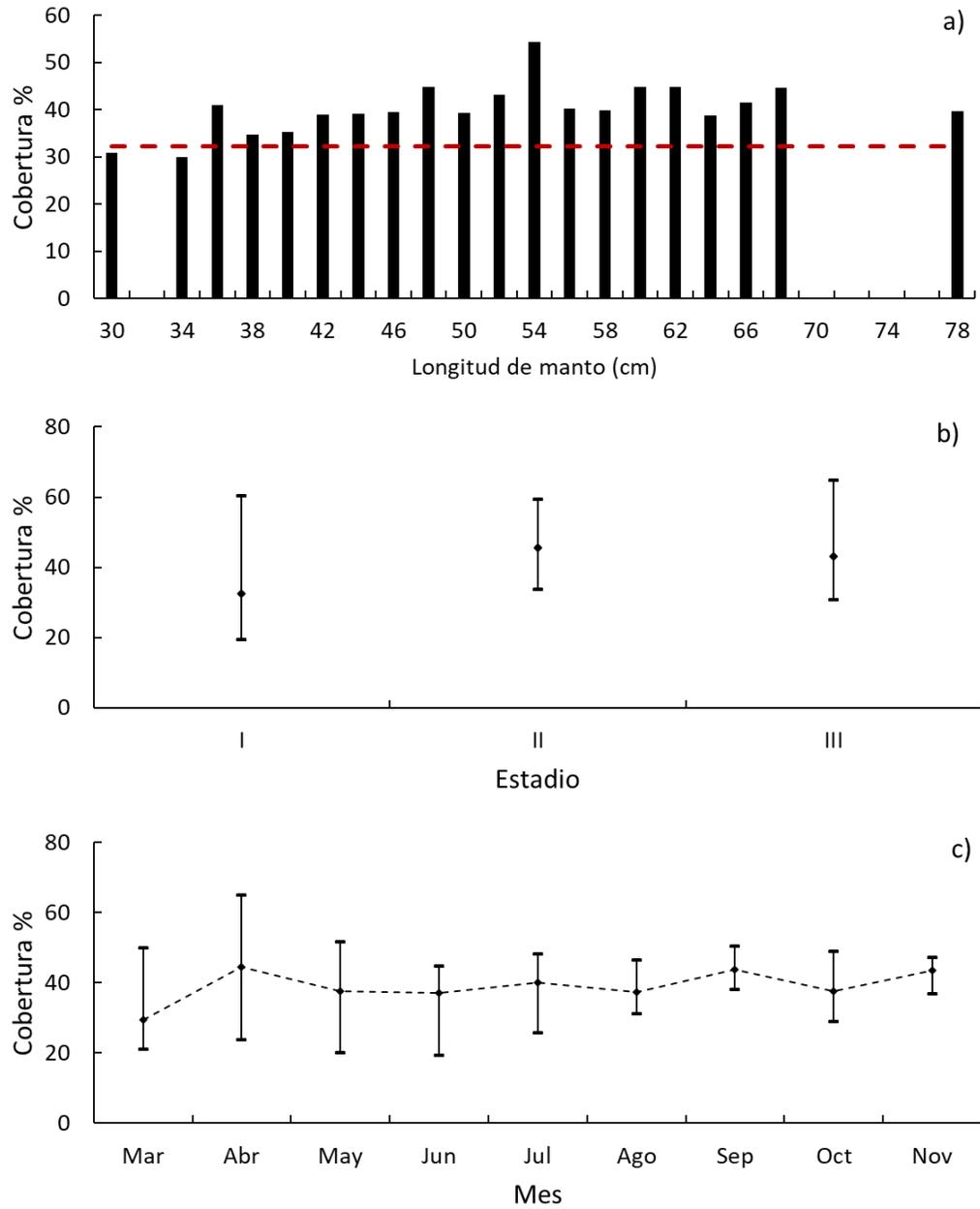


Figura 14: Área de cobertura gonádica (ACG) analizada por la estructura de longitud de manto (a), por estadio de desarrollo testicular (b) y de manera mensual (c) de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México.

Distribución de frecuencias de longitudes de manto

La distribución de frecuencias de longitudes de manto en machos de calamar gigante durante el 2008 (Fig. 15 a) mostró la presencia de cuatro grupos, mientras que durante 2009 se estimaron cinco grupos (Fig. 15 b). El criterio estadístico para seleccionar los grupos fue basado en el criterio de información de Akaike, los resultados de este análisis se muestran en la tabla VII. Los valores medios estimados para los diferentes grupos para cada año, así como los parámetros asociados con cada distribución normal, se muestran en la Tabla VIII. Comparativamente, en 2009, los calamares machos eran más pequeños que en 2008.

Tabla VII. Selección basada en el AIC del número de grupos de talla anuales estimados utilizando una función de densidad multinomial aplicada a la distribución de frecuencia LM (cm) de machos del calamar gigante, *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	FO	K	AIC
2008	Un grupo de talla	25.3	3	60.2
	Dos grupos de talla	24.9	6	67.7
	Tres grupos de talla	35.3	9	90.4
	Cuatro grupos de talla	4.2	12	26.5*
2009	Un grupo de talla	40.5	3	94.4
	Dos grupos de talla	33.3	6	89.1
	Tres grupos de talla	15.6	9	49.4
	Cuatro grupos de talla	12.5	12	44.2
	Cinco grupos de talla	10.6	15	43.9*

FO es el valor estimado de la función objetivo y K es el número de parámetros estimados.

El asterisco (*) indica el AIC más bajo.

Tabla VIII. Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de machos de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	Promedio (cm)	σ_i	λ_i	Mín (cm)	Máx (cm)
2008	Un grupo de talla	43.4	2.1	14.8	42.7	44.1
	Dos grupos de talla	51.0	0.6	13.3	50.8	51.2
	Tres grupos de talla	56.8	4.0	36.8	55.4	58.1
	Cuatro grupos de talla	67.5	0.8	11.3	67.3	67.8
2009	Un grupo de talla	30.3	0.2	1.9	30.2	30.3
	Dos grupos de talla	38.0	1.8	31.1	37.6	38.4
	Tres grupos de talla	44.0	2.4	66.8	43.4	44.6
	Cuatro grupos de talla	50.7	0.5	18.7	50.6	50.9
	Cinco grupos de talla	68.4	0.3	3.2	68.3	68.4

Se muestran los valores de la media LM (cm), desviación estándar (σ_i), proporción (λ_i), e intervalos de confianza ($p < 0.05$) para cada grupo de talla.

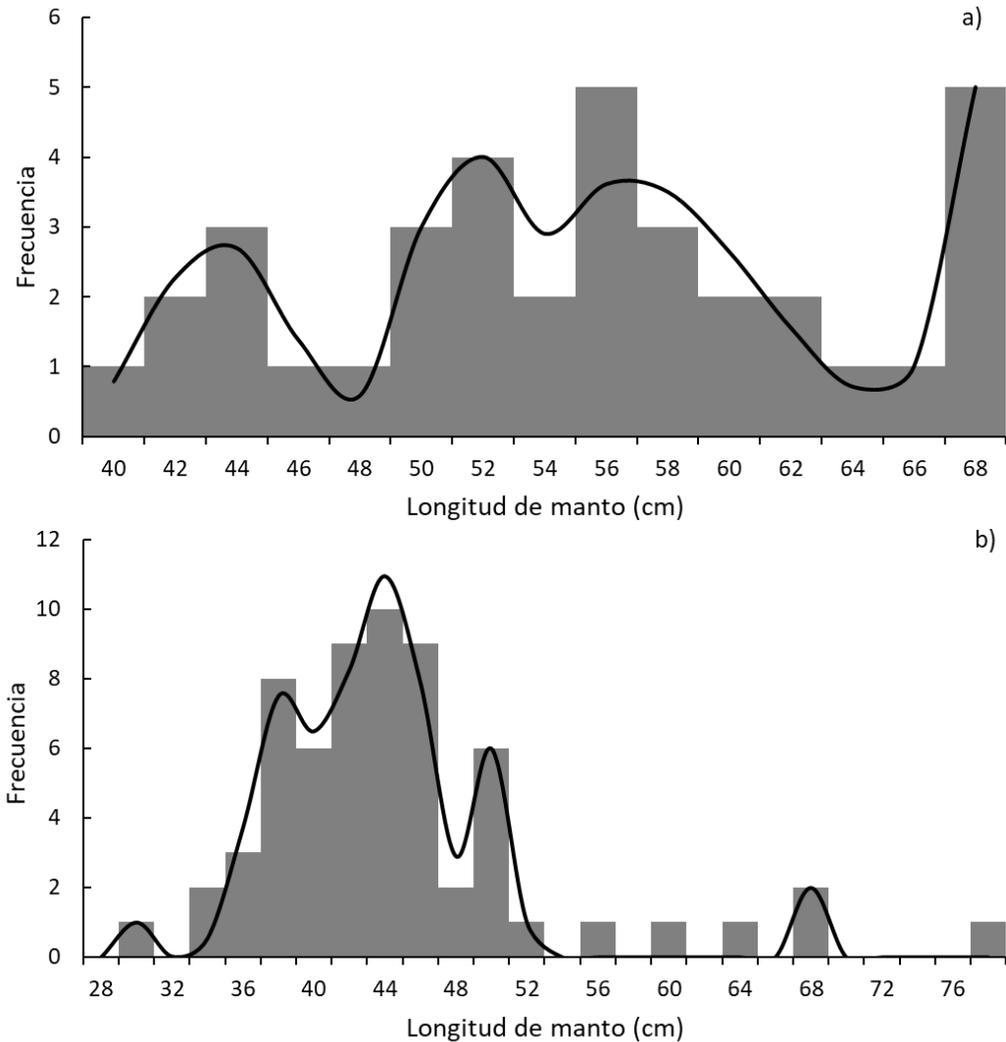


Figura 15: Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de machos observados (barras) y estimados (líneas) para *Dosidicus gigas* durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).

La distribución de frecuencias de longitudes de manto combinando ambos sexos mostró la presencia de cuatro grupos en ambos años (2008 y 2009). La representación visual de las cuatro cohortes para cada año se muestra en la figura 16 a y 16 b. Los resultados del criterio de información de Akaike para seleccionar los grupos se muestran en la tabla IX y los valores medios estimados para los diferentes grupos para cada año, así como los parámetros asociados con cada distribución normal, se muestran en la tabla X.

Tabla IX. Selección basada en el AIC del número de grupos de talla estimadas utilizando una función de densidad multinomial aplicada a la distribución de frecuencia LM (cm) de ambos sexos de calamar gigante, *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	FO	K	AIC
2008	Un grupo de talla	172.0	3	324.8
	Dos grupos de talla	120.3	6	268.5
	Tres grupos de talla	110.5	9	260.2
	Cuatro grupos de talla	41.5	12	95.8*
2009	Un grupo de talla	601.1	3	856.3
	Dos grupos de talla	268.9	6	570.4
	Tres grupos de talla	221.8	9	506.8
	Cuatro grupos de talla	129.0	12	316.6*

FO es el valor estimado de la función objetivo y *K* es el número de parámetros estimados.

El asterisco (*) indica el AIC más bajo.

Tabla X. Parámetros y número de grupos de talla estimados utilizando un análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia de longitudes de manto (LM, cm) de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

	Número de grupos	Promedio				
		(cm)	σ_i	λ_i	Mín (cm)	Máx (cm)
2008	Un grupo de talla	56.2	1.6	41.1	55.9	56.4
	Dos grupos de talla	52.1	0.0	11.0	52.1	52.1
	Tres grupos de talla	50.6	8.5	279.6	49.4	51.9
	Cuatro grupos de talla	68.5	1.0	23.6	68.4	68.6
2009	Un grupo de talla	37.9	1.2	75.3	37.7	38.0
	Dos grupos de talla	42.7	5.2	580.7	42.2	43.3
	Tres grupos de talla	48.3	0.2	14.9	48.3	48.3
	Cuatro grupos de talla	55.9	0.3	4.3	55.9	56.0

Se muestran los valores de la media LM (cm), desviación estándar (σ_i), proporción (λ_i), e intervalos de confianza ($p < 0.05$) para cada grupo de talla.

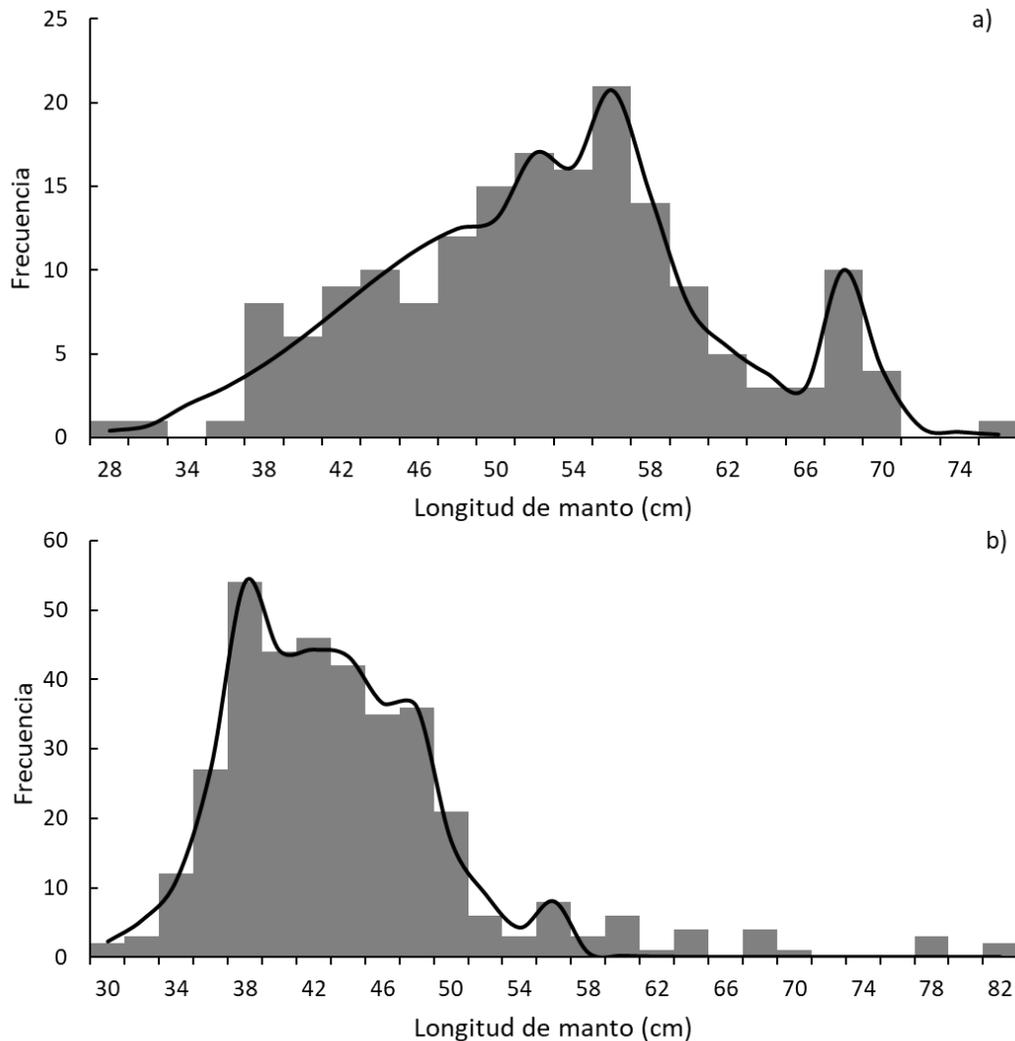


Figura 16: Distribuciones anuales de la frecuencia de longitud del manto de ambos sexos observados (barras) y estimados (líneas) para *Dosidicus gigas* durante las temporadas de pesca en 2008 (a) y 2009 (b).

Proporción sexual e índice gonadosomático de hembras y machos

El índice gonadosomático (IGS) estimado para las hembras de calamar gigante mostró dos valores máximos durante el periodo de estudio, el primero durante junio (IGS = 0.4) y el segundo durante septiembre (IGS = 0.5), lo anterior indicó que el IGS tuvo valores más altos y un periodo más extendido durante los meses de verano en comparación con el resto del año (Fig. 17 a). El IGS en machos mostró un incremento de marzo (IGS = 0.1) a

noviembre (IGS = 0.7), con dos picos durante este periodo, el primero en junio (IGS = 0.5) y el segundo en noviembre (IGS = 0.7) (Fig. 17 b), durante estos meses, el IGS indico la máxima actividad reproductiva. Durante septiembre no se obtuvieron datos para los machos.

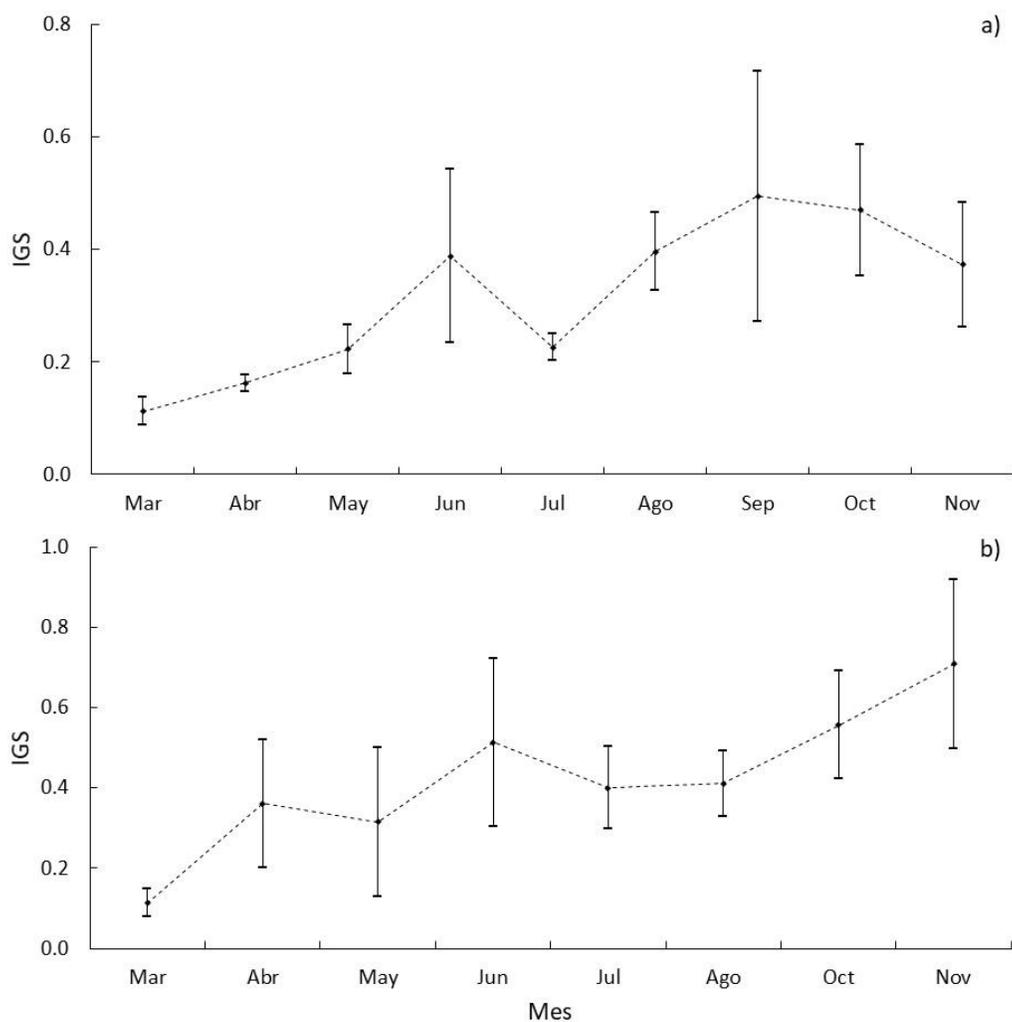


Figura 17: Índice gonadosomático estimado para hembras (a) y machos (b) de calamar gigante *Dosidicus gigas*. Las barras indican los limites inferior y superior ($e < 0.05$)

La proporción sexual mostro diferencias significativas de acuerdo con la prueba de χ^2 ; de esta forma se pudo observar la predominancia de las hembras en la población de calamar gigante. De manera mensual, las diferencias se observaron de mayo a agosto, mientras que, en los periodos de marzo a abril y septiembre a noviembre, la proporción sexual fue 1:1 (Fig. 18, tabla XI,).

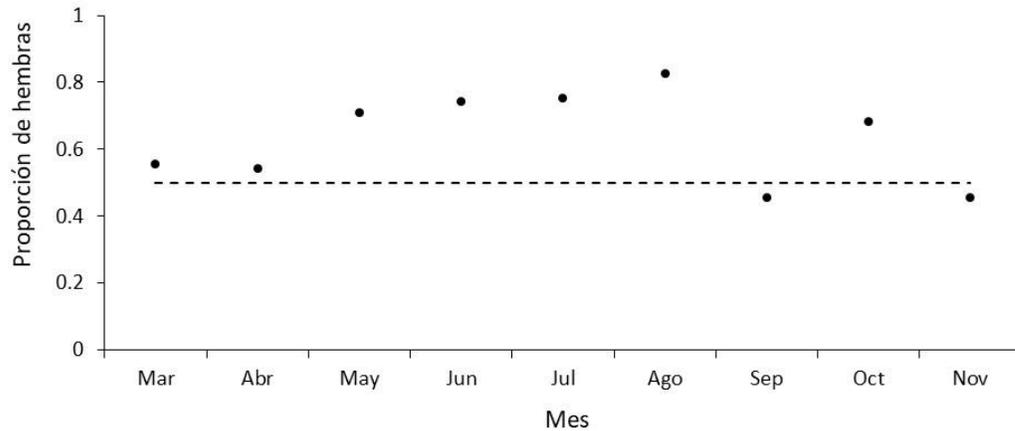


Figura 18: Proporción de hembras de *Dosidicus gigas* a través del periodo de estudio en el Golfo de California, México

Tabla XI. Valores mensuales de χ^2 y de P para *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

Mes	Hembras	Machos	χ^2	Valor de P
Marzo	5	4	0.06	0.81
Abril	25	21	0.17	0.68
Mayo	44	18	5.45	0.02*
Junio	26	9	4.13	0.04*
Julio	43	14	7.38	0.01*
Agosto	43	9	11.12	0.00*
Septiembre	5	6	0.05	0.83
Octubre	26	12	2.58	0.11
Noviembre	5	6	0.05	0.83

Los asteriscos (*) denotan diferencias significativas.

Talla de madurez sexual de hembras

Se analizaron 1052 hembras correspondientes a muestreos realizados del año 2000 al 2010. El intervalo de tallas varió de 28 a 92 cm LM; la hembra madura de menor tamaño fue de 33.5 cm LM, mientras que la hembra inmadura de mayor tamaño fue de 91 cm LM. Las estimaciones de la talla media de madurez sexual y los parámetros para cada modelo

se muestran en la tabla XII. De los modelos analizados, el que mejor se ajusta a los datos es el de Brouwer & Griffiths el cual obtuvo el mayor peso de Akaike ($W_i=83.3$) y el valor más bajo de AIC, por lo tanto, este modelo es considerado como el mejor para estimar la L_{50} de las hembras de calamar gigante, el cual fue de 72 cm LM; el siguiente modelo con buen soporte estadístico fue el de Weibull ($W_i=16.5$). El resto de los modelos no fueron seleccionados por AIC y consecuentemente, estos no fueron considerados adecuados para describir la talla de madurez sexual por si mismos; sin embargo, para realizar la ponderación se utilizaron todos los modelos, estimando una \bar{L}_{50} de 72.9 cm LM (70.7-76.2). Las trayectorias estimadas para los cinco modelos, así como para el modelo global se muestran en la figura 19. En todos los modelos se estimaron tres parámetros e invariablemente, en todos ellos el valor de la asíntota superior (ε) fue 1. Lo anterior indica que la proporción de madurez observada en *D. gigas* fue suficientemente informativa de una asíntota con valor de 1.

Tabla XII: Valores de talla de madurez sexual e intervalos de confianza (en paréntesis) estimados para para *Dosidicus gigas* en el Golfo de California.

Modelo	L_{50}	$-\ln \mathcal{L}$	K	AIC	Δ_i	W_i
Brouwer & Griffiths	72 (69.9-74.9)	81.3	3	168.6	0.0	83.3
Weibull	77.8 (74.9-82.5)	82.9	3	171.9	3.2	16.5
Welch & Fourcher	72.9 (69.9-75.2)	87.3	3	180.6	12.0	0.2
Gamma	76.4 (72.7-82.3)	100.4	3	206.8	38.2	0.0
Gompertz	64.1 (63.2-68.8)	102.3	3	210.5	41.9	0.0

El logaritmo negativo de verosimilitud($-\ln \mathcal{L}$) es el valor estimado de la función objetivo, K es el número de parámetros estimados, AIC es el criterio de información de Akaike, Δ_i y W_i es la diferencia y el peso de Akaike, respectivamente.

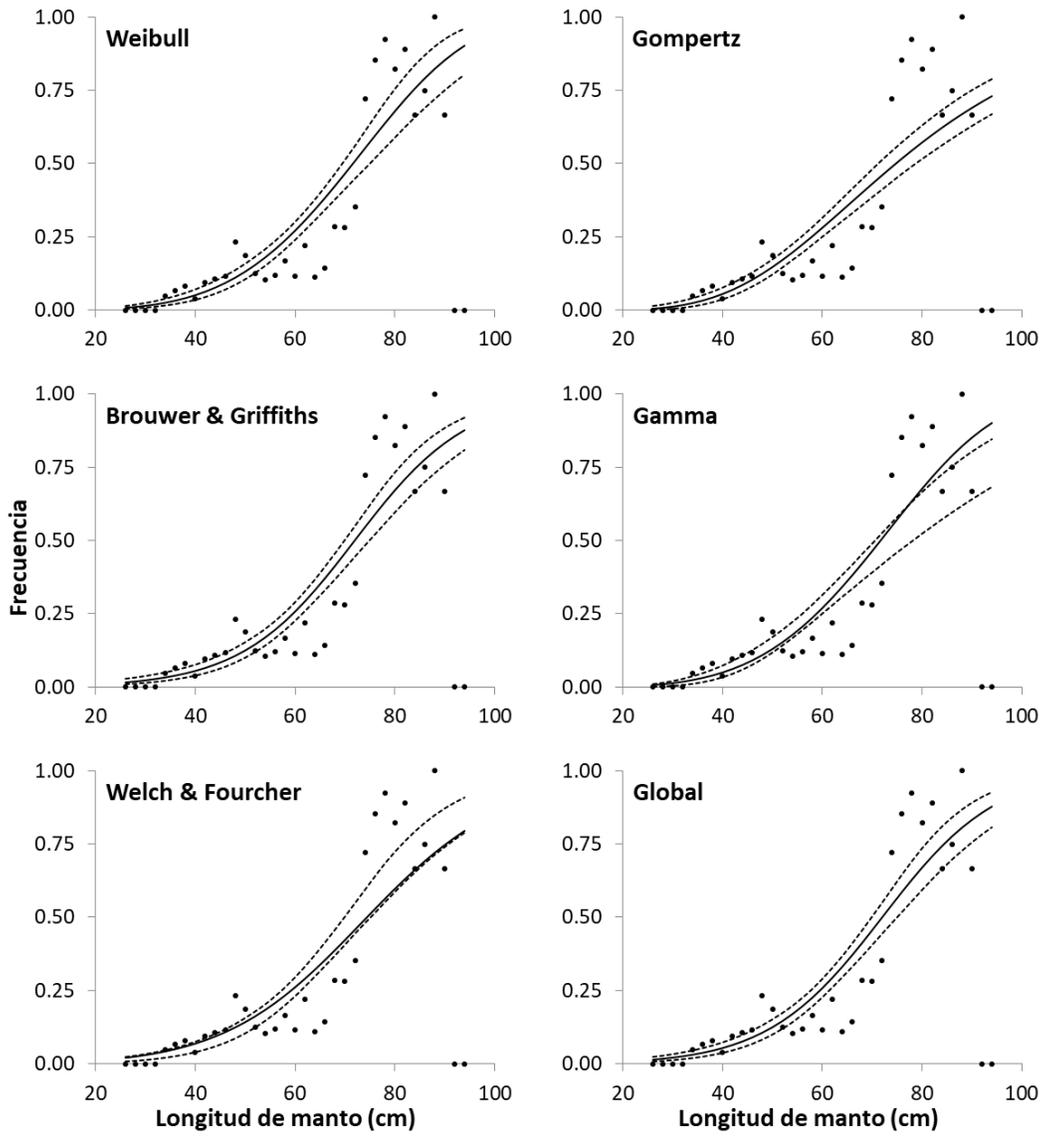


Figura 19: Modelos de talla de madurez sexual de hembras de calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México.

8. DISCUSIÓN

Evaluación reproductiva de hembras

A través del análisis histológico se demostró la presencia de folículos postovulatorios, los cuales se encontraron en todos los estadios ováricos. Particularmente, en el estadio I se observó la mayor frecuencia. Lo anterior es debido a que estas hembras han tenido al menos un evento de desove, como consecuencia, ha comenzado la regeneración de ovocitos para la próxima temporada reproductiva; durante esta etapa es posible observar la presencia de ovocitos previtelogénicos tempranos y folículos postovulatorios (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Este patrón también fue reportado por Hernández-Muñoz *et al.* (2016), sin embargo, ellos encontraron una mayor presencia de folículos postovulatorios en el estadio ovárico V.

Los resultados de este estudio mostraron folículos postovulatorios en individuos en toda la distribución de frecuencias de tallas de la LM, incluidas las hembras pequeñas (32 cm) y grandes (82 cm). De igual forma, fue posible observar ovocitos atrésicos, sin embargo, su presencia no es necesariamente característica de un evento de desove, ya que pueden presentarse en cualquier momento del desarrollo ovárico, además, los factores ambientales (p. ej. la temperatura, el fotoperíodo) pueden influir en su presencia o simplemente representan la reabsorción de vitelo para mantener las reservas de energía (Melo & Sauer, 1999; Valdebenito *et al.*, 2011). De acuerdo con Tyler y Sumpter (1996), Torres-Villegas *et al.* (2007), Lowerre-Barbieri *et al.* (2011) y Sieiro *et al.* (2016), la presencia de ovocitos atrésicos no sugiere el final de la puesta, a menos que se pueda cuantificar y su frecuencia sea mayor del 6%, lo cual no se observó en *D. gigas*. En contraste, los folículos postovulatorios son las mejores estructuras que indican eventos de desove.

La dinámica celular del crecimiento de los ovocitos descrita anteriormente demuestra el desarrollo asincrónico entre grupos, caracterizado por la presencia simultánea

de siete tipos de ovocitos en diferentes subestadios de desarrollo. Además, a través del análisis multinomial aplicado al diámetro teórico, se identificó el desarrollo sincrónico dentro de los grupos de ovocitos. En el estadio ovárico I se observó predominancia de ovogonias, las cuales fueron reclutadas para el siguiente estadio ovárico, dependiendo de qué tan rápido aumentaron su diámetro. Como consecuencia, en el estadio ovárico II se observó simultáneamente la presencia de ovocitos característicos de la previtelogénesis temprana e intermedia y ovogonias. Este proceso de maduración continuó en el estadio ovárico III, con observaciones de ovocitos previtelogénicos tardíos, incluyendo ovocitos previtelogénicos intermedios y ovogonias. De acuerdo con el análisis de frecuencia del diámetro de los ovocitos, se observó una estrategia reproductiva similar en el calamar chokka (*Loligo vulgaris reynaudii*), donde se encontraron ovarios maduros con ovocitos vitelogénicos junto con ovocitos previtelogénicos (Melo & Sauer, 1999).

De manera conjunta, el análisis de frecuencia del diámetro de los ovocitos y la evidencia histológica donde se observan ovarios con folículos postovulatorios junto con ovocitos en diversas etapas de la vitelogénesis, confirma que *D. gigas* desova en repetidas ocasiones (Rocha *et al.*, 2001), lo cual también ha sido reportado para el calamar veteadado *Loligo forbesi* (Boyle *et al.*, 1995; Collins *et al.*, 1995). Si la estrategia reproductiva de *D. gigas* fuera la semelparidad, tal como lo señalan Nigmatullin *et al.* (2001), Nigmatullin y Markaida (2009) y Hoving *et al.* (2013), en el análisis de frecuencia del diámetro de los ovocitos se observaría que todos se desarrollan al mismo tiempo hasta alcanzar su diámetro máximo, lo que indicaría un desarrollo sincrónico de los ovocitos, tal como se ha reportado para el calamar *Onykia ingens* (anteriormente conocido como *Moroteuthis ingens*), calamar antártico (*Gonatus antarcticus*) y pulpo común (*Octopus vulgaris*) (Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Laptikhovsky *et al.*, 2007). En especies semélpas, el análisis de frecuencia del diámetro de los ovocitos forma una única curva con forma de campana, lo que indica un solo valor modal; en contraste, el análisis multinomial aplicado a la distribución de frecuencia del diámetro de los ovocitos para *D. gigas* mostró una distribución multimodal,

demostrando el desarrollo asincrónico de los ovocitos, lo cual es común para especies iteróparas (Murua & Saborido-Rey, 2003).

En este estudio, se encontraron cuatro y tres cohortes de *D. gigas* durante 2008 y 2009, respectivamente. En ambos años, las cohortes se caracterizaron por individuos con LM de menos de 56 cm, aunque en 2008 se identificó una cohorte con una LM promedio de 68.8 cm. Esta variabilidad en el número de cohortes de calamar gigante en el Golfo de California ha cambiado entre uno y tres, aunque la población a menudo está compuesta de solo dos cohortes (Velázquez-Abunader *et al.*, 2012); sin embargo, durante 1980-1981, cinco cohortes fueron claramente distinguibles (Ehrhardt *et al.*, 1983). Estos cambios interanuales repentinos en el número de cohortes también se han observado en la Corriente de Humboldt, donde se han reportado entre una y seis cohortes (Keyl *et al.*, 2011), y al menos tres cohortes se han documentado a lo largo del OPO en diferentes zonas marinas y costeras, principalmente en Costa Rica, Ecuador, Perú y Chile (Argüelles *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2013; Ibáñez *et al.*, 2015; Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b); por lo tanto, la presencia de múltiples cohortes en la población de calamar gigante es consecuencia de varios eventos de desove. En el Golfo de California, con datos dependientes de la pesca se han observado hembras pequeñas desovando cada año desde 1995 (Hernández-Herrera *et al.*, 1998), lo anterior indica que en cada cohorte la madurez sexual empieza en organismos pequeños (aproximadamente 20 cm LM y 5 meses) y continúan desovando en cada temporada reproductiva a lo largo de toda su vida, alcanzando aproximadamente 85 cm LM y 1.4 años (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014).

En este estudio se observó que la abundancia de hembras en la población fue mayor que la de los machos, lo cual es una característica poblacional común reportada para *D. gigas* (Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016a). Un patrón de proporción sexual similar fue señalado por Nigmatullin *et al.* (2001) en la corriente de Humboldt, donde los autores sugieren que la reproducción ocurre todo el año con máximos durante primavera y verano. Los hallazgos del presente estudio indicaron que las hembras en etapa de desove

se observaron principalmente durante mayo-junio, mientras que las hembras en postdesove se identificaron durante abril-junio y agosto-octubre. El período de desove de abril-junio fue reportado previamente por Hernández-Herrera *et al.* (1998) a través de la identificación de estadios ováricos. De manera similar, durante 2006-2007 y 2015, se identificaron masas de huevos de *D. gigas* en el Golfo de California en los meses de mayo y junio (Staaf *et al.*, 2008; Birk *et al.*, 2016), lo cual coincide con los hallazgos previamente reportados y los del presente trabajo. Sin embargo, el segundo período evidenciado por el análisis histológico no ha sido confirmado con la presencia de masas de huevos en campo. Lo anterior, permite señalar que el calamar gigante *D. gigas* en el Golfo de California desova dos veces, generando diferentes números de cohortes.

Tradicionalmente, la semelparidad ha sido definida por un solo evento reproductivo altamente fecundo y la posterior muerte del individuo; en contraste, en la iteroparidad existen repetidos eventos de reproducción a lo largo de la vida del organismo (Cole, 1954; Charnov & Schaffer, 1973; Young, 1981; Crespi & Teo, 2002). Sin embargo, dada la extrema plasticidad de la paridad en algunos organismos, esta clasificación no refleja la realidad biológica reproductiva. Hughes y Simons (2014) y Hughes (2017) señalan que la paridad debe entenderse como una distribución del esfuerzo reproductivo a través del tiempo, por lo tanto, debe ser tratado como un rasgo continuo en lugar de uno discreto; de esta manera, la semelparidad y la iteroparidad son los puntos extremos de este rasgo continuo. Para evitar confusiones, Rocha *et al.* (2001) propusieron cambiar los términos semelparidad por “desova una vez” e iteroparidad por “desova más de una vez”; en este contexto, clasificaron a *D. gigas* como un desovador múltiple. Así mismo, con base en la presencia de folículos postovulatorios, Hernández-Muñoz *et al.* (2016) señalaron que el calamar gigante desova más de una vez; sin embargo, no llegaron a conclusiones específicas sobre la estrategia reproductiva debido a que sus hallazgos se basaron en 73 ovarios recolectados en una escala regional amplia (Golfo de California y la región occidental de la península de Baja California) y sin un diseño de muestreo sistematizado (muestras obtenidas durante octubre de 2000, septiembre de 2003, febrero de 2012 y agosto de 2012). En contraste, en este

estudio la escala regional se limitó a la principal área de distribución de *D. gigas* en el Golfo de California, y las muestras biológicas se recolectaron quincenalmente de marzo de 2008 a noviembre de 2009. En este contexto, los análisis cuantitativos y cualitativos mostraron evidencia del desarrollo asincrónico de ovocitos en los ovarios de *D. gigas*, con diámetros entre 4.5 μm en ovogonias y 619 μm en ovocitos postvitelogénicos, destacando que los encontrados en este estudio fueron más pequeños que los descritos por Hernández-Muñoz *et al.* (2016), los cuales oscilaron entre 11.7 μm para ovogonias y 656.7 μm para ovocitos postvitelogénicos; la diferencia en los diámetros de las ovogonias entre los dos estudios se podría deber a la etapa en la división mitótica en que fueron medidos. Así mismo, el patrón de desarrollo ovárico se caracterizó por la presencia de múltiples subestadios de ovocitos, evidenciados por las múltiples cohortes reconocidas por su diámetro promedio y sus características celulares. Estos procedimientos histológicos y estadísticos son fundamentales en los análisis reproductivos, por lo tanto, han sido utilizados de manera común para redefinir las estrategias reproductivas de varias especies de cefalópodos clasificados erróneamente (Tabla XIII).

Tabla XIII. Estrategia reproductiva para especies de cefalópodos reclasificados de semélparos a desovadores múltiples o iteróparos.

Especies	Periodo de estudio	Región	Tamaño de muestra	Estrategia reproductiva previamente reportada	Nueva clasificación de la estrategia reproductiva	Criterios para definir la estrategia reproductiva	Fuente
<i>Graneledone boreopacifica</i>	Diciembre 1961 y marzo 1970	Noreste del océano Pacífico	5	Desconocido	Desovador múltiple	El ovario y los oviductos se examinaron y midieron macroscópicamente para determinar la distribución de frecuencia de tamaño de los ovocitos. Huevos maduros en el oviducto en un espécimen que parece ser inmaduro con oviductos flácidos, que no prueban que esta especie sea iterópara. Sin embargo, es probable que sean los remanentes de un desove anterior.	(Bello, 2006)
<i>Kondakovia longimana</i>	15 febrero 2012	Mar de Ross	1	Desconocido	Posiblemente, iteróparo	Huevos maduros en el oviducto en un espécimen que parece ser inmaduro con oviductos flácidos, que no prueban que esta especie sea iterópara. Sin embargo, es probable que sean los remanentes de un desove anterior.	(Laptikhovsky <i>et al.</i> , 2013)
<i>Octopus chierchiae</i>	Febrero 1975	Costa Pacífica de Panamá	7	Semélparo	Iteróparo	Las hembras copularon tres veces mientras estaban en cautiverio.	(Rodaniche, 1984)
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	Individuos colectados entre 1962 y 1972	Sureste de California	43	Semélparo	Iteróparo	Los folículos postovulatorios estaban presentes como evidencia de un desove previo.	(Hoving <i>et al.</i> , 2015)

Tabla XIII. Continuación

Especies	Periodo de estudio	Región	Tamaño de muestra	Estrategia reproductiva previamente reportada	Nueva clasificación de la estrategia reproductiva	Criterios para definir la estrategia reproductiva	Fuente
<i>Octopus vulgaris</i>	2004 - 2007	Aguas de Galicia	359	Desovador terminal simultaneo con ovulación sincrónica	Desarrollo ovárico asincrónico	Descripción histológica y prevalencia de atresia	(Sieiro <i>et al.</i> , 2016)
<i>Loligo vulgaris reynaudii</i>	1992-1993	Costa sur de Sudáfrica	250	Desconocido	Desovador múltiple	Análisis histológico y del tamaño de los ovocitos.	(Melo & Sauer, 1999)
<i>Lolliguncula panamensis</i>	2003-2006 y 2008	Golfo de California	2460	Desconocido	Desarrollo ovárico sincrónico con desoves múltiples	Histología en diferentes etapas de desarrollo.	(Arizmendi-Rodríguez <i>et al.</i> , 2012)
<i>Dosidicus gigas</i>	2008-2009	Golfo de California	287	Desovador múltiple	Iteróparo	Histología en diferentes etapas de desarrollo, presencia de folículos postovulatorios en hembras en reposo, distribución del diámetro de los ovocitos.	Este estudio

Nesis (1996), Nigmatullin *et al.* (2001), Rocha *et al.* (2001), Nigmatullin y Markaida (2009) y Hoving *et al.* (2013) atribuyeron la semelparidad a *D. gigas* sin evidencia histológica, tomando como criterio el patrón reproductivo general observado para los miembros de la familia Ommastrephidae. La primera descripción histológica del desarrollo ovárico para calamar gigante fue realizada por Michel *et al.* (1986) y años más tarde por Díaz-Uribe *et al.* (2006); posteriormente, Hernández-Muñoz *et al.* (2016) encontraron folículos postovulatorios como evidencia de desoves previos. Dichas estructuras están constituidas por capas de células foliculares que permanecen en el ovario después de la liberación del ovocito durante el desove; inicialmente son una estructura bien definida, pero después de algunos días se deterioran por efecto de la apoptosis, el cual es un mecanismo en el que el núcleo y la membrana citoplásmica del ovocito se degeneran progresivamente y son reabsorbidos por los macrófagos (Flores-Pérez *et al.*, 2005; Grier *et al.*, 2017; Camacho-Mondragón *et al.*, 2019); así mismo, el deterioro puede estar influido por efectos ambientales como la temperatura del agua (Ganias *et al.*, 2007). En hembras en reposo de *D. gigas*, los folículos postovulatorios se encontraron simultáneamente con ovocitos previtelogénicos, lo que denota la recuperación ovárica. Considerando la fuerte evidencia histológica mostrando la presencia de folículos postovulatorios en todos los estadios ováricos, destacando su presencia en hembras en reposo y en individuos a lo largo de toda la estructura de tallas, además del análisis de frecuencia del diámetro de los ovocitos y la presencia de múltiples cohortes en la población, indican que esta especie tiene una estrategia reproductiva iterópara.

Evaluación reproductiva de machos

Con base en criterios arbitrarios y macroscópicos, Nesis (1970, 1983) y Ehrhardt *et al.* (1983, 1986) propusieron tres estadios de desarrollo sexual para machos de *D. gigas* en aguas peruanas y cinco en aguas mexicanas. Más tarde, con base en análisis histológicos, Michel *et al.* (1986) reportaron tres estadios de desarrollo para machos de calamar gigante (inmaduros, en maduración y maduros) en el Golfo de California. A pesar de que la

propuesta de cuatro estadios de desarrollo de Sauer y Lipinski (1990) fue descrita originalmente para loliginidos (*L. vulgaris reynaudii*), esta clasificación ha sido utilizada de manera común para machos de *D. gigas*. Pese a su limitación, Markaida (2001) utilizó esta clasificación para calamar gigante y reportó cinco estadios de desarrollo, observando una baja abundancia de individuos en estadios inmaduros y “desovados”. Recientemente, Perea *et al.* (2018) utilizaron tres estadios de desarrollo para la clasificación de machos de *D. gigas* basadas en criterios macroscópicos e histológicos, lo que confirma la presencia de individuos inmaduros, en maduración y maduros. En el presente estudio, con base en el grupo celular más avanzado observado en los testículos, se identificaron tres estadios de desarrollo para describir el ciclo gametogénico de machos de *D. gigas*, lo cual coincide con la clasificación previamente propuesta por Michel *et al.* (1986) y Perea *et al.* (2018). Adicionalmente, aunque Michel *et al.* (1986) y Markaida (2001) informaron previamente diámetros entre 4 y 8 μm para espermatogonias y entre 1.5 y 3 μm para espermátidas respectivamente, el presente estudio es el primero en reportar las mediciones de todas las células involucradas en el proceso de espermatogénesis. La actividad reproductiva de los machos de calamar gigante se ha descrito a lo largo de un gradiente latitudinal en el Océano Pacífico Oriental. Para el Pacífico mexicano, se han reportado individuos maduros durante todo el año, lo que indica que están disponibles para la reproducción en cualquier momento (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001). En aguas ecuatorianas, no fue posible definir un período reproductivo debido a que la especie mostró actividad reproductiva durante varios meses, por lo que un periodo máximo asociado con la reproducción no fue claramente evidenciado (Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b). En aguas peruanas, Tafur *et al.* (2010) analizaron los cambios interanuales en la actividad reproductiva del calamar gigante desde 1991 hasta 2007, informando que el período reproductivo de los machos no está claro y es generalmente más amplio que el de las hembras (comúnmente observado hacia el final del año). A la inversa, en aguas chilenas se identificó un período reproductivo utilizando el índice gonadosomático entre julio de 2003 y febrero de 2004, y se observó la mayor actividad de machos maduros durante octubre (Ibáñez *et al.*, 2015).

En este estudio, se encontró que los machos de *D. gigas* mostraron actividad reproductiva continua y de manera constante durante el período de estudio. Dado que se utilizaron diferentes criterios cuantitativos para evaluar el rendimiento reproductivo del calamar gigante, se encontraron discrepancias entre el índice gonadosomático, las proporciones de los estadios de desarrollo y el área de cobertura gonádica. Si la temporada reproductiva para el calamar gigante se basara únicamente en los criterios del índice gonadosomático y la proporción de estadios de desarrollo, entonces los incrementos del índice gonadosomático de marzo a noviembre y el mismo patrón temporal del estadio III indicarían una temporada reproductiva durante el otoño. En contraste, el área de cobertura gonádica en los diferentes estadios de desarrollo indicó que la cobertura de los espermatocitos primarios y secundarios, incluidas las espermatidas (estadio II) y los espermatozoides (estadio III), fue ligeramente mayor que la cobertura estimada para el estadio I, representado por las espermatogonias; esto significa que la espermatogénesis fue continua. Si los machos de la especie tuvieran una sola temporada reproductiva, entonces el área de cobertura gonadal habría aumentado progresivamente de la etapa I a la etapa III; sin embargo, esta condición no fue observada. Por esta razón, el área de cobertura gonadal estimada mensualmente mostró una baja variabilidad (aproximadamente 40%).

La proporción de estadios de desarrollo según la estructura de tallas indicó actividad reproductiva en los individuos más jóvenes de la población, principalmente en machos con longitudes de manto menores de 38 cm; lo anterior indica que los reclutas son organismos maduros. En este caso, el reclutamiento se define como el número de individuos que alcanzan una etapa específica del ciclo de vida, por ejemplo, la metamorfosis, el asentamiento o la incorporación a la pesquería (Boyle & Rodhouse, 2005). Para el calamar gigante en el Golfo de California, Hernández-Herrera *et al.* (1998) reportaron que, de acuerdo a la distribución de frecuencia tallas, la edad de reclutamiento fue de seis meses, correspondiente a las longitudes del manto entre 24 y 50 cm. Más tarde, utilizando un modelo de captura por edad, la clase de edad de reclutamiento se estimó en cinco meses, correspondientes a 20 cm LM (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014, 2017). En el presente estudio,

se observaron individuos maduros entre 40 y 50 cm LM, aunque también se observaron individuos en las etapas I y II. Sin embargo, la proporción de calamares machos con longitudes de manto a partir de 54 cm estuvo completamente madura (etapa III), estos individuos pertenecían a clases de edad entre 8 y 9 meses (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014). Tomando en cuenta que la longevidad de los calamares gigantes está influenciada por la temperatura del mar, su esperanza de vida puede variar entre 1 y 2 años (Arkhipkin *et al.*, 2015). Dado que los calamares machos alcanzan la madurez sexual a longitudes pequeñas y en las primeras clases de edad, se asume que la principal característica de los machos de *D. gigas* es su alta capacidad reproductiva.

La relatividad precocidad sexual de los machos también puede ser evidenciada a través del área de cobertura gonádica en toda la estructura de tallas de la población. En el presente estudio se definió un valor esperado de ACG (32.2%) que denota individuos maduros, los individuos entre 30 y 38 cm LM estuvieron cerca de este valor, mientras que los machos mayores de 40 cm mostraron un ACG mayor que el valor esperado. En resumen, los machos de calamar gigante mostraron valores altos de ACG (de acuerdo con la escala temporal, el desarrollo gonádico y la estructura de tallas) y altas proporciones de individuos maduros a lo largo del tiempo. La alta capacidad reproductiva de *D. gigas* podría estar asociada con la baja abundancia de machos en la población; comúnmente, la proporción de sexos difiere de 1:1 (F:M). Este patrón se ha reportado a lo largo del Océano Pacífico Oriental; en aguas chilenas entre 1993 y 1994, la proporción de machos a hembras varió de 1:3 a 1:9 (Chong *et al.*, 2005), en 2003 y 2004, fue de 1:4.5 (Ibáñez & Cubillos, 2007). En aguas peruanas, la proporción de sexos fue de 1:7.3 en 1989 (Rubio & Salazar, 1992) y de 1:2.5 en 2001 (Ye & Chen, 2007). En aguas ecuatorianas, las hembras fueron más abundantes que los machos en 2013 y 2014 (Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b). En México, la proporción de sexos ha mostrado variaciones, de 1:1.7 (Bazzino *et al.*, 2007), 1:4.2 (Markaida, 2006), 1:3 (Díaz-Uribe *et al.*, 2006), 1:4.9 (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001), 1:14.3 (Hernández-Herrera *et al.*, 1998) y 1:2.2 (presente estudio). Por esta razón, los estudios biológicos (p. ej., reproducción, edad y crecimiento) contienen un

tamaño de muestra reducido de calamares machos. La baja abundancia de machos también podría estar relacionada con que la esperanza de vida es más corta en comparación con las hembras (Arkhipkin & Murzov, 1989; Masuda *et al.*, 1998; Pecl *et al.*, 2004) y a un aumento en la tasa de mortalidad después del apareamiento (Tafur *et al.*, 2001).

El bajo número de calamares machos en la población ha causado una discrepancia entre el número de clases de talla estimadas en este estudio y las reportadas previamente (Velázquez-Abunader *et al.*, 2012). Asumiendo que el número de cohortes en la población de *D. gigas* está representado por el número de clases de talla, en este estudio se mostró la presencia de cuatro y cinco clases de longitud de manto durante 2008 y 2009, respectivamente. De manera comparativa, la población de calamar gigante en el Golfo de California mostró la presencia de dos cohortes, aunque varió entre una y tres clases cuando se incluyeron a las hembras (Velázquez-Abunader *et al.*, 2012). En este estudio, al estimar el número de cohortes combinando ambos sexos, en 2008 y 2009 se encontraron cuatro grupos de edad. La diferencia en el número de cohortes que se encontraron en este estudio puede explicarse por la baja frecuencia de machos en la población. El predominio de las hembras podría influir en la distribución de frecuencias de la longitud del manto y, en consecuencia, en el número estimado de cohortes. Por lo tanto, es posible que la estructura de clases de talla de los machos está oculta por la abundancia de las hembras. Además, la tasa de crecimiento de los machos es menor que la de las hembras, lo que resulta en una estructura de tallas con individuos más pequeños (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014). Para *Lolliguncula panamensis*, también se ha observado una gran abundancia de hembras de mayor tamaño que el de los machos, lo que puede ser resultado de una distribución diferencial por sexos después del apareamiento; además, los machos sufren deterioro fisiológico, lo que los hace presa fácil para los depredadores. Lo anterior podría ser la causa de la escasa presencia de machos en los estudios donde se analiza la estructura de tallas (Arizmendi-Rodríguez *et al.*, 2012). En este sentido, de acuerdo con la revisión de Boyle y Rodhouse (2005), los machos alcanzan la madurez sexual a tamaños más pequeños que las hembras, permanecen en la etapa de madurez durante más tiempo y se aparean con más

de una hembra. De acuerdo con la frecuencia de los estadios de desarrollo a lo largo de la estructura de tallas, los individuos menores a 50 cm LM mostraron diferentes estadios de desarrollo, lo cual se asoció a una cohorte durante 2008 y a tres durante 2009. Los individuos completamente maduros fueron aquellos mayores de 50 cm LM y representaron tres y dos clases de tallas durante 2008 y 2009, respectivamente. Esto indica que, durante el período de estudio al menos cuatro cohortes de machos de calamar gigante participaron activamente en la reproducción.

En este trabajo fue posible determinar que durante el proceso de espermatogénesis de *D. gigas* implicados los cinco grupos celulares: 1) espermatogonia ($8.38 \pm 1.35 \mu\text{m}$ de diámetro), 2) espermatocitos primarios ($6.08 \pm 0.93 \mu\text{m}$), 3) espermatocitos secundarios ($3.32 \pm 0.66 \mu\text{m}$), 4) espermátidas ($4.73 \pm 0.72 \mu\text{m}$), y 5) espermatozoides ($7.9 \pm 0.48 \mu\text{m}$, acrosoma y núcleo) durante tres estadios de desarrollo: inmaduros, en maduración y maduros. De acuerdo con el área de cobertura gonádica y la organización celular en los testículos, la especie exhibe espermatogénesis continua, con un predominio temporal de espermatocitos y espermátidas (estadio II) así como de espermatozoides (estadio III). En este estudio no fue posible analizar todas las estructuras del sistema reproductor masculino (conductos espermáticos, glándula espermatofórica, glándula espermatofórica accesoria y saco de Needham). La presencia de machos maduros con testículos en espermatogénesis activa en todo el periodo de estudio esta comúnmente reportada en otras especies de cefalópodos, esto se asocia a que los machos pueden depositar los espermátóforos en cualquier hembra madura y no restringirse a una temporada reproductiva para el apareamiento (Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2007).

Talla de madurez sexual de hembras

La elección de un modelo para estimar la talla media de madurez sexual de una especie a menudo es arbitraria o de preferencia personal (Flores *et al.*, 2010; Oviedo-Pérez *et al.*, 2014). Para reducir esta subjetividad al proceso, la teoría de la información permite realizar la selección del mejor modelo de una manera sencilla y evaluando el soporte relativo de los datos observados con respecto a cada modelo (Burnham & Anderson, 2002; Morales-Bojórquez *et al.*, 2014). Entre las diferentes opciones, el Criterio de Información de Akaike (AIC) es fácil de estimar y es ampliamente utilizado en los estudios de biología reproductiva (Zhu *et al.*, 2011; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Oviedo-Pérez *et al.*, 2014). En este estudio se analizaron cinco modelos para estimar el valor de L_{50} en hembras de *D. gigas* en su principal área de distribución en el Golfo de California. El valor más alto se estimó con el modelo de Weibull (77.8 cm LM) y el más bajo con el de Gompertz (64.1 cm LM), sin embargo, el modelo de Brouwer y Griffiths fue el que mejor se ajustó a los datos de las hembras ($-\ln \mathcal{L} = 81.3$) y fue seleccionado como el mejor con base en el AIC (168.6). Este modelo asume una distribución normal de los datos y la curva es simétrica, es decir, a partir del valor medio (L_{50}), la tasa de cambio es uniforme hacia ambas asíntotas. En contraste, el modelo de Gompertz tiene una distribución asimétrica y un punto de inflexión hacia las primeras clases de tallas, por lo que el valor de la L_{50} se alcanza antes que en los modelos simétricos (Oviedo-Pérez *et al.*, 2014). En consecuencia, este modelo obtuvo el más valor más bajo de las estimaciones; no obstante, no representó adecuadamente los datos observados, lo cual se reflejó al obtener el mayor valor de AIC (210.5). Consecuentemente, los modelos que se basan en distribuciones diferentes a la normal no fueron considerados adecuados para describir la talla de madurez sexual del calamar gigante.

En el presente trabajo se realizó una modificación en los modelos al integrar un tercer parámetro para la estimación final de la L_{50} , el principal supuesto de esta modificación es que el evento reproductivo del calamar gigante no es un proceso lineal

relacionado con la talla y que no todas las hembras maduras están en actividad reproductiva al mismo tiempo, por lo tanto, la máxima proporción de madurez alcanzada será diferente del 100% a partir de una determinada talla (Restrepo & Watson, 1991; Walker, 2005). La implementación de un modelo de tres parámetros ha permitido determinar una alta variación en las proporciones de madurez sexual en algunas especies de invertebrados como *Farfantepenaeus californiensis* y *Penaeus esculentus* en las cuales se pudo observar que no todas las hembras de la población maduran o desovan durante la temporada reproductiva (Restrepo & Watson, 1991; García-Borbón *et al.*, 2018). Algunas de las posibles causas que origina la omisión del desove se han relacionado con la talla y una pobre condición corporal del individuo, cambios ambientales o a la presión pesquera, sin embargo, la o las causas no han sido completamente determinadas (Rideout *et al.*, 2005; Rideout & Tomkiewicz, 2011). El caso particular de la proporción de madurez observada en las hembras de *D. gigas* fue informativa de una asíntota igual a uno, lo cual se corrobora al encontrar que todas las hembras mayores de 72 cm LM se encontraban maduras y participando activamente en la reproducción.

Por otra parte, se ha encontrado una gran variabilidad en la talla de madurez sexual del calamar gigante con un rango de 32 a 75 cm LM dependiendo de su zona de distribución (Liu *et al.*, 2013; Morales-Bojórquez & Pacheco-Bedoya, 2016b). Específicamente, en el Golfo de California se ha reportado que varía entre 40 y 75 cm LM (Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001; Markaida *et al.*, 2004; Díaz-Uribe *et al.*, 2006; Markaida, 2006; Bazzino *et al.*, 2007), estas estimaciones se han basado en muestras recolectadas en un corto periodo (1 o 2 años) y en evaluaciones macroscópicas en su mayoría; dichas diferencias en el océano Pacífico oriental podrían estar relacionado con los distintos intervalos de talla utilizados en cada estudio. En el presente trabajo, la talla de madurez sexual fue de 72 cm LM, sin embargo, fueron observadas hembras maduras desde tallas pequeñas (33.5 cm LM). La explicación de esta variación en la L_{50} puede estar asociado a que se analizaron de manera conjunta once años de muestreos entre los cuales pudo haber diferentes cohortes con diferentes rasgos reproductivos.

La biología reproductiva aborda aspectos sobre las estrategias reproductivas, estacionalidad, fecundidad, tipo de desarrollo gonádico, talla y edad de madurez sexual, frecuencia y calidad del desove, el reclutamiento, entre otros. En el presente estudio se utilizaron diferentes metodologías cualitativas y cuantitativas para analizar los principales aspectos de la biología reproductiva de *D. gigas*, dichas técnicas anteriormente no se habían analizado en calamar gigante y permitieron esclarecer aspectos fundamentales como es el tipo de estrategia reproductiva. La integración de dicha información es fundamental para la determinación de la productividad y la capacidad de resiliencia de la población. Asimismo, una apreciación integral sobre los diferentes parámetros poblacionales y su unificación en evaluaciones pesqueras más robustas, permitirá realizar inferencias sobre los impactos de la actividad pesquera y generar mejores estrategias para el manejo de los recursos marinos.

9. CONCLUSIONES

La presencia de folículos postovulatorios en hembras en recuperación/reposo denota que la estrategia reproductiva de *Dosidicus gigas* es la iteroparidad.

La utilización de varias fuentes de información (cualitativas y cuantitativas), tales como los análisis histológicos y la distribución de tamaño de los ovocitos permiten obtener conclusiones más robustas sobre la estrategia reproductiva de los cefalópodos.

El desarrollo asincrónico de los ovocitos del calamar gigante quedó evidenciado por la observación de cinco estadios ováricos, la presencia simultánea de siete tipos de ovocitos en diferentes subestadios de desarrollo y una distribución multimodal durante el periodo de estudio.

No existe un único y evidente período reproductivo para los machos ya que se observó actividad reproductiva constante durante todo el período de estudio. En el caso de las hembras, tampoco es claro un patrón de periodicidad reproductiva, pero se lograron identificar dos picos reproductivos durante los meses del verano (junio y septiembre). Lo anterior, permite señalar que el calamar gigante *D. gigas* en el Golfo de California desova dos veces, generando diferentes números de cohortes.

Las diferencias en el número de cohortes entre años, así como el predominio de hembras en la estructura de tallas, podría influir en una subestimación en la presencia de los machos dentro de la población.

Los machos de calamar gigante tienen una alta capacidad reproductiva evidenciada por los altos valores del área de cobertura gonádica (en escala temporal, desarrollo gonádico y la estructura de longitud del manto) y las altas proporciones de individuos maduros a lo largo del tiempo y en la estructura de tallas.

La implementación de la inferencia multimodelo permite seleccionar de manera objetiva el modelo que mejor representa los datos observados; de igual forma, la estimación del parámetro relacionado con el valor máximo de la asíntota permitiría detectar variaciones en la proporción de madurez a través del tiempo. La talla de madurez sexual de las hembras se estimó en 72 cm LM.

10. LITERATURA CITADA

- Aguirre-Villaseñor, H., E. Morales-Bojórquez, R.E. Morán-Angulo, J. Madrid-Vera & M.C. Valdez-Pineda. 2006. Biological indicators for the Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 32: 471–84.
- Alejo-Plata, M. del C. & J.L. Gómez-Márquez. 2015. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from the coast of Oaxaca, Mexico. *American Malacological Bulletin*, 33: 89–100.
- Argüelles, J., P.G. Rodhouse, P. Villegas & G. Castillo. 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fisheries Research*, 54: 51–61.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., C. Rodríguez-Jaramillo, C. Quiñonez-Velázquez & C.A. Salinas-Zavala. 2012. Reproductive indicators and gonad development of the Panama brief squid *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 31: 817–26.
- Arkhipkin, A., J. Argüelles, Z. Shcherbich & C. Yamashiro. 2015. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72: 400–09.
- Arkhipkin, A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 12: 63–74.
- Arkhipkin, A.I. & S.A. Murzov. 1989. Age and growth of the jumbo squid *Dosidicus gigas*. In: Ivanov, B.G. (Ed.) *Resources and Fishery Perspectives of Squid of the World Ocean*, 107–23. VNIRO Press, Moscow.
- Arnold, J.M. 1984. Cephalopods. In: Tompa, A.S., N.H. Verdonk & J.A.M. van den Biggelaar (Eds.) *The Mollusca. Vol. 7. Reproduction*, 419–54. Academic Press, New York, NY.
- Austin, C., C. Lutwak-Mann & T. Mann. 1964. Spermatophores and spermatozoa of the squid *Loligo pealii*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 161: 143–

52.

- Barton, J. 2002. Fisheries and fisheries management in Falkland Islands Conservation Zones. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 12: 127–35.
- Bazzino, G., C. Salinas-Zavala & U. Markaida. 2007. Variability in the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Santa Rosalía, central Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33: 173–86.
- Bello, G. 2006. Signs of multiple spawning in *Graneledone pacifica* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86: 1183–86.
- Birk, M.A., C. Paight & B.A. Seibel. 2016. Observations of multiple pelagic egg masses from small-sized jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California. *Journal of Natural History*, 51: 2569–84.
- Bonnet, X. 2011. The evolution of semelparity. In: Aldridge, R.D. & D.M. Sever (Eds.) *Reproductive biology and phylogeny of snakes*, 646–72. CRC Press, Taylor & Francis Group; Science Publishers, Inc, Boca Raton, Florida.
- Boyle, P. & P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Wiley-Blackwell. 452 pp.
- Boyle, P.R., G.J. Pierce & L.C. Hastie. 1995. Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*. *Marine Biology*, 121: 501–08.
- Brouwer, S.L. & M.H. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin*, 103: 258–69.
- Brown-Peterson, N.J., D.M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B.J. Macewicz & S.K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 52–70.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. 2nd Ed. Springer, New York, NY. 490 pp.
- Camacho-Mondragón, M.A., M. Villalejo-Fuerte, B.P. Ceballos-Vázquez, E.O. López-Villegas, E. Uría-Galicia, N. Vélez-Arellano & M. Arellano-Martínez. 2019.

- Ultraestructura del ovocito maduro y en reabsorción de *Spondylus limbatus* G . B . Sowerby II , 1847 (= *S . calcifer*) (Bivalvia: Spondylidae). *International journal of Morphology*, 37: 694–700.
- Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, A. Hernández-Herrera & A. Abitia-Cárdenas. 2013. Seasonal reproduction of sailfish *Istiophorus platypterus* from the southeast Mexican Pacific. *Marine Biology Research*, 9: 407–20.
- Charnov, E.L. & W.M. Schaffer. 1973. Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *The American Naturalist*, 107: 791–93.
- Chen, X., J. Li, B. Liu, Y. Chen, G. Li, Z. Fang & S. Tian. 2013. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 567–73.
- Chen, X., H. Lu, B. Liu & Y. Chen. 2011. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91: 229–35.
- Chen, Y. & J.E. Paloheimo. 1994. Estimating fish length and age at 50% maturity using a logistic type model. *Aquatic Sciences*, 56: 206–19.
- Chong, J., C. Oyarzún, R. Galleguillos, E. Tarifeño, R. Sepúlveda & C. Ibáñez. 2005. Parámetros biológico-pesqueros de la jibia, *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae), frente a la costa de Chile central (29°S-40°S) durante 1993-1994. *Gayana*, 69: 319–28.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 29: 103–37.
- Collins, M.A., G.M. Burnell & P.G. Rodhouse. 1995. Reproductive strategies of male and female *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75: 621–34.
- CONAPESCA. 2013. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2013*. México. 299 pp.
- Crespi, B.J. & R. Teo. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of

- semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution*, 56: 1008–20.
- Díaz-Uribe, J.G., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, S. Martínez-Aguilar, M.C. Suárez-Higuera & A. Hernández-López. 2006. Histological validation of the gonadal maturation stages of female jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 32: 23–31.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, F. Garcia, G. González, J.M. López, J. Ortiz & A. Solís. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. In: Caddy, J.F. (Ed.) *Advances in assessment of world cephalopod resources*, 231. FAO Fisheries Technical Paper (FAO).
- Ehrhardt, N.M., N.A. Solís, P.S. Jacquemin, C.J. Ortíz, R.P. Ulloa, D.G. González & B.F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencia Pesquera*, 5: 63–76.
- Emam, W.M. & R.H. Aly. 2000. The male reproductive system of the reef squid *Sepioteuthis lessoniana* Lesson, 1830 (Mollusca: Cephalopoda) from the Gulf of Suez. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries*, 4: 265–95.
- Flores-Pérez, F., C. Rosas-Velasco, M.C. Romano-Pardo & M. Pérez-Martínez. 2005. Apoptosis and follicular atresia: An essential binomial for ovarian development. *Veterinaria México*, 36: 87–103.
- Flores, L., B. Ernst & A.M. Parma. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Marine Biology*, 157: 967–77.
- Ganias, K., C. Nunes & Y. Stratoudakis. 2007. Degeneration of postovulatory follicles in the Iberian sardine *Sardina pilchardus*: Structural changes and factors affecting resorption. *Fishery Bulletin*, 105: 131–39.
- García-Borbón, J.A., E. Morales-Bojórquez & H. Aguirre-Villaseñor. 2018. Long-Term changes in the fraction of mature brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) females and their impact on length at first maturity. *Journal of Shellfish Research*, 37: 1103–11.
- Gilly, W.F., U. Markaida, C.H. Baxter, B.A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler,

- B. Robison, G. Bazzino & C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Marine Ecology Progress Series*, 324: 1–17.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality , and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.*, 115: 513–83.
- Grier, H.J., C.L. Neidig & I. Quagio-Grassiotto. 2017. Development and fate of the postovulatory follicle complex, postovulatory follicle, and observations on folliculogenesis and oocyte atresia in ovulated common snook, *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792). *Journal of Morphology* 1–16.
- Guzmán-Castellanos, A.B., E. Morales-Bojórquez & E.F. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: La inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiologica*, 24: 137–50.
- Haddon, M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall, Boca Raton, Florida. 449 pp.
- Hanlon, R. & J. Messenger. 1996. *Cephalopod behavior*. Cambridge University Press, Cambridge. 232 pp.
- Harman, R.F., R.E. Young, S.B. Reid, K.M. Mangold, T. Suzuki & R.F. Hixon. 1989. Evidence for multiple spawning in the tropical oceanic squid *Stenoteuthis oualaniensis* (Teuthoidea: Ommastrephidae). *Marine Biology*, 101: 513–19.
- 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.
- Healy, J.M. 1989. Spermatozoa of the deep-sea cephalopod *Vampiroteuthis infernalis* Chun: Ultrastructure and possible phylogenetic significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.*, 323: 589–600.
- Hernández-Covarrubias, V., J.L. Patiño-Valencia & H. Aguirre-Villaseñor. 2013. Inferencia multimodelo: cálculo de la talla media de madurez del ostión de roca *Striostrea prismatica* en Nayarit, México. *Ciencia Pesquera*, 22: 11–18.

- Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez, M.Á. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez & G.I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the gulf of California, Mexico. *California Cooperative Oceanic Fisheries investigations. Reports*, 39: 212–18.
- Hernández-Muñoz, A.T., C. Rodríguez-Jaramillo, A. Mejía-Rebollo & C.A. Salinas-Zavala. 2016. Reproductive strategy in jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835): A new perspective. *Fisheries Research*, 173: 145–50.
- Hoving, H.J.T., W.F. Gilly, U. Markaida, K.J. Benoit-Bird, Z.W. -Brown, P. Daniel, J.C. Field, L. Parassenti, B. Liu & B. Campos. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. *Global Change Biology*, 19: 2089–103.
- Hoving, H.J.T., V. V. Laptikhovsky & B.H. Robison. 2015. Vampire squid reproductive strategy is unique among coleoid cephalopods. *Current Biology*, 25: R322–23.
- Hoving, H.J.T., M.R. Lipinski & L. Dam. 2010. The male reproductive strategy of a deep-sea squid: sperm allocation, continuous production, and long-term storage of spermatophores in *Histioteuthis miranda*. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1478–86.
- Hoving, H.J.T., M.A.C. Roeleveld, M.R. Lipinski & Y. Melo. 2004. Reproductive system of the giant squid *Architeuthis* in South African waters. *Journal of Zoology*, 264: 153–69.
- Howard, D.W. & C.S. Smith. 1983. Histological techniques for marine bivalve mollusks. In: *National Oceanic and Atmospheric Administration. Technical Memorandum NMFS-F/NEC-25*, 35–38. US.
- Hughes, P.W. 2017. Between semelparity and iteroparity: Empirical evidence for a continuum of modes of parity. *Ecology and Evolution*, 7: 8232–61.
- Hughes, P.W. & A.M. Simons. 2014. The continuum between semelparity and iteroparity: Plastic expression of parity in response to season length manipulation in *Lobelia inflata*. *BMC Evolutionary Biology*, 14: 1–11.
- Ibáñez, C.M. & L.A. Cubillos. 2007. Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) off

- central-south Chile. *Scientia Marina*, 71: 123–28.
- Ibáñez, C.M., R.D. Sepúlveda, P. Ulloa, F. Keyl & M.C. Pardo-Gandarillas. 2015. The biology and ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean waters: a review. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43: 402–14.
- Jackson, G.D. & N.A. Moltschaniwskyj. 2002. Spatial and temporal variation in growth rates and maturity in the Indo-Pacific squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae). *Marine Biology*, 140: 747–54.
- Jacob-Cervantes, M.L. & H. Aguirre-Villaseñor. 2014. Inferencia multimodelo y selección de modelos aplicados a la determinación de L50 para la sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California. *Ciencia Pesquera*, 22: 61–68.
- Jacobson, L.D., N.C.H. Lo & J.T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 92: 711–24.
- Katsanevakis, S. & C.D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9: 178–87.
- Keyl, F., J. Argüelles & R. Tafur. 2011. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 507–18.
- Laptikhovskiy, V., M.A. Collins & A. Arkhipkin. 2013. First case of possible iteroparity among coleoid cephalopods: the giant warty squid *Kondakovia longimana*. *Journal of Molluscan Studies*, 79: 270–72.
- Laptikhovskiy, V. V., A.I. Arkhipkin & H.J.T. Hoving. 2007. Reproductive biology in two species of deep-sea squids. *Marine Biology*, 152: 981–90.
- Lasdon, L.S., R.L. Fox & M.W. Ratner. 1973. Nonlinear optimization using the generalized reduced gradient method. *Rev. Fr. Autom. Inf. Rech. Oper.*, 8: 73–103.
- Lewis, A.R. & H. Choat. 1993. Reproductive output of the tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 20–28.
- Liu, B., X. Chen, Y. Chen, S. Tian, J. Li, Z. Fang & M. Yang. 2013. Age, maturation, and population structure of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* off the Peruvian

- Exclusive Economic Zones. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 31: 81–91.
- Lowerre-Barbieri, S.K., N.J. Brown-Peterson, H. Murua, J. Tomkiewicz, D.M. Wyanski & F. Saborido-Rey. 2011. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 32–51.
- Lysack, W. 1980. *1979 Lake Winnipeg fish stock assessment program*. Manitoba Department of Natural Resources. Fisheries Branch, Winnipeg. 118 pp.
- Markaida, U. 2001. *Biología del calamar gigante Dosidicus gigas Orbigny, 1835 (Cephalopoda: Ommastrephidae) en el golfo de California, México*. PhD thesis. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México. 381 pp.
- Markaida, U. 2006. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997-1998 El Niño event. *Fisheries Research*, 79: 28–37.
- Markaida, U., C. Quiñónez-Velázquez & O. Sosa-Nishizaki. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 66: 31–47.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fisheries Research*, 54: 63–82.
- Martínez-Aguilar, S., E. Morales-Bojórquez, J.G. Díaz-Uribe, M. del C. Suárez-Higuera & A. Hernández-Herrera. 2004. *La pesquería del calamar gigante (Dosidicus gigas) en el Golfo de California. Recomendaciones de investigación y tácticas de regulación*. México. 77 pp.
- Masuda, S., K. Yokawa, A. Yatsu & S. Kawahara. 1998. Growth and population structure of *Dosidicus gigas* in the southeastern Pacific Ocean. In: Okutani, T. (Ed.) *Contributed Papers to International Symposium on Large Pelagic Squids*, 107–118. JAMARC, Tokyo.
- McNamara, J.M. & A.I. Houston. 1996. State-dependent life histories. *Nature*, 380: 215.
- Melo, Y.C. & W.H.H. Sauer. 1999. Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off coast of South Africa. *Marine Biology*, 135: 307–313.
- Michel, E., A. Klett & R.I. Ochoa-Báez. 1986. Estudio preliminar para la determinación de madurez gonádica del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835). *Ciencia*

- Pesquera*, 5: 77–89.
- Miura, T. & C.I. Miura. 2003. Molecular control mechanisms of fish spermatogenesis. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28: 181–86.
- Montgomery, S.S., C.T. Walsh, M. Haddon, C.L. Kesby & D.D. Johnson. 2010. Using length data in the Schnute Model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Marine and Freshwater Research*, 61: 1435–45.
- Morales-Bojórquez, E., H. Aguirre-Villaseñor & G. Cerdaneres-Ladrón De Guevara. 2014. Confrontación de hipótesis múltiples en pesquerías, teoría de la información y selección de modelos. *Ciencia Pesquera*, 22: 9–10.
- Morales-Bojórquez, E., M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez & A. Hernández-Herrera. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 54: 83–94.
- Morales-Bojórquez, E., S. Martínez-Aguilar, F. Arreguín-Sánchez & M.O. Nevárez-Martínez. 2001. Estimations of catchability at length for the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, México. *California Cooperative Oceanic Fisheries investigations. Reports*, 42: 167–71.
- Morales-Bojórquez, E. & M.O. Nevárez-Martínez. 2010. Catch-at-size analysis for *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico in 1996-2002. *Fisheries Research*, 106: 214–21.
- Morales-Bojórquez, E. & J.L. Pacheco-Bedoya. 2016a. Jumbo squid *Dosidicus gigas*: A new fishery in Ecuador. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*, 24: 98–110.
- Morales-Bojórquez, E. & J.L. Pacheco-Bedoya. 2016b. Population dynamics of jumbo squid *Dosidicus gigas* in Pacific Ecuadorian waters. *Journal of Shellfish Research*, 35: 211–24.
- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science*, 33: 23–31.
- Nesis, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. In: Boyle, P.R. (Ed.) *Cephalopod life cycles, Vol. 1. Species accounts*, 216–31. Academic Press, London.
- Nesis, K.N. 1996. Mating, spawning, and death in oceanic cephalopods: a review.

- Ruthenica*, 6: 23–64.
- Nesis, K.N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. *Oceanology*, 10: 108–18.
- Nevárez-Martínez, M.O., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, A. Balmori-Ramírez, M.A. Cisneros-Mata & R. Morales-Azpeitia. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*; d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 49: 129–40.
- Nevárez-Martínez, M.O., F.J. Méndez-Tenorio, C. Cervantes-Valle, J. López-Martínez & M.L. Anguiano-Carrasco. 2006. Growth, mortality, recruitment, and yield of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Guaymas, Mexico. *Fisheries Research*, 79: 38–47.
- Nigmatullin, C.M. & U. Markaida. 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 789.
- Nigmatullin, C.M., K.N. Nesis & A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fisheries Research*, 54: 9–19.
- Otero, J., Á.F. González, M.P. Sieiro & Á. Guerra. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries Research*, 85: 122–29.
- Oviedo-Pérez, J.L., H. Zea-De la Cruz, H. Aguirre-Villaseñor, C. Meiners-Mandujano, L. Jiménez-Badillo & L. González-Ocarranza. 2014. Talla de madurez sexual del tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* en Veracruz, México. *Ciencia Pesquera*, 22: 37–45.
- Pecl, G.T., N.A. Moltschaniwskyj, S.R. Tracey & A.R. Jordan. 2004. Inter-annual plasticity of squid life history and population structure: Ecological and management implications. *Oecologia*, 139: 515–24.
- Perea, Á., J. Sánchez & B. Buitrón. 2018. Escala de madurez gonadal del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Instituto del Mar del Peru*, 33: 137–52.
- Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez, C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Uribe, A. Hernández-Herrera, O.U. Rodríguez-García, D.I. Arizmendi-Rodríguez. 2019. Evidence

- of iteroparity in jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 38: 149–62.
- Qian, Y. Sen, X.D. Zheng, W.J. Wang, J.M. Yang & Q. Li. 2016. Ultrastructure of spermatozoa and spermatogenesis in *Octopus minor* (Sasaki, 1920) (Cephalopoda: Octopoda). *Journal of Natural History*, 50: 2037–47.
- Restrepo, V.R. & R.A. Watson. 1991. An approach to modeling crustacean egg-bearing fractions as a function of size and season. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 1431–36.
- Rideout, R.M., G.A. Rose & M.P.M. Burton. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries*, 6: 50–72.
- Rideout, R.M. & J. Tomkiewicz. 2011. Skipped spawning in fishes: More common than you might think. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 176–89.
- Roa, R., B. Ernst & F. Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin*, 97: 570–80.
- Rocha, F., A. Guerra & A.F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews*, 76: 291–304.
- Rodaniche, A.F. 1984. Iteroparity in the Lesser Pacific Striped Octopus *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). *Bulletin of Marine Science*, 35: 99–104.
- Rodhouse, P.G. 1998. Physiological progenesis in cephalopod molluscs. *Biological Bulletin*, 195: 17–20.
- Rodríguez-Jaramillo, C., A.M. Ibarra, P. Soudant & E. Palacios. 2017. Comparison of quantitative gonad maturation scales in a temperate oyster (*Crassostrea gigas*) and a sub-tropical oyster (*Crassostrea corteziensis*). *Invertebrate Reproduction & Development*, 61: 147–56.
- Rodríguez-Rúa, A., I. Pozuelo, M.A. Prado, M.J. Gómez & M.A. Bruzón. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on the Atlantic coast of Andalusia (south of Spain). *Marine Biology*, 147: 927–33.
- Roff, D.A. 1981. Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: why don't flatfish put all their eggs in one basket? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*

- Sciences*, 38: 968–77.
- Rosa, R., C. Yamashiro, U. Markaida, P.G.K. Rodhouse, C.M. Waluda, C.A. Salinas-Zavala, F. Keyl, R. O’Dor, J.S. Stewart & W.F. Gilly. 2013. *Dosidicus gigas*, Humboldt Squid. In: Rosa, R., G.J. Pierce & R. O’Dor (Eds.) *Advances in squid biology, ecology and fisheries. Part II-Oegopsid Squids*, 169–206. Nova Science Publishers, Inc., New York.
- Rosenberg, A.A., G.P. Kirkwood, J.A. Crombie & J.R. Beddington. 1990. The assessment of stocks of annual squid species. *Fisheries Research*, 8: 335–50.
- Rubio, J. & C. Salazar. 1992. Prospección pesquera del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) a bordo del buque japonés Shinko Maru N° 2. *Instituto del Mar del Peru*, 103: 3–32.
- Saout, C., C. Quéré, A. Donval, Y.-M. Paulet & J.-F. Samain. 1999. An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture*, 172: 301–14.
- Sato, N., T. Kasugai & H. Munehara. 2014. Spermatangium formation and sperm discharge in the Japanese pygmy squid *Idiosepius paradoxus*. *Zoology*, 117: 192–99.
- Sauer, W.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 Marine Science*, 9: 189–200.
- Saunders, W.B. 1984. Nautilus growth and longevity: evidence from marked and recaptured animals. *Science (New York, N.Y.)*, 224: 990–92.
- Schnute, J. & L. Richards. 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47: 24–40.
- Sieiro, P., J. Otero & Á. Guerra. 2016. Histomorphological study of ovarian atresia over the reproductive cycle of *Octopus vulgaris* from Galician waters (NW Spain). *Zoomorphology*, 135: 419–31.
- Staaf, D.J., S. Camarillo-Coop, S.H.D. Haddock, A.C. Nyack, J. Payne, C.A. Salinas-Zavala, B.A. Seibel, L. Trueblood, C. Widmer & W.F. Gilly. 2008. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 759–70.

- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476–86.
- Tafur, R., F. Keyl & J. Argüelles. 2010. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in relation to environmental variability of the northern Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 400: 127–41.
- Tafur, R., P. Villegas, M. Rabí & C. Yamashiro. 2001. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters. *Fisheries Research*, 54: 33–50.
- Torres-Villegas, J.R., R.I. Ochoa-Báez, L. Perezgómez & G. García-Melgar. 2007. Estimaciones de atresia mayor en la temporada reproductiva 1999-2000 en la sardina monterrey (*Sardinops sagax*) en Bahía Magdalena, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42: 299–310.
- Turner, K., C. Gardner & R. Swain. 2002. Onset of maturity in male southern rock lobsters *Jasus edwardsii* in Tasmania, Australia. *Invertebrate Reproduction and Development*, 42: 129–35.
- Tyler, C.R. & J.P. Sumpter. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 287–318.
- Valdebenito, I., L. Paiva & M. Berland. 2011. Follicular atresia in teleost fish: a review. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 43: 11–25.
- Velázquez-Abunader, J.I., A. Hernández-Herrera, S. Martínez-Aguilar, J.G. Díaz-Urbe & E. Morales-Bojórquez. 2012. Interannual variability in mantle length structure, recruitment, and sex ratio of jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the central Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 31: 125–34.
- Walker, T.I. 2005. Reproduction in Fisheries Science. In: Hamlett, W.C. (Ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids, and Chimaeras*, 81–127. Science Publishers, Inc, Enfield, New Hampshire, USA.
- Welch, D.W. & R.P. Foucher. 1988. A maximum likelihood methodology for estimating length-at-maturity with application to Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 333–43.

- Wootton, R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. *In*: Potts, G.W. & R.J. Wootton (Eds.) *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, 1–12. Academic Press, Orlando.
- Wootton, R.J. & C. Smith. 2015. *Reproductive Biology of Teleost Fishes*. Wiley Blackwell. 472 pp.
- Yang, J., W. Wang, X. Zheng, Q. Zhou, Y. Zhang, G. Sun & X. Liu. 2011. The ultrastructure of the spermatozoon of *Octopus ocellatus* Gray, 1849 (Cephalopoda: Octopoda). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29: 199–205.
- Ye, X.C. & X.J. Chen. 2007. Study of mantle length composition and sex maturity of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in fishing ground off Peru. *Journal of Shanghai Fisheries University* 347–350.
- Young, T.P. 1981. A general model of comparative fecundity for semelparous and iteroparous life histories. *The American Naturalist*, 118: 27–36.
- Zar, J. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, New Jersey. 944 pp.
- Zeidberg, L.D. & B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 12948–50.
- Zepeda-Benitez, V.Y., E. Morales-Bojórquez, J.G. Díaz-Urbe, M.O. Nevárez-Martínez, A. Hernández-Herrera & J. López-Martínez. 2017. Implementation of catch-at-age model for the jumbo squid *Dosidicus gigas*. *Ecological Modelling*, 344: 6–16.
- Zepeda-Benitez, V.Y., E. Morales-Bojórquez, J. López-Martínez & A. Hernández-Herrera. 2014. Growth model selection for the jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Biology*, 21: 231–47.
- Zhu, G.P., X.J. Dai, L.M. Song & L.X. Xu. 2011. Size at sexual maturity of bigeye tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the Tropical waters: A comparative analysis. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 11: 149–56.