

00366



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*  
Universidad Nacional Autónoma de México



U N A M

**Patrón de crecimiento y estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*, Orbigny 1835) en la región central del Golfo de California**

**TESIS**

*Que para obtener el grado académico de*

**Maestro en Ciencias  
(Biología Marina)**

**Presenta  
Nicolás Filauri Valencia**

**Director: Dr. Agustín Hernández Herrera  
Co-Director: Dr. Casimiro Quiñónez Velázquez  
COMITÉ TUTORAL: Dr. Felipe Amezcua Martínez  
Dr. Felipe Galván Magaña  
Dr. Hugo Aguirre Villaseñor**

**La Paz, B.C.S. Noviembre, 2005**

m. 35 2161



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*Para Don Berna  
y Doña Lili.*

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la  
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el  
contenido de mi trabajo reoepcional.

NOMBRE: Nicolas Filauri Valencera

FECHA: 24 - Nov. - 2005

FIRMA: P.A. 

## RESUMEN

En este estudio se abordó el análisis de los cambios Inter-anales en la estructura poblacional del calamar gigante y su patrón de crecimiento a partir de muestras recolectadas durante las temporadas de pesca del 2000 al 2002 en la zona central del Golfo de California. Se midieron y pesaron un total de 3369 organismos que variaron entre 21 cm y 93 cm de longitud de manto (LM) y entre 0.38 kg y 25 kg peso total (PT). La proporción de hembras y machos (H:M) fue de 1.8:1. Se detectaron diferencias significativas (K-S test,  $p < 0.05$ ) en la estructura de tallas y pesos por sexo (hembras LM=62.7±14.1 cm, PT=5.7±3.7 kg; machos LM=56.9±13.3 cm, PT=4.6±2.7 kg). Se estimó la edad de 251 organismos (103 fueron machos y 127 hembras), mediante la lectura de los incrementos presentes en los estatolitos. Asumiendo que un incremento es igual a un día, se determinaron edades entre 158 y 385 días para machos y entre 148 y 450 para hembras. Se encontró una incorporación permanente de individuos pequeños (LM<55 cm) a la zona de pesca, con dos máximos, a inicio (mayo) y fin (noviembre) de la temporada de pesca, indicando la existencia de más de una cohorte en la población. No se encontró ningún patrón en la temporada de reproducción. El modelo logístico integral fue el que mejor se ajustó al crecimiento. La Tasa de crecimiento diario presentó un comportamiento similar, tanto para machos como para hembras, sin embargo, se observó que estas últimas poseen valores ligeramente más altos, aunque ambos presentan crecimientos superiores a los 2mm LM/día. Las

hembras maduran aproximadamente a los 78.6 cm que equivalen a 381 días mientras que los machos lo hacen cerca de los 61.3 cm de LM o 304 días de edad.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

Primero quiero agradecer antes que a nadie a mis padres, quienes son dos de las personas más importantes en mi vida, ya que gracias a su apoyo, comprensión, paciencia, y consejos he salido adelante en cada uno de los momentos de mi vida. A mi hermano por ser quien es y por ser un modelo de disciplina y trabajo duro.

A mi Clau, por ser el complemento de mi alma, mi soporte espiritual, estar siempre a mi lado y por hacer inolvidable cada momento de nuestra relación.

Quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México y su Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por abrirme las puertas y darme la oportunidad de seguir creciendo como Biólogo y por sus apoyos económicos durante todo este tiempo sin los cuales todo este proceso no hubiera llegado a su fin.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar y al Politécnico Nacional por recibirme con miembro de su comunidad y permitirme trabajar dentro de su institución.

A el Dr. Agustín Hernández Herrera por creer en mi y por permitirme trabajar con las sus muestras. Así mismo quiero agradecer al Dr. Casimiro Quiñónez por su invaluable e incondicional ayuda durante todo este proceso ya que sin sus consejos, y constantes aportes este documento nunca hubiera sido lo que es. A todo en el laboratorio de Edad y Crecimiento del Cicimar por su apoyo.

A mis asesores por su tiempo y consejos. A Constaza, Fernando Heidi y el Viejito Vázquez por recibirnos en su país y hacernos sentir un poco menos lejos de casa.

A Carlos Suárez por su amistad, a German, Clarita, Margarita, Gabriela, Diana, Chantal y Pedro por toda su ayuda y hacer más fácil todos los tramites dentro

de la UNAM. Y finalmente a todas y cada una de las personas que estuvieron a lado de clau y mió durante todo esta linda experiencia.

TABLA DE CONTENIDO	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Biología de la especie	3
2.1.1 Taxonomía y posición filogenético	3
2.1.2 Distribución	4
2.1.3 Reproducción y alimentación	7
2.2 Pesquería	8
2.2.1 Técnicas de explotación	11
2.3 Edad y crecimiento	12
2.3.1 Métodos Indirectos	14
2.3.2 Métodos directos	17
3. JUSTIFICACIÓN	20
4. OBJETIVOS	21
5. ÁREA DE ESTUDIO	22
6. MÉTODO	25
6.1 Trabajo de campo	25
6.2 Trabajo de gabinete	25
6.2.1 Estructura de talla y peso	27
6.2.2 Relación peso longitud	28
6.2.3 Relación longitud del manto y longitud del estatolito	28
6.2.4 Determinación de la edad	28
6.2.5 Patrón del crecimiento	29
6.2.6 Fecha de eclosión y de reclutamiento	30
6.2.7 Tasa de crecimiento y talla promedio de madurez ( $L_{50}$ )	31
7. RESULTADOS	33
7.1 Estructura de tallas	33
7.2 Relación Peso-Longitud	36
7.3 Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento	42
7.4 Crecimiento	42
7.5 Tasas de crecimiento	45
7.6 Talla promedio de primera madurez	46
8. DISCUSIÓN	47
9. CONCLUSIONES	57
10. LITERATURA CITADA	59

11. ANEXO I. Descripción de los estadios de madurez sexual para calamares Lipiński y Underhill (1995).

73

## LISTA DE FIGURAS

## Pagina

- Figura 1.** *Dosidicus gigas* (Calamar gigante) esquema de la vista dorsal (Tomado de Roper *et al.*, 1984) 3
- Figura 2.** Intervalo de distribución de *D. gigas* zona sombreada (Tomado de Nigmatullin *et al.*, 2001). 4
- Figura 3.** Migración de *D. gigas* durante (A) Invierno-Primavera. (B) Verano - Otoño (tomado de Ehrhardt *et al.*, 1983). 5
- Figura 4.** Área de pesca del calamar gigante *Dosidicus gigas* (sombreado) (Tomado de Markaida, 2001). 9
- Figura 5.** Estatolito de calamar gigante *Dosidicus gigas*, de 42 cm LM, presentando sus características más notables (Markaida, 2001) 14
- Figura 6.** Golfo de California Tomado de (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/shorelines/shorelines.html>). 24
- Figura 7.** Distribución mensual de la frecuencias de LM de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000 – octubre 2002. Los puntos son el promedio y los extremos de las líneas representan el valor mínimo y máximo de LM (julio 2000 n =140, agosto 2000 n =141, septiembre 2000 n =257, octubre 2000 n =298, noviembre 2000 n =121, mayo 2001 n =294, junio 2001 n =282, julio 2001 n =269, agosto 2001 n =124, octubre 2001 n = 26, noviembre 2001 n =177, mayo 2002 n =199, junio 2002 n =366, julio 2002 n =160, agosto 2002 n =230,septiembre 2002 n =136, octubre 2002 n =153). 34
- Figura 8.** Proporción mensual de hembras y machos de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000-octubre 2002 (valores de n: julio 2000 machos =18 y Hembras 22, agosto 2000 machos =16 y Hembras 24, septiembre 2000 machos =26 y Hembras 59, octubre 2000 machos =14 y Hembras 68, noviembre 2000 machos =4 y Hembras 36, mayo 2001 machos =32 y Hembras 52, junio 2001 machos =32 y Hembras 48, julio 2001 machos =24 y Hembras 48, agosto 2001 machos =13 y Hembras 10, octubre 2001 machos =7 y Hembras 19, noviembre 2001 machos =25 y Hembras 50, mayo 2002 machos =20 y Hembras 53, junio 2002 machos =191 y Hembras 106 julio 2002 machos =46 y Hembras 44, agosto 2002 machos =8 y Hembras 12, octubre 2002 machos =5 y Hembras 21). 36

- Figura. 9.** Distribución de frecuencia de tallas por sexos de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000–octubre 2002. Barras negras, machos, barras blancas hembras (valores de n machos y hembras respectivamente : julio 2000 machos =18 y hembras 22, agosto 2000 machos =16 y hembras = 24, septiembre 2000 machos =26 y hembras 59, octubre 2000 machos =14 y hembras 68, noviembre 2000 machos =4 y hembras 36, mayo 2001 machos =32 y hembras 52, Junio 2001 machos =32 y hembras 48, julio 2001 machos =24 y hembras 48, agosto 2001 machos =13 y hembras 10, octubre 2001 machos =7 y hembras 19, noviembre 2001 machos =24 y hembras 50, mayo 2002 machos =20 y hembras 53, junio 2002 machos =191 y hembras 106 julio 2002 machos =46 y hembras 44, agosto 2002 machos =8 y hembras 12, octubre 2002 machos =5 y hembras 21) 38
- Figura 10.** Relación peso-longitud en hembras (A), machos (B) y (C) datos agrupados, de *D. gigas*, en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante 2000-2002 39
- Figura. 11.** Estatolito derecho de una hembra de 90 cm LM de *D. gigas* con 427 incrementos, imagen a 400 aumentos. 41
- Figura. 12.** Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento de *D. gigas* por temporada de pesca, (A) 2000, (B) 2001 y (C) 2002. 43
- Figura. 13** Relación entre edad y longitud de manto (LM) en hembras (A) y machos (B) del calamar gigante, en la región de Santa Rosalía B.C.S. 44
- Figura 14.** (A) Tasa instantánea de crecimiento,  $G$ , en LM (mm), y (B) Tasa de crecimiento diarias, TCD, en LM (mm), para hembras y machos de calamar gigante en la región de Santa Rosalía B.C.S. 46
- Figura 15.** Talla media de madurez en LM (cm) obtenida por medio del ajuste de curvas logística a la frecuencia relativa de tallas de (A) machos y (B) hembras maduras de calamar gigante en la región de Santa Rosalía B.C.S. 46

## LISTA DE TABLAS

Página

<b>Tabla 1.</b> Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy estimados por varios autores para describir el crecimiento del calamar gigante mediante métodos indirectos (análisis de distribución de frecuencias de tallas).	17
<b>Tabla 2.</b> Resumen del número la longitud y el peso de todos los organismos colectados y analizados durante el muestreo de la pesquería de <i>D. gigas</i> en la región central del Golfo de California.	33
<b>Tabla 3.</b> Resultados del Análisis de Covarianza (ANCOVA) para las pendientes e intersecciones del ajuste del modelo potencial para los valores de peso-talla en forma linealizada $\text{Log PM} = \text{Log } a + b * \text{Log LM}$ , para ambos sexos	39
<b>Tabla 4.</b> Relación entre LM (cm) y LE (mm) ajustando los modelos potencial y lineal para el total de las muestras y por sexos.	41
<b>Tabla 5.</b> Parámetros obtenidos en el ajuste de diferentes modelos a los datos de LM (cm) a la Edad (días).	44

## 1. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos representan una alternativa importante para suplir a las pesquerías tradicionales de peces, las cuales han mostrado una caída en las capturas desde finales de la década de los 80 debido a la sobreexplotación (Pauly *et al.*, 2002). Los cefalópodos son organismos de crecimiento rápido y por consiguiente poseen una tasa alta de renovación, lo cual podría significar que se encuentran mejor adaptadas a soportar una fuerte presión de pesca, que las especies de peces con menor tasa de crecimiento (Caddy y Rodhouse, 1998; Caddy, 1999).

La captura de cefalópodos ha aumentado significativamente durante los últimos 50 años, pasando de 0,6 millones de toneladas en 1950 a 3,5 millones de toneladas para 1999, convirtiéndose en uno de los recursos pesqueros marinos más importantes en el mundo (FAO, 2000). Lo anterior ha hecho que en muchos países se estén llevando a cabo estudios para determinar los parámetros poblacionales de sus diferentes especies (Arkhipkin, 1991; Caddy, 1991; Jackson, 1994; Klett-Traulsen, 1996; Hernández-Herrera *et al.*, 1998; Morales-Bojórquez *et al.*, 1997, Markaida, 2001). Durante los últimos años, en México, el calamar gigante *Dosidicus gigas* ha soportado una de las más pesquerías artesanales importantes. Entre 1996 y 1997 los desembarcos alcanzaron un máximo histórico de más de 120 mil toneladas (FAO, 2000; Anónimo, 2003), con lo cual se convirtió en una de las pesquerías

monoespecíficas más importantes, compitiendo incluso con otras más industrializadas y de mayor tradición como la de sardina y camarón (Markaida, 2001). Sin embargo, uno de los mayores problemas que presenta, es su impredecible disponibilidad, lo que se ha visto reflejado en la variabilidad de sus capturas y lo fragmentado de la información biológica a lo largo de su ciclo de vida. Por lo que para lograr un mejor conocimiento del recurso, es necesario tener continuidad en los estudios de su biología, dinámica y estructura poblacional, ya que por medio de estos podremos determinar y evaluar los cambios en la biomasa causados por la mortalidad natural o debido a la acción de las pesquerías (Bettencourt *et al.*, 1996).

En el presente estudio se estima la edad, a través de la microestructura de los estatolitos, y la descripción del crecimiento individual de *Dosidicus gigas* capturado en la zona central del Golfo de California, a partir del análisis de muestras recolectadas entre 2000 y 2002.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Biología de la especie

#### 2.1.1 Taxonomía y posición filogenética

Los calamares de la Familia Ommastrephidae son calamares pelágicos que se encuentran en la zona oceánica de las regiones tropical y templada. Esta familia, incluye 3 Subfamilias: Illicinae, Todarodinae y Ommastrephinae, siendo esta última la más avanzada filogenéticamente. *Dosidicus gigas* (Figura 1), pertenece a la Subfamilia Ommastrephinae y junto con los calamares del genero *Ornithoteuthis* se les considera primitivos debido a su carácter nerítico-oceánico y a que su hábitat no se extiende de costa a costa dentro del Océano Pacífico (Nigmatullin *et al.*, 2001).

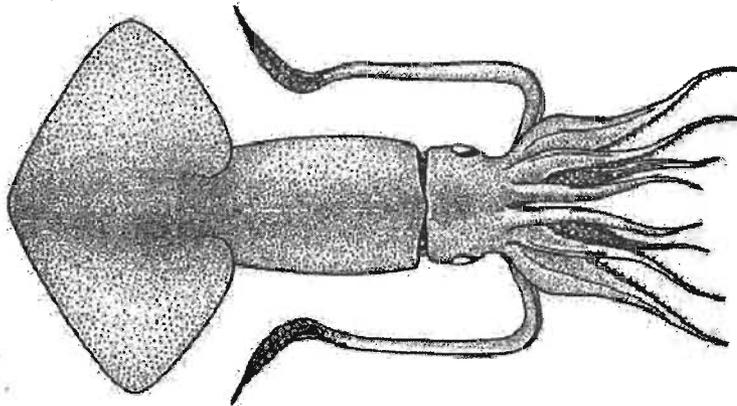


Figura 1. *Dosidicus gigas* (Calamar gigante) esquema de la vista dorsal (Tomado de Roper *et al.*, 1984)

### 2.1.2 Distribución

La distribución de *D. gigas* (Figura 2), esta restringida al Océano Pacífico oriental entre los 37-40° N y los 45-47° S. Es una especie de afinidad subtropical que incursiona en aguas tropicales, con un límite de temperatura para aguas superficiales entre 15-28° C e incluso 30-32° C para aguas ecuatoriales. Posee hábitos nectónicos y forma cardúmenes de tallas uniformes compuestos por decenas de individuos. En términos generales lo definen como un organismo pseudo-oceánico debido a su especialización de habitar en aguas productivas cercanas a la costa (Nigmatullin *et al.*, 2001).

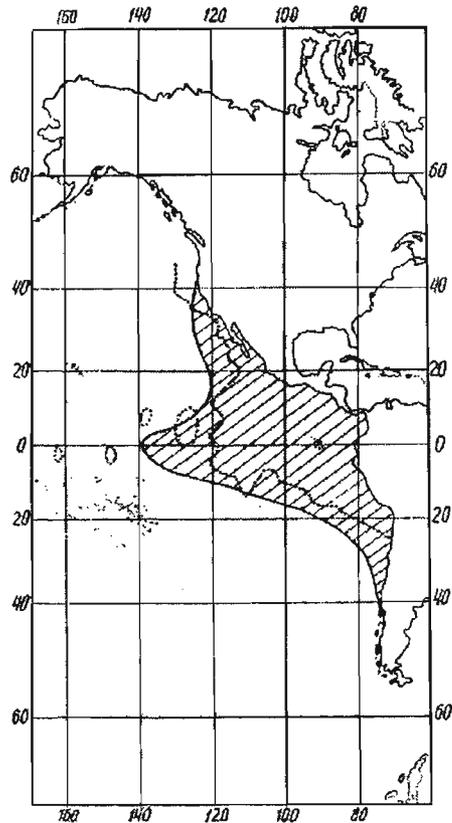


Figura 2. Intervalo de distribución de *D. gigas* zona sombreada (Tomado de Nigmatullin *et al.*, 2001).

Para el Golfo de California, Ehrhardt *et al.* (1983) proponen un modelo de migración basado en los patrones de distribución de su pesquería, encontrando que el calamar gigante penetra al golfo de manera estratificada por tamaños, iniciando en enero y terminando en abril. Posteriormente durante el período comprendido entre mayo y agosto permanece estratificado en dos componentes: los organismos con tallas mayores en la zona costera y los de tallas pequeñas alejados de la costa. A principios de julio se inicia un desplazamiento del recurso hacia el este del golfo y posteriormente desde finales de agosto y durante todo septiembre, se inicia y prosigue una emigración hacia el sur y fuera del golfo. En este movimiento participan los individuos con menor talla; mientras que los de tallas mayores permanecen en las cercanías del puerto de Guaymas (Figura 3).

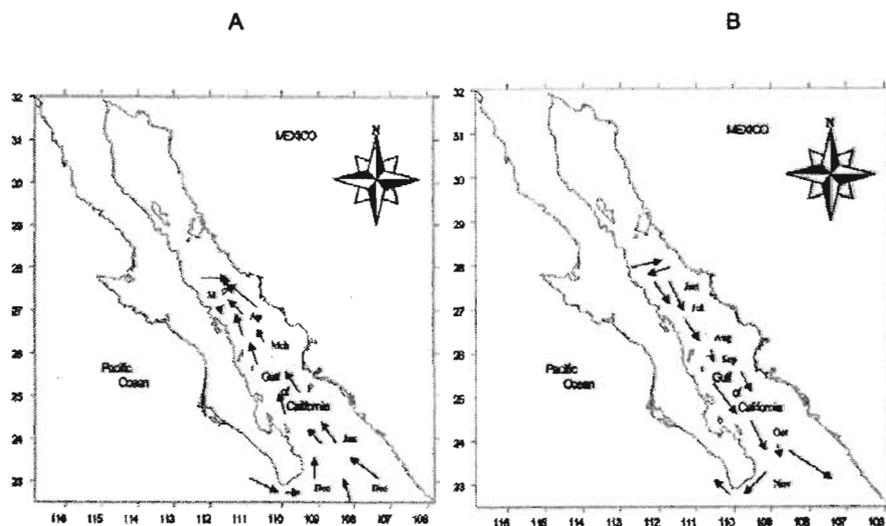


Figura 3. Migración de *D. gigas* durante (A) Invierno-Primavera. (B) Verano -Otoño (tomado de Ehrhardt *et al.*, 1983).

*Dosidicus gigas* realiza migraciones verticales, durante la noche se le localiza en la capa de agua entre los 0 y los 200 m y en el día desciende hasta los 800-1000 m de profundidad (Yatsu *et al.*, 1999). Esta distribución vertical parece estar muy ligada a la búsqueda de alimento y a la temperatura (Ehrhardt *et al.*, 1986).

Nigmatullin *et al.* (2001) proponen tres grupos de calamares con base a la talla de madurez para machos y hembras adultos. Un grupo pequeño (130-260 mm y 140-340mm de longitud del manto (LM), respectivamente), un grupo de talla media (240-420 mm y 280-600 mm de LM, respectivamente) y un grupo de tallas grandes (>400-500 mm y 550-650 mm hasta 1000-1200 mm de LM, respectivamente).

Los calamares del grupo pequeño se encuentran predominantemente en cercanías a la zona ecuatorial, aquellos del grupo de talla media viven a lo largo de todo el espectro de distribución de la especie con excepción de latitudes más altas y los pertenecientes al grupo de tallas grandes se encuentran principalmente en los extremos norte y sur de la zona de distribución. Es posible que estos grupos cuya diferenciación genética es desconocida, se encuentren bien separados uno del otro y representen especies *in status nascendí*, o por lo menos sistemas poblacionales diferentes. Sin embargo, lo anterior no está muy claro, ya que para algunos autores las

tallas de madurez no parecen diferir por razones genéticas, si no que estas pueden estar dadas simplemente por cambios en las condiciones oceanográficas o en las dietas durante la fase de madurez sexual, y finalmente la población puede estar compuesta por un solo stock (Ehrhardt *et al.*, 1986).

Aunque el calamar gigante se distribuye a lo largo de todo el Pacífico mexicano las principales zonas de captura se localizan en un área limitada por los 22 y 28° N y los 109 y 114° W (Figura 4) (Klett-Traulsen, 1996; Morales-Bojórquez *et al.*, 1997), a lo largo de todo el año, concentrándose frente a B. C. S. en primavera y verano y frente a Sonora en otoño e invierno. Siendo los principales puertos de desembarque Santa Rosalía y en menor medida Loreto, B. C. S., y Guaymas, Sonora. (Hernández-Herrera *et al.*, 1998).

### 2.1.3 Reproducción y alimentación

El calamar gigante es considerado como un desovador múltiple lo que quiere decir que aunque solo presenta una temporada de reproducción durante su ciclo de vida (monocíclicos), esta comprende varios eventos de desove presentando crecimiento somático entre cada evento (Rocha *et al.*, 2001). Su temporada de reproducción es a lo largo del año. Ehrhardt *et al.* (1983) identificaron 3 picos de desove de este calamar para el Golfo de California, siendo el más importante entre diciembre y enero al noreste de Guaymas, reclutándose a la pesquería entre marzo y abril. Por su parte Hernández-

Herrera *et al.* (1998) encontraron otra temporada de desove desde febrero hasta mayo y reclutándose en septiembre. La fecundidad potencial de las hembras del grupo de talla grande es la más alta para todos los cefalópodos, alcanzando los 32 millones de oocitos (Nigmatullin *et al.*, 2001). *D. gigas* es un depredador activo que varía su espectro alimenticio continuamente a lo largo de su ciclo de vida, sus presas más comunes son copépodos, camarones pelágicos, langostilla (*Pleurocodes planipes*), calamares, pulpos pelágicos y varios peces mictófidios nictopelágicos abundantes, principalmente *Benthoosema panamense* (Nigmatullin *et al.*, 2001; Markaida, 2001).

## 2.2 Pesquería

En México la explotación comercial de este recurso inicia hacia el año de 1974 con la operación de una pequeña flota artesanal compuesta principalmente por pangas, pescando únicamente durante dos o tres meses en el verano cuando el recurso se encontraba cerca a la costa y la comercialización era local (Ehrhardt *et al.*, 1982a; Morán-Angulo, 1990; Klett-Traulsen, 1996). Hacia 1978, parte de la flota camaronera fue acondicionada para la pesca del calamar operando durante los meses de verano en el período de veda para el camarón (Ehrhardt *et al.*, 1982a; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001).



Figura 4. Área de pesca del calamar gigante *Dosidicus gigas* (sombreado) (Tomado de Markaida, 2001).

Entre 1979 y 1982 cinco barcos calamareros japoneses son incorporados a la pesquería, por medio de empresas con capital conjunto Japón-México, con lo cual se incrementa la producción, pasando de una captura cercana a 1,635 t en 1978 a 19,068 t para 1980. Durante ese período se ampliaron las zonas de pesca y la temporada se extendió a todo el año (Ehrhardt *et al.*, 1982a; FAO, 2000). En 1981 las capturas disminuyen a 9,726 t y en 1982 el recurso desaparece del Golfo de California. Las razones del colapso no han sido establecidas pero se cree que pudo haber sido por una sobreexplotación del recurso o por una modificación en los patrones migratorios de la especie debido a un aumento de la temperatura superficial del mar (TSM), o a un conjunto de ambas (Ehrhardt *et al.*, 1982b; Klett-Traulsen, 1996; Markaida, 2001).

De 1982 a 1989, el aprovechamiento del recurso se realizó en forma artesanal, registrándose capturas anuales inferiores a 300 t en la costa oriental del Golfo de California, en los estados de Sonora y Sinaloa (Klett-Traulsen, 1996; Markaida, 2001). Durante 1989, el recurso reaparece en diversas zonas del Pacífico, lo cual insita al Gobierno Federal Mexicano a extender permisos de pesca exploratoria, iniciando con 2 barcos japoneses hasta alcanzar 7 barcos los cuales operaban a lo largo de la Zona Económica Exclusiva del Pacífico Mexicano. Ese año las capturas alcanzaron 7,380 t (FAO, 2000). De 1989 a 1992, se alcanzaron capturas totales de 11,217 t (Klett-Traulsen, 1996). Luego de este período llega un decremento en los desembarcos de 1992 hasta 1994 año en el cual los desembarcos alcanzan 6,352 t (Anónimo, 2003), debido posiblemente a la suspensión y problemas con los permisos de pesca (Hammann *et al.*, 1995).

Durante 1995 hubo un incremento en la abundancia del calamar, estimulando su explotación por dos flotas (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000), hasta que entre 1996 y 1997 las capturas alcanzaron los niveles más altos reportados para la pesquería, con valores de 108,079 t y 121,016 t respectivamente (Anónimo, 2003). Para entonces se implementa una estrategia de manejo del recurso, basada en el escape proporcional de los reproductores (Nevárez-Martínez y Morales-Bojorquez, 1997; Hernández-Herrera *et al.*, 1998).

En 1998 se presenta de nuevo una disminución en la producción de calamar lo cual se cree fue debido a los efectos del evento ENSO (El Niño Oscilación Sur) sobre el comportamiento y la distribución de sus presas potenciales (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000). En 1999 volvió a presentarse en el Golfo de California el calamar gigante y se pescaron 58,076 t, aunque actualmente la falta de demanda por parte del mercado oriental es la principal limitante de la pesquería (Anónimo, 2003; Markaida, 2001). Durante los últimos años las capturas se han mantenido en aumento alcanzando 115,954 t en el año 2002 (Anónimo, 2003).

#### **2.2.1 Técnicas de explotación**

La pesca del calamar gigante se realiza durante la noche con la ayuda de lámparas, que aprovechando el fototropismo positivo del calamar lo atraen hacia aguas superficiales, sin embargo durante los últimos años se ha observado que el calamar se esta pescando en la tarde sin la ayuda de estas lámparas (Hernández-Herrera, com. pers. Cicimar-IPN). El calamar es capturado mediante señuelos llamados poteras, las cuales pueden ser de dos tipos: a) japonesas (de 12 cm con dos coronas de ganchos de acero de 2 cm de longitud) y b) poteras de construcción local, construidas con un tubo de aluminio de 30 cm y una corona de clavos a manera de ganchos. Asimismo de acuerdo con las características de las embarcaciones y la tecnología utilizada para la captura, actualmente la flota se ha dividido en: a) pangas y b) barcos

camaroneros modificados (Klett-Traulsen, 1996; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001).

### 2.3 Edad y crecimiento

Los estudios de edad y crecimiento en cefalópodos se han realizado usando métodos indirectos y directos (Ehrhardt *et al.*, 1982b; Yatsu, 2000; Argüelles *et al.*, 2001; Nigmatullin *et al.*, 2001; Markaida *et al.*, 2003).

Los métodos indirectos están basados en el análisis de la distribución de frecuencias de tallas, por medio de las cuales se construye una curva de crecimiento conectando los valores modales o de la media para los diferentes intervalos de tiempo (Arkhipkin, 1991). La aplicación de este método es útil en casos en los que se observe un evento de desove o picos bien definidos de corta duración, razón por la cual este método ha sido criticado debido a que en los cefalópodos la etapa de reproducción se extiende a lo largo del año con picos estacionales con duraciones entre 1 y 1.5 meses (Arkhipkin, 1991; Caddy, 1991; Jackson, 1994; Jackson *et al.*, 2000).

Entre los métodos directos se encuentra el análisis de las marcas de crecimiento presentes en los estatolitos de los cefalópodos. Este método presenta ventajas sobre los métodos indirectos para estimar la edad como la posibilidad de calcular la longevidad y la fecha de nacimiento para cada

individuo, de tal manera que se puede lograr agrupar individuos en generaciones reales y así poder calcular la tasa de crecimiento para cada cohorte. Sin embargo, posee las siguientes desventajas o inconvenientes (Arkhipkin, 1991):

El proceso de colecta de organismos y preparación de los estatolitos es laborioso la periodicidad de los incrementos no esta validada para muchas especies incluyendo *D. gigas* y la dificultad de obtener tasas de crecimiento individuales a través de los anchos de incrementos en el estatolito por observarse en distintos planos a diferentes estadios ontogenéticos (Arkhipkin, 1991).

Los estatolitos de los cefalópodos son un par de acumulaciones calcáreas compuestas esencialmente por carbonato de calcio cristalizado como aragonita con un solo pequeño porcentaje de material orgánico que ha sido descrito como proteína (estatolina), están contenidos en los estatocistos que son órganos saculares situados simétricamente en la región ventral posterior del cartílago cefálico bajo el cerebro, tienen una función sensitiva responsable de la detección de la aceleración lineal y angular, y se consideran funcionalmente análogos a los otolitos en los peces. (Bettencourt y Guerra, 2000). Los estatolitos son estructuras alargadas, que poseen un domo dorsal liso y alargado y un domo lateral corto y redondeado. El rostro es largo, 35-40% de la

longitud total del estatolito. Tiene una espuela en la parte dorsal la cual se encuentra bien desarrollada. El ala, con una coloración blanca, presenta una forma aplanada carente de surcos definidos Figura 5 (Clarke, 1978).

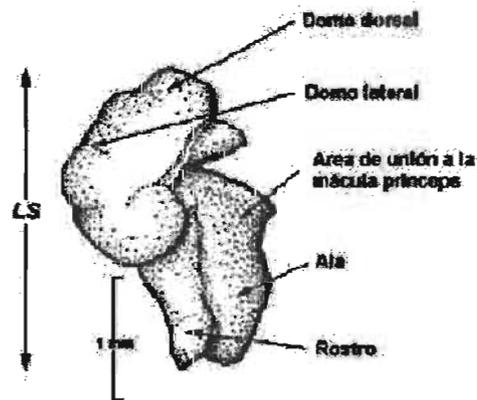


Figura 5. Estatolito de calamar gigante *Dosidicus gigas*, de 42 cm LM, presentando sus características más notables (Markaida, 2001).

### 2.3.1 Métodos Indirectos

A pesar de la ventaja que presentan los métodos directos, tradicionalmente los estudios en *D.gigas* se han efectuado utilizando métodos indirectos (Tabla 1). Nesis (1970) fue uno de los primeros en estudiar el crecimiento utilizando análisis de la distribución de frecuencias de tallas, con calamares provenientes de Sudamérica. Asumió un único desove anual y que los grupos modales de tallas representaban clases anuales, separo tres intervalos de longitud de manto (LM), individuos pequeños (20-35 cm), medianos (35-45 cm) y grandes (> a 46 cm), y asigno edades de un año a calamares de 20-35 cm LM, dos años a individuos entre 30-50 cm LM y para calamares con tallas mayores a

40-45 cm LM edades de tres, cuatro o más años de edad con tasas de crecimiento desconocidas.

De igual forma en su primer estudio en el Golfo de California, Ehrhardt *et al.*, (1982a) describen 4 cohortes entre enero y septiembre de 1980, con diferentes tasas de crecimiento entre cohortes y también con diferentes tasas de crecimiento a lo largo de la vida de los individuos, asimismo define un máximo de longevidad no mayor a 20-24 meses; sin embargo en una segunda revisión de su primer estudio, Ehrhardt *et al.*, (1983), encuentran que el valor de longevidad disminuye a 16-20 meses y encuentran 5 cohortes. Por su parte Solís-Nava y García-Badillo (1996) en un estudio para el Instituto Nacional de la Pesca de México identificaron 5 cohortes estimando el crecimiento a las 3 cohortes presentes entre noviembre 1995 y mayo de 1996. Las curvas ajustadas se proyectan por dos años a LM asintóticas de 91-97 cm. En contraste Hernández-Herrera *et al.* (1998), basándose en análisis de distribución de frecuencia de tallas en calamares desembarcados en Guaymas, Sonora encontraron una sola cohorte que se recluta anualmente a la edad de seis meses alrededor del mes de mayo. Asimismo estiman los parámetros de crecimiento ajustando el modelo de von Bertalanffy para después usar estos parámetros en un modelo de crecimiento y decaimiento de una cohorte el cual presentó una longevidad superior a los dos años, por lo que los autores

incorporan un factor de senescencia a la mortalidad natural, lo que hace que el decaimiento de la cohorte se presente cerca de los dos años.

Para las costas de Perú, Benites (1985) estima que calamares entre 14-29 cm presentan un crecimiento de 3 a 7 cm LM entre septiembre y octubre de 1983 y determina cuatro cohortes. Asimismo basándose en el trabajo de Ehrhardt *et al.*, (1983) estima que los individuos de un año de edad alcanzan tallas de 60 cm LM. Argüelles-Torres (1996) para calamares muestreados entre 1991 y 1992 en Perú, describe uno o posiblemente dos grupos modales, mientras que entre 1992 y principios del 1993 registra individuos con tallas superiores a 95 cm LM, para conformar varios grupos modales, pudiendo identificar dos cohortes. Castillo-Portugal (1997) analizando las capturas de la pesquería comercial de calamar gigante en Perú durante 1995 calculo los parámetros de crecimiento por medio del programa ELEFAN y estimó que la talla al año en hembras sería de 53 cm LM y 49 cm, la de los machos (Tabla 1). Alcanzando las tasas máximas de crecimiento durante los tres primeros meses para luego decrecer, además afirma que aunque los machos poseen tallas máximas inferiores a las hembras estos crecen a mayor velocidad.

Tabla 1. Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy estimados por varios autores para describir el crecimiento del calamar gigante mediante métodos indirectos (análisis de distribución de frecuencias de tallas).

Autores	$L_{\infty}$ (LM, cm)	$P_{\infty}$ (Kg)	$K$ (anual)	Intervalo LM, cm	$N$
<b>Golfo de California</b>					
Ehrhardt <i>et al.</i> (1982a)	35-77		0.15-0.42	17-77	3611
Ehrhardt <i>et al.</i> (1983)	91-152		0.12-0.05		
Solis_Nava- García-Badillo (1996)	91-97		0.15-0.		163
Hernández-Herrera <i>et al.</i> (1998)	87	13	0.8	24.3-86	1934
<b>Perú</b>					
Argüelles-Torres (1996)	90-140		0.39-0.80	11-110	
Castillo-Portugal 1997	100		0.750	13.5-61.5	909225 Hembras
	85		0.850	13.5-58.5	314970 Machos

### 2.3.2 Métodos directos

Arkhipkin *et al.* (1986) aprovechando las ventajas que presentan los métodos directos sobre los métodos indirectos, fueron los primeros en describir el crecimiento del calamar gigante por medio de la lectura de los incrementos diarios en los estatolitos. Su estudio fue realizado con calamares provenientes del sureste del Pacífico Oriental, encontraron un crecimiento rápido alcanzando 46-49 cm en solo ocho meses, asimismo, registraron calamares de 4-4.5

semanas de edad cuya longitud era de 0.9-1.0 cm ML y hembras maduras entre 36-37 semanas con longitudes de 46-49 cm ML.

De la misma manera, Masuda *et al.* (1998) analizando estatolitos provenientes de calamares colectados en el Perú entre 1987 y 1995, reportaron un período de vida cercano al año y dos grupos de tallas los cuales alcanzan la madurez sexual a diferentes tallas, asimismo encontraron nacimientos en todos los meses que coincidían con la aparición de individuos maduros todo el año. En trabajos más recientes, Argüelles *et al.* (2001) asignaron edades de 115-200 días a calamares pequeños de 10-49 cm de ML y 200-354 días a calamares grandes de 52-110 cm ML, sus datos de edad-longitud fueron ajustados a modelos exponenciales para cada estadio de madurez y temporada de nacimiento.

Por su parte Markaida *et al.* (2003) asumiendo depositaciones diarias en estatolitos de 229 hembras y 147 machos colectados en el Golfo de California entre 1995-1997, encontraron que una estructura poblacional compuesta por múltiples cohortes interanuales, un crecimiento rápido y describió dos grupos: uno mediano que alcanza su madurez sexual antes que los del grupo grande, las hembras de este grupo viven por lo menos 8 meses y los machos 7 sin que ninguno alcance el año de vida. Los calamares pertenecientes al grupo grande alcanzan su madurez sexual al año de vida y tiene una longevidad aproximada

de 1.5- 2 años, para definir la relación edad-longitud (LM) ajusto múltiples modelos a sus datos encontrando que aunque el modelo logístico integral no presenta el mejor ajuste si posee el coeficiente de variación más bajo, y explica de una mejor manera el tipo de crecimiento.

### 3. JUSTIFICACIÓN

La composición por edades y las tasas de crecimiento son uno de los parámetros poblacionales de más importancia en lo que respecta al estudio de la dinámica poblacional, la estructura del stock y el monitoreo del desempeño de las pesquerías (Arkhipkin, 2001). Para el calamar gigante *Dosidicus gigas*, esto se vuelve más importante ya que el manejo de la pesquería actualmente esta basado en un método que contempla la existencia de una cohorte (Hernández-Herrera *et al.* 1998), lo que tendría que adecuarse de confirmarse los resultados obtenidos por Markaida (2001) quien menciona la existencia de más de una cohorte en la población, y todavía más importante que esas cohortes pudieran tener un patrón de crecimiento diferente. Lo anterior lleva a plantear las hipótesis de que la estructura poblacional del calamar gigante en la zona de Santa Rosalía, B.C.S. esta compuesta por múltiples cohortes y que la importancia relativa del reclutamiento de estas cohortes varía durante todo el año.

#### 4. OBJETIVOS

##### OBJETIVO GENERAL

- Describir el patrón de crecimiento y la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*, Orbigny 1835), en la región central del Golfo de California.

##### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer la estructura poblacional de *D. gigas*.
- Determinar la edad del calamar gigante por medio de la lectura de marcas diarias en estatolitos.
- Describir el patrón del crecimiento
- Determinar la edad a la cual *D. gigas* se recluta a la pesquería.
- Estimar la tasa instantánea y relativa de crecimiento.
- Establecer la edad media de madurez de *D. gigas*.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California ocupa una posición oceanográfica única dentro de los mares marginales del Océano Pacífico. Situándose entre la árida Península de Baja California al oeste y los igualmente áridos estados de Sonora y Sinaloa al este, posee una longitud promedio de 1000 km de largo y 150 km de ancho (Álvarez-Borrego, 1983). La formación geológica del Golfo de California se dio por la expansión de zonas de falla, por lo que presenta una batimetría muy compleja la cual incluye una gran cuenca de evaporación, que esta abierta al Pacífico en su extremo sur (Álvarez-Borrego, 1983; Roden, 1964).

Topográficamente se encuentra dividido en una serie de cuencas y trincheras, haciéndose más profundo al sur y separadas por cordilleras transversales, se encuentra separado en dos áreas por las Islas de Ángel de la Guarda y Tiburón (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1979; Álvarez-Borrego, 1983). La parte norte es relativamente poco profunda con excepción de Cuenca Delfines, la mayoría de esta es parte de la plataforma continental, mientras en la parte sur por el contrario esta formada por cuencas y su profundidad se incrementa hacia el sur. En la costa occidental la plataforma continental es rocosa y estrecha mientras que la costa oriental es más ancha, con numerosas lagunas costeras, la mayoría ubicándose en la boca del golfo, Figura 6 (Rusnak *et al.*, 1964; Álvarez-Borrego, 1983)

El Golfo de California representa un área con tasas excepcionalmente altas de productividad primaria, siendo sus zonas de surgencias las de más alta concentración de nutrientes en el océano (Álvarez-Borrego, 1983). La región central del golfo entre los 27° N y 29° N posee un promedio de productividad de 0.53 g C m<sup>2</sup> día<sup>-1</sup> para diciembre, siendo mayor que en áreas al sur, pero menor al de áreas al norte. Aunque Álvarez-Borrego y Lara-Lara, (1991), no encontraron un patrón general en la productividad a lo largo del golfo, comentan que los valores más altos se encuentran durante la primavera y principios del verano. Asimismo los valores de la productividad primaria para la cuenca de Guaymas y la región de cercana a la Isla Ángel de la Guarda e Isla Tiburón siempre parecen ser altos.

El agua del golfo central, a la altura de la cuenca de Guaymas, posee temperaturas cálidas y salinidades medias (34.7-35.4‰), como consecuencia de la mezcla del agua del golfo del norte y aguas provenientes del Pacífico (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1979; Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

En la boca del golfo es posible identificar tres tipos de masas de agua superficial: agua fría de la corriente de California con baja salinidad (34.60‰) la cual fluye con dirección sur a lo largo de la costa oeste de Baja California; agua superficial templada proveniente del Pacífico oriental tropical y de

salinidad intermedia (34.65-34.85‰) la cual proveniente del sureste y agua tibia del Golfo de California, de alta salinidad (34.90‰) la cual se origina en el extremo norte del golfo y fluye hacia el sur, siendo la más superficial debido principalmente a su alta temperatura. Durante el invierno y comienzo de la primavera las aguas tropicales del Pacífico oriental y subtropical se encuentran a la altura de la boca del golfo, mientras que en verano y otoño estas aguas una variación estacional en la temperatura superficial del mar como resultado del patrón de surgencias en ambas costas, aguas más frías frente a Guaymas en invierno y frente a Santa Rosalía en verano, reflejan las surgencias alternas (Roden, 1964). Las concentraciones de oxígeno en la mayor parte del golfo (a excepción de la parte norte) son superiores a 1ml/l en aguas superficiales (100 m), disminuyendo a 0.5ml/l a profundidades por debajo de 150 m, mientras que las bajas concentraciones de oxígeno a profundidades intermedias son características del centro-sur del golfo (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

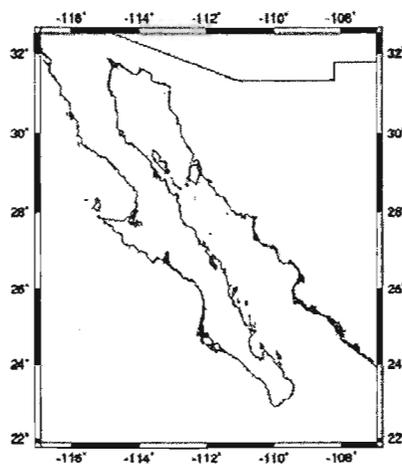


Figura 6. Golfo de California Tomado de (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/shorelines/shorelines.html>).

## 6. MÉTODO

### 6.1 Trabajo de campo

Las muestras para este estudio fueron recolectadas en las zonas de desembarco de la pesquería en Santa Rosalía B. C. S. con una periodicidad quincenal y en dos muestreos de calamares varados en playas de la Bahía de La Paz, B. C. S., durante 2001-2002. Se efectuaron dos tipos de muestreos, masivo y biológico. Durante el muestreo masivo se registraron únicamente la longitud (LM, cm) y el peso (PM, kg) del manto de 100 calamares. En el biológico, se registraron la longitud (LM, cm) y el peso (PM, kg) del manto de 25 calamares antes y después de ser eviscerados. Además, se colectaron las gónadas para la determinación del sexo y estadio de madurez siguiendo la escala propuesta por Lipiński y Underhill (1995, Anexo 1), la cual consta de 7 estadios establecidos con base en el tamaño y la coloración de la gónada. Posteriormente se llevó a cabo la extracción del estatolito cortando la cabeza del calamar y eliminando el exceso de tejido. Una vez limpio el cartílago cefálico se extrajeron los estatolitos del estatocisto con unas pinzas de disección, conservándose cada par en alcohol al 70% para su posterior análisis (Rodhouse y Hatfield, 1990).

### 6.2 Trabajo de gabinete

La preparación de los estatolitos para la lectura de los incrementos de crecimiento es un proceso largo. Se utilizó el método propuesto por Lipinski *et al.* (1991) debido a que es el método que presenta mejores resultados en

cuanto a la claridad de los estatolitos permitiendo una mejor lectura. Antes de procesar los estatolitos, se les midió su longitud (LE, mm) desde la punta del rostro hasta la punta del domo dorsal. Para tal efecto, se usó una lupa estereoscópica a 25 aumentos, provista de un micrómetro ocular con una precisión de 0.02 mm, esta medición se usó posteriormente para la construcción de la relación LE y LM. Posteriormente, se procedió a lijar los estatolitos, primeramente se montaron con la cara anterior hacia arriba, cerca del borde del portaobjetos, usando una pequeña gota de medio de montaje sintético (cianocrilato). Una vez agregada esta gota, el estatolito es situado con su parte cóncava hacia arriba y orientado de manera que el plano de la superficie anterior del domo dorsal quede paralelo con respecto al plano de la superficie del portaobjetos, dejándose secar 12 horas. El lijado inicial se realiza con lija comercial, de grano 1000-1500, luego se pule con lija comercial de grano 3000 o con solución de polvo de aluminio de 0.3  $\mu\text{m}$  (Yatsu *et al.*, 1997), para evitar sobre-lijar el estatolito se observó continuamente usando un estereoscopio a un aumento de 50X, y con el microscopio a 100X, hasta que se observó el foco del estatolito y los primeros incrementos alrededor del núcleo.

Posteriormente, se remueve el estatolito del portaobjetos con la ayuda de una aguja de disección y se coloca de nuevo sobre una gota de medio de montaje sintético con la cara convexa hacia arriba, dejando secar para luego aplicar el mismo procedimiento de lijado explicado anteriormente. Una vez concluido el

lijado, se cubre el estatolito con bálsamo de Canadá y se coloca un cubreobjetos. Esta preparación permanece en la estufa a 60 °C durante 12 horas, con el objeto de secar el bálsamo completamente.

### **6.2.1 Estructura de talla y peso**

La estructura de tallas del calamar gigante durante el período de estudio (2000-2002) fue analizada por temporada de pesca (mayo-noviembre), analizando el promedio de la LM por mes para evaluar el cambio de la estructura de tallas a medida que avanza la temporada. Las estructuras de tallas entre temporadas se compararon usando la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar sus diferencias, para luego aplicar una prueba de Tuckey HSD, por medio de la cual se determinó cual o cuales de las temporadas fueron significativamente diferentes. En cuanto a la estructura de tallas por sexo se efectuó una prueba de normalidad (Shapiro-Wilks) y una prueba Kolmogorov-Smirnoff (K-S test) para determinar si existían diferencias en la estructura por sexos. Las diferencias de peso promedio del manto entre hembras y machos se probó por medio de un K-S test, y las diferencias del peso del manto entre machos y hembras a una misma talla fueron evaluadas utilizando un análisis de varianza (ANOVA).

### 6.2.2 Relación peso longitud

Para determinar la relación peso-longitud se ajustó un modelo potencial a los datos de peso del manto (kg) y longitud del manto (cm) por sexo, para luego determinar el tipo de crecimiento comparando el valor de la pendiente del modelo ( $b$ ) contra 3 (isometría,  $\beta$ ) utilizando una prueba  $t$  (Walpole, 1982). Para evaluar las diferencias en la relación peso-longitud por sexo se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA).

### 6.2.3 Relación longitud del manto y longitud del estatolito

Para justificar la utilización del estatolito en la descripción del crecimiento y en la determinación de edad del calamar gigante se evaluó la proporcionalidad del crecimiento somático y del estatolito. Para determinar la relación entre LM (cm) y LE (mm) se ajustaron los modelos potencial  $LE = aLM^b$  y lineal  $LE = a + bLM$ , donde LE es la longitud del estatolito y LM es la longitud del manto. Las diferencias en la relación por sexo se compararon usando un análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando el logaritmo base 10 de LM y LE.

### 6.2.4 Determinación de la edad

La edad se estimó por medio de la lectura y conteo de los incrementos de crecimiento observados por dos lectores de manera independiente utilizando un microscopio a 400 aumentos. Las lecturas se efectuaron desde el núcleo hacia el borde del domo dorsal del estatolito. Para este trabajo se asumió que

los incrementos de crecimiento son formados diariamente, aunque esta hipótesis no ha sido validada para esta especie si ha sido demostrada para otros omastrephidos como *Illex illecebrosus* (Dawe *et. al*, 1985). Entiéndase como incremento diario al conjunto de una banda oscura (compuesta principalmente de carbonato de calcio) y otra clara (con una mayor proporción de materia orgánica). Las lecturas entre los lectores se promediaron cuando la diferencia no excedió el 10%, cuando la diferencia era mayor se leyó una vez más el estatolito por ambos lectores hasta lograr un acuerdo (Arkhipkin *et.al*, 1996) Se consideró el número de incrementos de crecimiento del estatolito como la edad del calamar en días.

#### **6.2.5 Patrón del crecimiento**

El patrón de crecimiento se describió a partir del ajuste de diferentes modelos a los datos de edad-longitud, seleccionando el modelo de acuerdo al coeficiente de determinación y a la suma de residuos al cuadrado. Además, se examinó visualmente la distribución de los residuos para constatar una dispersión uniforme. El modelo seleccionado se utilizó para estimar la talla a la edad y calcular las tasas de crecimiento. La estimación de los parámetros de los modelos se realizó utilizando el software SIGMAPLOT 8.02 aplicando el método iterativo no lineal cuyo criterio de ajuste es minimizar la diferencia de cuadrados. Los modelos que se evaluaron fueron:

Lineal,  $L_t = a + bt$

Potencial (alométrico)  $L_t = at^b$

Exponencial  $L_t = ae^{bt}$

Gompertz de crecimiento  $L_t = L_0 e^{(k*(1-e^{(-c*t)}))}$

Von Bertalanffy  $L_t = L_\infty (1 - e^{(-K(t-t_0))})$

Logística integral  $L_t = \frac{L_\infty}{(1 + e^{(-k(t-t_0))})}$

Donde  $L_t$  es la longitud del manto a una edad dada;  $t$  es la edad en días;  $L_0$  es la longitud de manto cuando  $t$  es igual a 0;  $k$  es un parámetro adimensional;  $c$  es la tasa específica de crecimiento cuando  $t = t_0$ ;  $L_\infty$  longitud asintótica (longitud máxima teórica);  $K$  tasa de crecimiento anual o parámetro de urvatura; y  $t_0$  es la edad a la longitud cero. Estos modelos se seleccionaron ya que son los más utilizados por trabajos similares (Arkhipkin *et.al*, 1996 ; Arkhipkin *et.al*, 1996 Markaida, 2001), permitiendo así posibles comparaciones.

#### 6.2.6 Fecha de eclosión y de reclutamiento

Una vez determinada la edad, se construyó una clave edad-longitud del manto para asignar edad a los calamares que no se les recolectó los estatolitos. Posteriormente, se estimó la fecha de eclosión de cada calamar restando su

edad a la fecha de captura y se agrupo por mes de nacimiento. Para analizar la temporalidad del desove, se grafico la distribución de frecuencias de fechas de eclosión por mes por temporada de pesca (Arkhipkin *et.al*, 1996). La edad de reclutamiento a la zona de pesca se considero como la edad mínima observada.

### 6.2.7 Tasa de crecimiento y talla promedio de madurez ( $L_{50}$ )

Se estimo la tasa de crecimiento diario (TCD, en mm por día) y la tasa instantánea de crecimiento ( $G$ ) para cada sexo, propuestas en Arkhipkin y Mikheev (1992).

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

$$G = \frac{LnLM_2 - LnLM_1}{T}$$

Donde  $LM_1$  y  $LM_2$  son las longitudes de manto calculadas al inicio y al final de cada intervalo de tiempo  $T$ . Las diferencias en la tasa instantánea de crecimiento entre sexos se compararon usando un análisis de varianza (ANOVA)

La talla promedio de madurez ( $L_{50}$ ), es la talla que representa el 50% de la frecuencia relativa acumulada de los organismos sexualmente maduros

(estadio 4 y 5) y se estimó ajustando los datos observados a la siguiente función logística

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

Donde Y frecuencia relativa acumulada de los organismos sexualmente maduros,  $S_1$  es el intercepto  $S_2$  es la pendiente y L es la Longitud de manto (LM cm) (Sparre y Venema, 1995). Una vez calculada la talla promedio de madurez se le asignó edad incorporando esta longitud al modelo de crecimiento.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Estructura de tallas

En la tabla 2 se presenta un resumen del total de las muestras recolectadas durante este estudio. Se registró un total de 3369 calamares entre junio del 2000 y octubre del 2002. La distribución de frecuencia de tallas del total de los individuos vario entre 21 cm y 93 cm de LM (Figura 7).

Tabla 2. Resumen del número la longitud y el peso de todos los organismos colectados y analizados durante el muestreo de la pesquería de *D. gigas* en la región central del Golfo de California.

Temporada	Muestreo Biológico														
	Sexo			Talla (LM cm)						Peso (PM kg)					
	N	M	H	Media		Min		Max		Media		Min		Max	
				M	H	M	H	M	H	M	H	M	H		
2000	287	78	209	65	70	36	46	82	89	5.29	6.73	0.72	1.72	10.3	13.5
2001	359	133	226	61	63	39	31	84	91	4.75	5.78	0.9	0.5	17.5	25
2002	506	270	236	52	55	23	31	89	89	3.99	4.44	0.48	0.38	9.9	20.35

Temporada	Muestreo Masivo						
	N	Talla (LM cm)			Peso (PM kg)		
		Total	Media	Min	Max	Media	Min
2000	957	69	35	89	6.46	0.72	13.5
2001	1172	61	31	93	5.10	0.5	25
2002	1240	55	21	89	4.52	0.38	20.35

En general, se observa como el promedio de la talla va incrementando a lo largo de la temporada de pesca (mayo-noviembre) con claros descensos al final de la misma, excepto al año 2000. Al comparar la estructura de tallas de la captura entre temporadas se encontró que existían diferencias significativas

(Kruskal-Wallis test = 330.8,  $p < 0.05$ ) luego de lo cual se encontró que las tres temporadas eran significativamente diferentes entre ellas (Tuckey HSD test,  $p < 0.05$ ). Para el total de la muestra la estructura de tallas por sexo no mostró una distribución normal (*Shapiro-Wiks*,  $p < 0.05$ ) y fueron significativamente diferentes entre ellas (*K-S test* = 0.193,  $p < 0.05$ ).

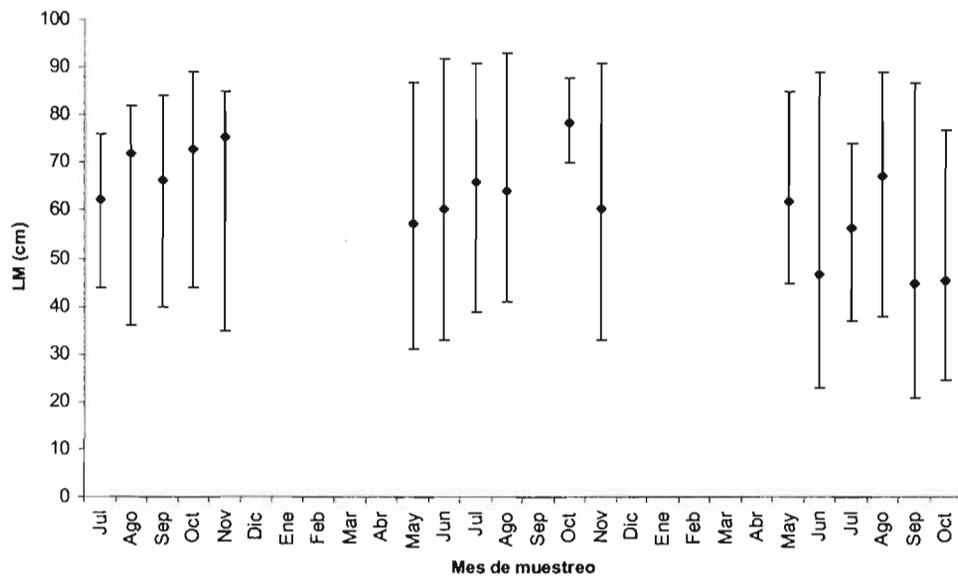


Figura. 7. Distribución mensual de la frecuencias de LM de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000 – octubre 2002. Los puntos son el promedio y los extremos de las líneas representan el valor mínimo y máximo de LM (julio 2000 n =140, agosto 2000 n =141, septiembre 2000 n =257, octubre 2000 n =298, noviembre 2000 n =121, mayo 2001 n =294, junio 2001 n =282, julio 2001 n =269, agosto 2001 n =124, octubre 2001 n = 26, noviembre 2001 n =177, mayo 2002 n =199, junio 2002 n =366, julio 2002 n =160, agosto 2002 n =230,septiembre 2002 n =136, octubre 2002 n =153),

Las hembras fueron en promedio más grandes que los machos, 63 cm LM y 60 cm respectivamente. El peso promedio del manto de las hembras fue de 5.54 kg mientras que para los machos fue de 4.55 kg; encontrándose diferencias significativas (*K-S test* = 0.872,  $p < 0.05$ ). En cuanto a la diferencias entre el

peso del manto entre machos y hembras a una misma talla se encontró que hay diferencias significativas (*ANOVA*  $F=0.00298$ ,  $n=21$ ,  $p<0.05$ ). La proporción de sexos H:M fue 1.8:1 (672 hembras y 481 machos), mensualmente esta proporción varió ampliamente entre 9:1 y 1:2.3 (Figura 8), con un incremento en la proporción de hembras al final de la temporada de pesca.

En la Figura 9 se presentan las distribuciones por mes de frecuencias de talla por sexo durante el período de estudio. En estas se puede apreciar la incorporación de individuos pequeños (LM < 50 cm) a la zona durante toda la temporada de pesca, es posible identificar dos picos importantes, uno alrededor de los meses de mayo-junio y otro en octubre-noviembre. Otro aspecto a destacar es que las hembras presentan un mayor intervalo de tallas. Asimismo se observa que los organismos mayores a 80 cm de LM son en su mayoría hembras.

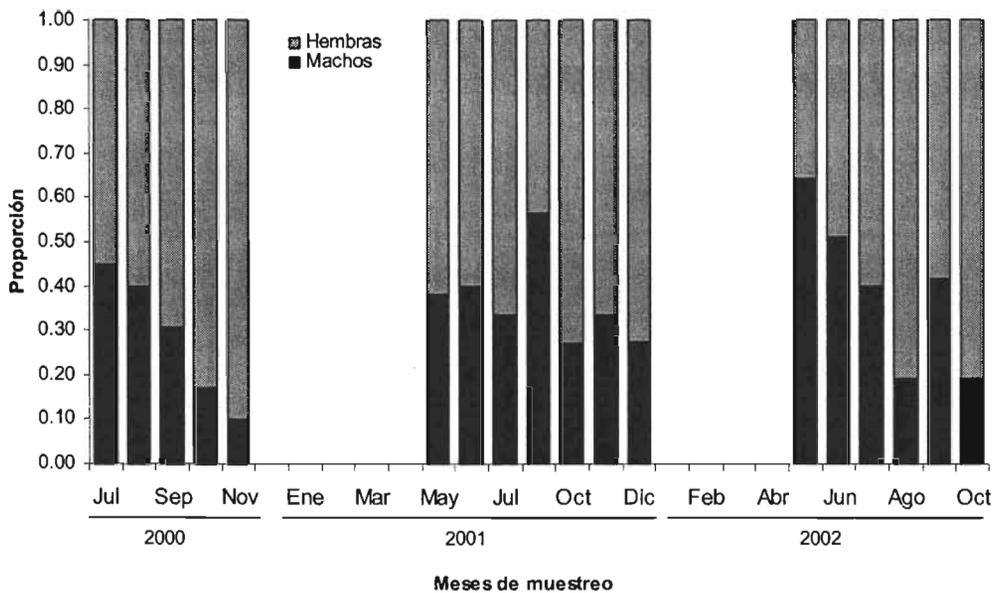


Figura. 8. Proporción mensual de hembras y machos de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000-octubre 2002 (valores de n: julio 2000 machos =18 y Hembras 22, agosto 2000 machos =16 y Hembras 24, septiembre 2000 machos =26 y Hembras 59, octubre 2000 machos =14 y Hembras 68, noviembre 2000 machos =4 y Hembras 36, mayo 2001 machos =32 y Hembras 52, junio 2001 machos =32 y Hembras 48, julio 2001 machos =24 y Hembras 48, agosto 2001 machos =13 y Hembras 10, octubre 2001 machos =7 y Hembras 19, noviembre 2001 machos =25 y Hembras 50, mayo 2002 machos =20 y Hembras 53, junio 2002 machos =191 y Hembras 106 julio 2002 machos =46 y Hembras 44, agosto 2002 machos =8 y Hembras 12, octubre 2002 machos =5 y Hembras 21),

## 7.2 Relación Peso-Longitud

Para determinar el tipo de crecimiento del calamar gigante se ajustó un modelo potencial a los datos de peso de manto (kg) y longitud de manto (cm) por sexos.

Se obtuvo una fuerte relación tanto en hembras como en machos,  $r^2 = 96$  y  $r^2 = 95$  respectivamente (Figura 10). El coeficiente de isometría (pendiente de la relación) en ambos sexos (3.40 para hembras y 3.35 para machos) fue significativamente mayor a 3 (*t-test*,  $p < 0.05$ ) indicando un crecimiento alométrico positivo. Para evaluar las diferencias en la relación peso-longitud

entre sexo se aplicó una ANCOVA obteniendo que las diferencias no fueron significativas (Tabla 3), por lo cual se ajustó un modelo potencial a los datos agrupados para peso-longitud (Figura 10).

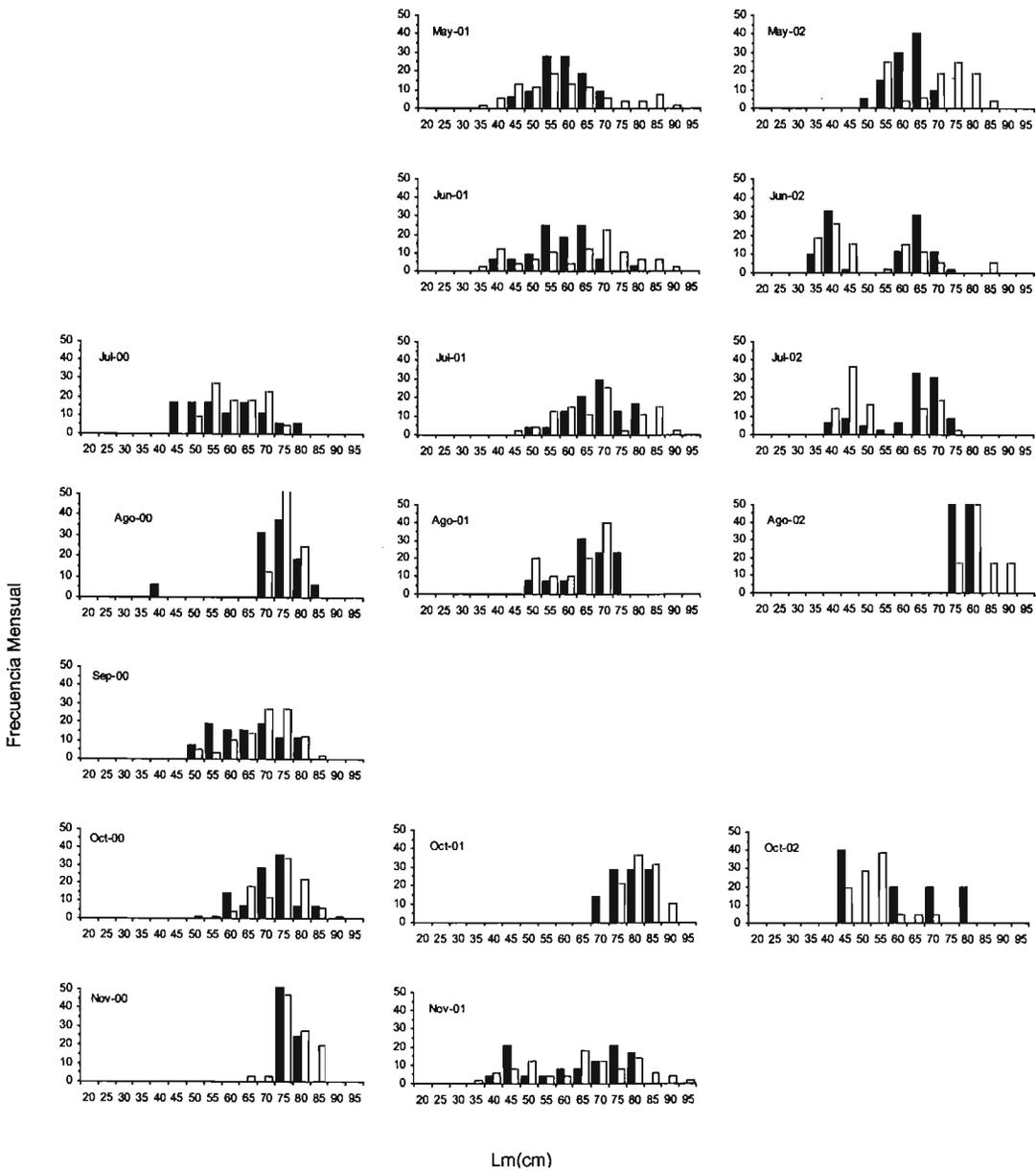


Figura. 9. Distribución de frecuencia de tallas por sexos de *D. gigas* en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante junio 2000–octubre 2002. Barras negras, machos, barras blancas hembras (valores de n machos y hembras respectivamente : julio 2000 machos =18 y hembras 22, agosto 2000 machos =16 y hembras = 24, septiembre 2000 machos =26 y hembras 59, octubre 2000 machos =14 y hembras 68, noviembre 2000 machos =4 y hembras 36, mayo 2001 machos =32 y hembras 52, Junio 2001 machos =32 y hembras 48, julio 2001 machos =24 y hembras 48, agosto 2001 machos =13 y hembras 10, octubre 2001 machos =7 y hembras 19, noviembre 2001 machos =24 y hembras 50, mayo 2002 machos =20 y hembras 53, junio 2002 machos =191 y hembras 106 julio 2002 machos =46 y hembras 44, agosto 2002 machos =8 y hembras 12, octubre 2002 machos =5 y hembras 21)

Tabla 3. Resultados del Análisis de Covarianza (ANCOVA) para las pendientes e intersecciones del ajuste del modelo potencial para los valores de peso-talla en forma linealizada  $\text{Log PM} = \text{Log } a + b \text{Log LM}$ , para ambos sexos.

Modelo	Sexo	Parámetro	$r^2$	ANCOVA (entre sexos)
Potencial	M	a 3E-06	0.9527	Para elevación
		b 3.35		F.0.8; p= 0.37
$Y = ax^b$	H	a 4E-06	0.9641	Para Pendientes
		b 3.40		F.0.9; p= 0.34

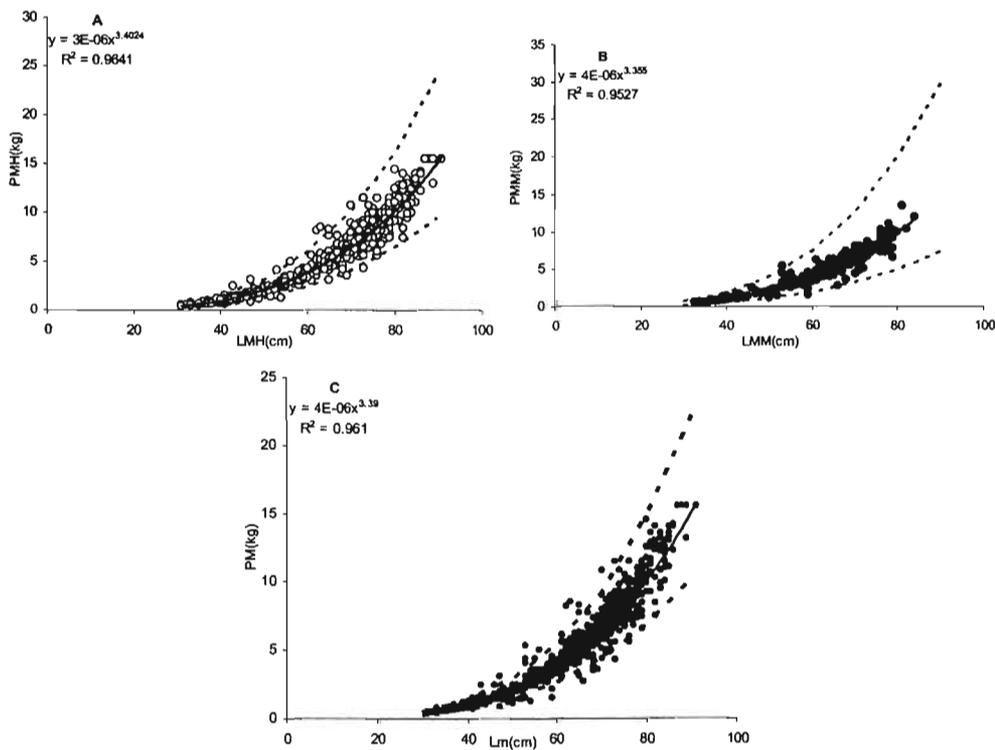


Figura 10. Relación peso-longitud en hembras (A), machos (B) y (C) datos agrupados, de *D. glgas*, en la región de Santa Rosalía B.C.S, durante 2000-2002.

Se procesaron un total de 487 pares de estatolitos provenientes del muestreo biológico. La longitud del estatolito (LE) varió desde 1.65 mm el cual corresponde al calamar más pequeño de la muestra (23 cm LM), hasta 3.11 mm LE, de un calamar de 87 cm LM.

Para evaluar la relación entre la longitud del estatolito (LE) y longitud del manto (LM) se ajustaron a los datos los modelos potencial y lineal, siendo el modelo potencial el que mejor definió esta relación (Tabla 4). En cuanto a la relación LM-LE entre sexo, las diferencias fueron significativas (con un  $\alpha$  de 0.05, Tabla 4), asimismo las hembras siempre presentaron un mejor ajuste que los machos.

De los 487 pares de estatolitos, 251 fueron leídos con éxito (Figura 11), de los cuales 103 correspondieron a machos y 127 a hembras. El mínimo de marcas leídas en machos fue de 158 y el máximo 385, mientras que para las hembras el mínimo fue de 148 y el máximo 450.

Tabla 4. Relación entre LM (cm) y LE (mm) ajustando los modelos potencial y lineal para el total de las muestras y por sexos.

Modelo	Sexo	Parámetro	$r^2$	N	ANCOVA (entre sexos)
Lineal $Y=a+bx$	Total	a 1.296	0.74	487	F. 8.65; p= 0.003
		b 0.018			
	M	a 1.159	0.73	211	
		b 0.020			
	H	a 1.4001	0.77	245	
		b 0.017			
Potencial $Y=ax^b$	Total	a 0.405	0.75	487	F. 7.642; p= 0.005
		b 0.435			
	M	a 0.336	0.73	211	
		b 0.480			
	H	a 0.469	0.78	245	
		b 0.400			

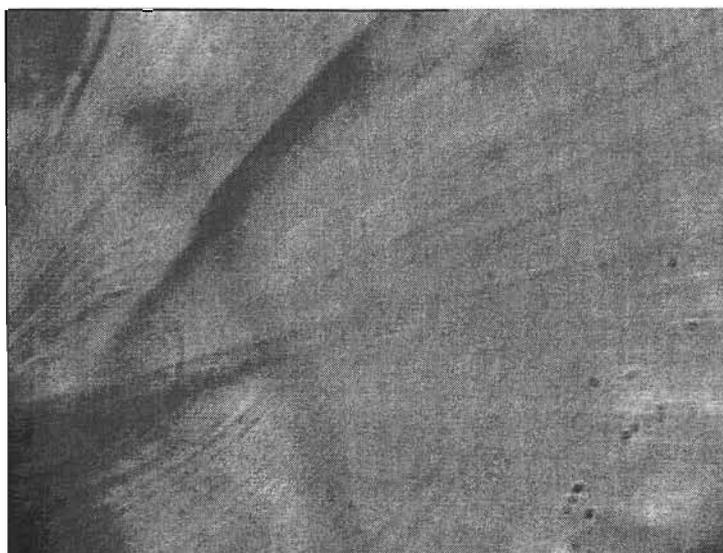


Figura. 11. Estatolito derecho de una hembra de 90 cm LM de *D. gigas* con 427 incrementos, imagen a 400 aumentos.

### 7.3 Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento.

La distribución de frecuencias de fechas de nacimiento agrupadas por mes durante los tres períodos de pesca analizados se presentan en la Figura 12. En esta se puede ver como a lo largo del año existen nacimientos de *Dosidicus gigas*. Los organismos capturados durante julio y noviembre del 2000 nacieron entre julio de 1999 y mayo de 2000, con un pico entre septiembre y noviembre de 1999. Los capturados entre mayo y noviembre de 2001 nacieron entre agosto de 2000 y junio de 2001, con un pico entre los meses de noviembre 2000 y marzo del siguiente año; por último los organismos capturados entre mayo y octubre de 2002 nacieron entre los meses de abril de 2001 y enero del 2002 presentando dos picos, el primero entre junio y agosto del 2001 y el segundo entre noviembre y diciembre del 2001.

### 7.4 Crecimiento

Luego de ajustar los diferentes modelos a los datos de edad-longitud de manto (LM) y tomando como criterio el coeficiente de determinación y la suma de residuos al cuadrado, el modelo Logístico integral describió mejor la tendencia de los datos en ambos sexos (Tabla 5). En todos los casos la relación en hembras presentó un mejor ajuste que en machos,  $r^2=0.97$  y  $0.95$ , respectivamente (Figura 13).

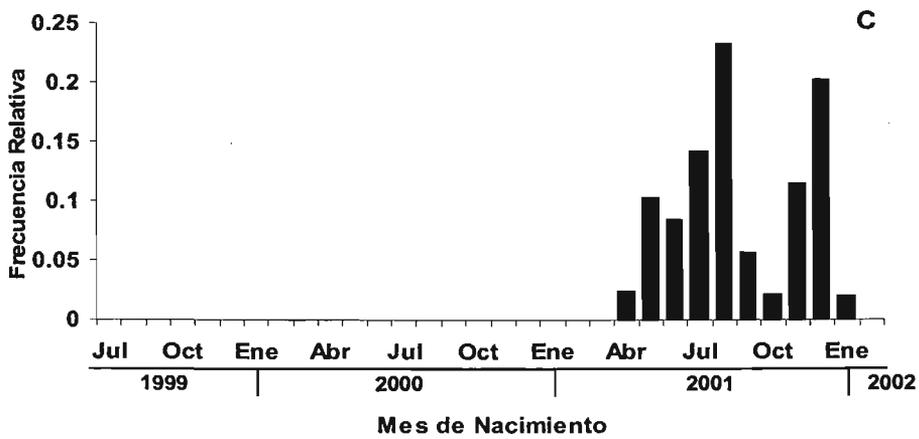
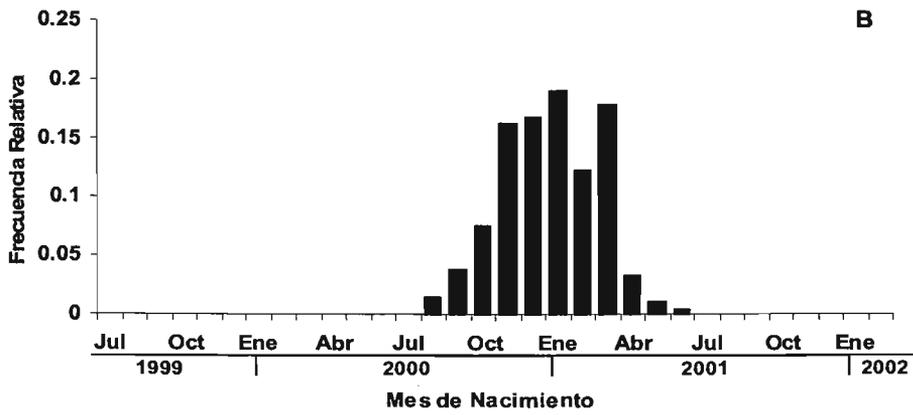
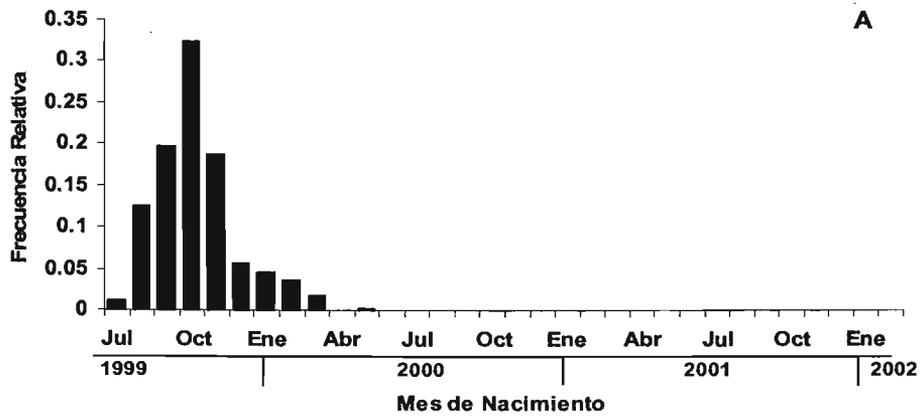


Figura. 12. Distribución de frecuencias de fechas de nacimiento de *D. gigas* por temporada de pesca, (A) 2000, (B) 2001 y (C) 2002.

Tabla 5. Parámetros obtenidos en el ajuste de diferentes modelos a los datos de LM (cm) a la Edad (días).

Modelo	Sexo	Parámetro	Estimado	r <sup>2</sup>	SRS
Lineal	M	a	0.0872	0.9454	1025
		b	0.2007		
	H	a	-1.332	0.9703	981
		b	0.2106		
Potencial	M	a	0.2054	0.9454	1025
		b	0.9962		
	H	a	0.1876	0.9701	988
		b	1.0164		
Exponencial	M	a	20.3334	0.9289	1337
		b	0.0035		
	H	a	21.47	0.9454	1906
		b	0.0034		
Gompertz	M	Lo	8.029686	0.9462	1011
		k	2.799933		
		a	0.004264		
	H	Lo	5.8744	0.9733	884
		k	3.045		
		a	0.005		
VBGF	M	L <sub>∞</sub>	404.6595	0.9457	909
		k	0.0006		
		t <sub>0</sub>	18.0750		
	H	L <sub>∞</sub>	216.7628	0.9725	1020
		k	0.0013		
		t <sub>0</sub>	45.7943		
Logístico integral	M	L <sub>∞</sub>	105.5622	0.9464	1008
		k	0.0079		
		t <sub>0</sub>	262.6048		
	H	L <sub>∞</sub>	105.2524	0.9734	878
		k	0.0086		
		t <sub>0</sub>	255.4992		

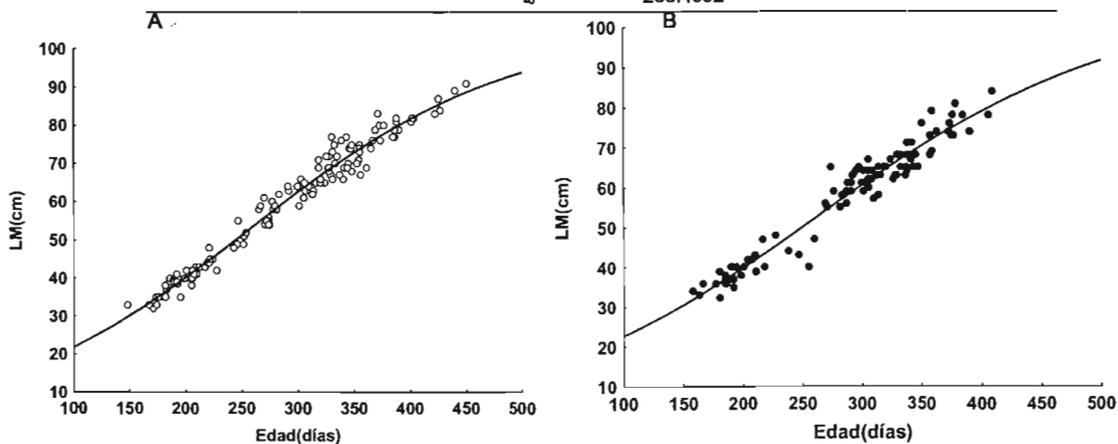


Figura. 13 Relación entre edad y longitud de manto (LM) en hembras (A) y machos (B) del calamar gigante, en la región de Santa Rosalía B.C.S.

## 7.5 Tasas de crecimiento

En la Figura 14A se presentan los valores calculados para la tasa crecimiento diaria TCD y tasa instantánea de crecimiento  $G$ , utilizando intervalos de 20 días. Aunque las diferencias en la tasa instantánea de crecimiento ( $G$ ) entre sexos no fueron significativas (*ANOVA*  $F=0.096$ ,  $n=39$ ,  $p>0.05$ ), se observa que las hembras presentan tasas de crecimiento con valores por encima a las presentadas por los machos, asimismo  $G$  para ambos sexos decrece a lo largo del período ontogénico.

Aunque la TCD, presenta un comportamiento similar tanto para machos como para hembras se observó que las hembras poseen valores ligeramente más altos que los presentados por los machos (1.47 y 1.55 mm a los 100 días), Desde los 160 días hasta los 340 días (6 meses), las hembras se mantienen creciendo a un ritmo mayor a 2 mm/día, mientras que los machos lo hacen entre los 200 y 320 días (4 meses). La TCD alcanza un máximo de 2.26 mm/día a los 255 días y de 2.08 mm/día a los 261 días para hembras y machos respectivamente, para luego decrecer gradualmente (Fig. 14B). Este valor máximo esta definido por el punto de inflexión del modelo logístico integral de crecimiento, luego de lo cual la TDC inicia su descenso (Fig. 13).

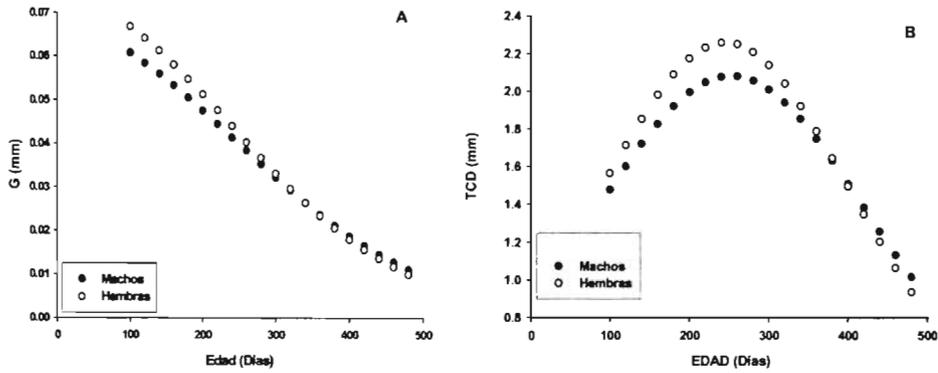


Figura 14. (A) Tasa instantánea de crecimiento,  $G$ , en LM (mm), y (B) Tasa de crecimiento diarias, TCD, en LM (mm), para hembras y machos de calamar gigante en la región de Santa Rosalía B.C.S.

### 7.6 Talla promedio de primera madurez

La frecuencia acumulada de hembras maduras por intervalo de 5 cm de LM se presenta en la Figura 15. Se observa que la talla promedio de primera madurez para machos fue de 61.3 cm de LM la cual es inferior a la de la hembras 78.6 cm de LM. A estas tallas corresponden edades de 304 días para machos y 381 días para hembras.

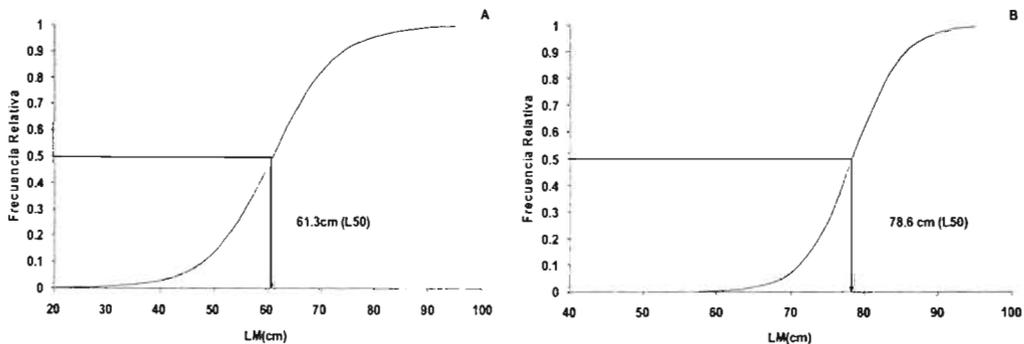


Figura 15. Talla media de madurez en LM (cm) obtenida por medio del ajuste de curvas logística a la frecuencia relativa de tallas de (A) machos y (B) hembras maduras de calamar gigante en la región de Santa Rosalía B.C.S.

## 8. DISCUSIÓN

El grupo poblacional de *Dosidicus gigas* capturado por la pesquería en Santa Rosalía durante las temporadas 2000, 2001 y 2002, no solo mostró una estructura de tallas con alternancia de organismos pequeños y grandes a lo largo de cada temporada, sino que además presentó diferencias significativas en talla entre las temporadas, esto puede ser a causa de un continuo reclutamiento de individuos pequeños al área de pesca a lo largo de la temporada, por la cual no sería posible afirmar que la población explotada se encuentra compuesta por una sola cohorte como lo había descrito (Hernández-Herrera et al. 1998).

Pecl et al. (2004) y ArkhipKin (2004) encontraron una fuerte relación entre la variabilidad de la estructura de tallas intraespecífica de los cefalópodos con parámetros ambientales como la temperatura y la disponibilidad de alimento, ya que el crecimiento de estos es rápido y con una gran plasticidad. Esto es muy importante especialmente en organismos cuya época de desove se extiende a lo largo del año (Pecl *et al.*, 2004), ya que las condiciones ambientales en las que nacen son variables y por esto muestran diferentes trayectorias de crecimiento (Jackson, 1997; Tracey *et al.*, 2003). Este es el caso del calamar gigante que posee un etapa de reproducción que se extiende a lo largo del año (Markaida, 2001).

La proporción de sexos encontrada presentó variación alta, ya que aunque el promedio fue de 1.8:1 (hembra: macho) cercano al encontrado por Markaida (2001) quien reporta una proporción de 2.3:1, en algunos meses los machos superaron a las hembras. Sin embargo estas mostraron un incremento en número hacia el final de la temporada (Fig. 8), lo cual puede sugerir que los machos abandonan la zona antes que las hembras para formar agregaciones reproductivas como las observadas por Nigmatullin y Laptikhovsky (1994) para aguas del Perú, reforzando la hipótesis de que el calamar gigante no se reproduce en el área de pesca, o simplemente que estos son más vulnerables que las hembras a la pesca. Forsythe y Van Heukelem (1987), afirman que en los cefalópodos, los individuos del sexo con crecimiento más lento (en este caso los machos) son los que más peso corporal alcanzan a una talla dada; sin embargo esto no concuerda con lo encontrado, ya que las diferencias en el peso del manto entre machos y hembras a una misma talla (*ANOVA*  $F=0.00298$ ,  $n=21$ ,  $p>0.05$ ), no fueron significativas.

La alometría positiva encontrada durante las tres temporadas de muestreo concuerda con lo reportado por Markaida (2001) para el Golfo de California y por Polezhaev (1984) quien encontró alometría positiva a lo largo y ancho de las aletas del calamar gigante para aguas del Perú. La alometría en calamares es explicada por Forsythe y Van Heukelem (1987) quienes afirman que el crecimiento alométrico en calamares es producto del crecimiento diferencial de

los brazos y las aletas respecto al manto. Este tipo de alometría es más evidente en los Omastréfidos ya que estos organismos se caracterizan por ser robustos, con paredes de manto anchas y musculosas, por lo cual presentan generalmente coeficientes alométricos más altos que los de otros calamares como los loliginidos.

De la estructura de tallas de la captura, se puede afirmar que la talla mínima a la que el calamar se recluta a la pesquería es entre los 25 y 30 cm de LM, (Fig. 7), lo cual correspondería a una edad de 130-150 días. La edad máxima encontrada en el presente estudio fue de 15 meses (91 cm LM); para las hembras y de un año para los machos (78 cm LM), sin embargo esto no quiere decir que no existan individuos más viejos, simplemente estos pudieron no ser capturados por la pesquería. Lo anterior es muy similar a lo reportado por Markaida (2001) quien en su estudio encuentra que la edad máxima para las hembras fue de 14 meses con una LM de 83 cm y para machos cercana al año con una LM de 70 cm, de igual forma Masuda *et al.* (1998) para aguas del Perú reportan longevidades superiores al año y tallas por encima de los 77-86 cm LM. Esto es soportado por Jackson (1994) quien en un estudio de la aplicación de los incrementos de crecimiento en los estatolitos encuentra que la longevidad de las especies de calamares, incluyendo el calamar gigante, que habitan aguas templadas se encuentra por debajo de los dos años con la

excepción de *Berryteuthis magister* y *Todaropsis eblanea* (Lipinski *et al.*, 1993).

En estudios basados en el análisis de distribución de frecuencia de tallas efectuados dentro del Golfo de California, la longevidad se calculó aproximadamente entre 16-20 meses (Ehrhardt *et al.*, 1983). En contraste, Hernández-Herrera *et al.* (1998) con calamares desembarcados en Guaymas, utilizando los parámetros obtenidos del ajuste de von Bertalanffy en un modelo de crecimiento y decaimiento de una cohorte, encontraron que *D. gigas* presenta una longevidad superior a los dos años; sin embargo, incorporan un factor de senescencia a la mortalidad natural, lo que hace que el decaimiento de la cohorte se presente cerca de los dos años. Estos estudios fueron efectuados por medio de métodos indirectos (análisis de frecuencias de longitud) los cuales son únicamente útiles en casos en los que se observa un evento de desove o picos bien definidos de corta duración, lo cual para *D. gigas* no se cumple ya que la reproducción se extiende a lo largo del año con picos estacionales de larga duración, razón por la cual los resultados obtenidos con el uso de este método deben ser tomados con cautela (Arkhipkin, 1991; Caddy, 1991; Jackson, 1994; Jackson *et al.*, 2000).

Aunque Alford y Jackson (1993) proponen la existencia de dos fases de crecimiento de cefalópodos, una primera etapa en la que el crecimiento es de

tipo exponencial y una segunda de tipo logarítmica durante la cual, aunque el crecimiento decline, este continúa indefinidamente, el modelo que mejor se ajustó al intervalo de edad y longitud para *D. gigas* fue el modelo logístico integral. Otros autores, también han encontrado que este modelo se ajusta muy bien en diferentes especies de calamares, Uozumi y Ohara (1993) para *Nototodarus sloani*; Arkhipkin y Silvanovich (1997) para *Martialia hyadesi*; Arkhipkin *et al.* (1999) para *Todarodes sagittatus*; Arkhipkin *et al.* (2000a) para *Illex coindetii*; Markaida (2001) para *Dosidicus gigas*. En los estudios para calamar gigante donde se utilizaron métodos indirectos para calcular los parámetros de los modelos de crecimiento, principalmente el de von Bertalanffy, se tiende a sobreestimar la longevidad debido a que se subestiman las tasas de crecimiento. El uso de modelos asintóticos para describir el crecimiento de cefalópodos debe ser tomado con mucha cautela ya que no existen evidencias de que realmente exista un estancamiento en el crecimiento a una talla máxima, por el contrario el crecimiento continúa y la talla se incrementa aunque este incremento sea mínimo (Forsythe y Van Heukelem, 1987; Moltschaniwskyj, 2004).

La tasa de crecimiento diario que presentó el calamar gigante a lo largo del período de estudio es congruente con lo reportado por Markaida (2001), quien afirma que este posee tasas superiores a 2 mm/día durante parte de su ciclo de vida, por lo cual presenta tal vez el crecimiento más rápido de todos los

omastréfidos. *Illex illecebrosus* presenta tasas entre 0.3 y 1 mm/día (Arkhipkin y Fetisov, 2000b), entre 0.8-0.9 mm/día en *Todarodes japonicus* (Jackson y Choat, 1992) y aunque existen calamares que como las hembras de *Sthenoteuthis oualaniensis* poseen un crecimiento muy rápido, con una tasa de crecimiento diario de 2.3- 3.8 mm/día antes del desove, estas hembras al año de edad tan solo poseen 50 cm LM, por lo cual el crecimiento promedio es menor (Arkhipkin y Mikheev, 1992).

Las diferencias entre los valores de las tasas de crecimiento diario entre sexos, sugieren la presencia de dimorfismo sexual ya que las hembras de *D. gigas* crecen más rápido que los machos. Markaida (2001) encontró la presencia de este dimorfismo durante su estudio y en algunas especies de omastréfidos también se presenta, Arkhipkin y Golub, (2000c) reportan que las tasas de crecimiento diario para *Todaropsis eblanae* es mayor en las hembras, para *Todarodes sagittatus* Arkhipkin *et al.* (1999) también reporta dimorfismo sexual. Sin embargo en *Illex illecebrosus* (Arkhipkin y Fetisov, 2000b) no encuentran evidencia de que exista diferencia en las tasas de crecimiento por sexo. La aparición de este dimorfismo sexual en muchos omastréfidos coincide con la maduración sexual de los machos; sin embargo en el presente estudio la diferencia de TCD a los 100 días ya era evidente lo cual indica que esta aparece previamente.

Los valores de TCD en hembras fueron más grandes que en los machos, lo cual es similar a lo encontrado por Arkhipkin y Fetisov, (2000b) para *Illex illicebrosus*. Markaida (2001) reporta valores máximos diferentes a los encontrados en este estudio (2,65 mm/día y 2.44mm/día, para hembras y machos respectivamente). Esta diferencia en el crecimiento entre años ha sido reportada para otros omastréfidos como *Todarodes angolensis* por Villanueva (1992), lo cual se puede explicar ya que como se dijo anteriormente los Cefalópodos son organismos que poseen un crecimiento rápido y con gran plasticidad, y esta influenciado por muchos factores, pero principalmente la cantidad y calidad del alimento y la temperatura durante las primeras etapas de desarrollo en la cual su crecimiento es de tipo exponencial y la temperatura a la cual sus huevos han sido incubados (Pecl *et al.*, 2004 y Arkhipkin 2004), por lo cual pequeños cambios de estos factores no solo generan una gran variabilidad dentro de una misma cohorte sino que se pueden observar entre temporadas o hasta entre años, como lo observaron Ehrhardt *et al.* (1982a) quienes describen 4 cohortes entre enero y septiembre de 1980, con diferentes tasas de crecimiento entre cohortes.

Comparando la tasa instantánea de crecimiento G obtenida con otros estudios se encontró que esta es más alta que las presentadas para otros omastréfidos, las cuales normalmente fluctúan entre 0.025 0.002 en LM (Arkhipkin y Fetisov, 2000b).

La talla promedio de primera madurez encontrada para hembras fue de 78.6 cm LM (381 días), en cuanto a los machos, estos alcanzan su madurez a una talla de 61.3 cm de LM, la cual equivale a 304 días, lo anterior es consistente con lo encontrado por Markaida (2001) quien reporta que las hembras maduran a los 369 días, (74.4 cm LM) y los machos a los 306 días, (60 cm LM). Comparado con otros omastréfidos se puede afirmar que *D. gigas* dentro del Golfo de California madura a una edad avanzada ya que Arkhipkin y Mikheev (1992) en su estudio de *Sthenoteuthis pteropus* en la región oriental del Atlántico central encuentran que las hembras maduran entre 270-300 días. En otro estudio Arkhipkin *et al.* (1999) afirman que las hembras de *Thysanoteuthis rhombus* maduran entre 190-200 días y los machos entre 230-250 días, mientras que *Todarodes sagittatus* del noroeste de África madura a los 200-240 días (Nigmatullin *et al.* 1995a). Las posibles causas de que *D. gigas* madure tardíamente pueden ser las bajas temperaturas que se presentan en la región central del Golfo de California debido a los eventos de surgencias.

En este estudio se determinó que los machos del calamar gigante maduran primero que las hembras al igual que en otras omastréfidos oceánicos. Arkhipkin y Mikheev (1992) observan que una vez que los machos de *Sthenoteuthis pteropus* alcanzan la madurez, copulan con las hembras antes que estas alcancen su madurez, preservando el espermatóforo para cuando

estas se encuentren maduras. Esto podría explicar el incremento en la proporción de hembras que presenta *D. gigas* a finales de la temporada de pesca, en ese momento la mayoría de los individuos son hembras posiblemente como resultado de una madurez sexual anticipada de los machos que copulan y abandonan la zona.

Después de establecer las fechas de nacimiento de la población de *D. gigas* capturada por la pesquería, se puede afirmar que existen nacimientos a lo largo del año. Este comportamiento fue reportado por Arkhipkin (1990) quien afirma que los calamares omastréfidos presentan eventos de desoves a lo largo del año con un pico de desove característico. Sin embargo, durante este estudio el calamar gigante no presentó ningún patrón específico en la distribución de sus fechas de nacimiento ni se pudo identificar picos que fueran constantes durante las tres temporadas, lo cual puede ser resultado de la intensidad del muestreo y de la dependencia de la actividad pesquera ya que es estacional. Lo anterior confirma lo encontrado por Markaida (2001) en el Golfo de California y por Masuda *et al.* (1998) en aguas del Perú quienes tampoco encuentran ningún patrón estacional en los nacimientos de *D. gigas*, por lo cual concluyen que esta especie se reproduce a lo largo del año.

El esquema actual de manejo utilizado en la pesquería de *D. gigas* frente a Sonora y B.C.S se encuentra basado en el escape proporcional de

reproductores y asume la existencia de una sola cohorte en la población explotada (Nevárez-Martínez y Morales-Bojórquez, 1997; Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Sin embargo, los resultados en el presente estudio muestran la existencia de varias cohortes, posiblemente debido a un extenso período de reproducción y a la variación interanual en las condiciones favorables (temperatura y alimentación) a la supervivencia de larvas y juveniles (Pecl *et al.*, 2004; Arkhipkin, 2004). Lo anterior nos lleva a sugerir que las evaluaciones de la población basadas en una sola cohorte se tomen con cautela.

## 9. Conclusiones

- La población explotada de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California entre 2000 y 2002 esta compuesta por múltiples cohortes.
- Las hembras de *Dosidicus gigas* maduran a una edad cercana al año mientras que los machos lo hacen a los 10 meses.
- Aunque se encontraron picos reproductivos no se encontró ningún tipo de estacionalidad en las fechas de nacimiento por lo cual se puede afirmar que el calamar gigante se reproduce a lo largo del año.
- Se encontró una proporción sexual favorable a las hembras en gran parte de la temporada.
- De la relación peso longitud se deduce que *Dosidicus gigas* posee un crecimiento alométrico positivo.
- El reclutamiento de *Dosidicus gigas* a la pesquería se da a una edad aproximada de 5 meses (25-30 cm LM).

- Se determinó una edad máxima de 15 meses en hembras y de un año para machos del calamar gigante *Dosidicus gigas*.
- Debido a que la población de *Dosidicus gigas* esta compuesta por más de una cohorte las mediadas bajo las cuales se esta manejando la pesquería actualmente deben ser revisadas.

## 10. LITERATURA CITADA

- Alford, R. A. y G. D. Jackson. 1993. Do cephalopods and larvae of other taxa grow asymptotically? *The American Naturalist*, 141(5): 717-728.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. pp. 427-449 En: *Ecosystems of the World*. Estuaries and enclosed seas. B. H. Ketchum (ed.). Amsterdam, Elsevier.
- Álvarez-Borrego, S. y J. R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and productivity of the Gulf of California. *In*: Dauphin, J.P. y B. Simoneit (Eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem., 47: 555-567.
- Álvarez-Borrego, S. y R. A. Schwartzlose. 1979. Masas de agua del Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 6 (1y2): 43-63.
- Anónimo. 2003. Anuario estadístico de pesca 2003. SAGARPA. CONAPESCA. 265 pp.
- Argüelles-Torres, J. 1996. Crecimiento y reclutamiento del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Perú (1991 a 1994). *Inf. Prog. Inst. Mar Perú*, 23: 14 pp.
- Argüelles, J., P. G. Rodhouse., P. Villegas. y G. Castillo. 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fish. Res*, 54: 51-61.
- Arkhipkin, A. 1990. Edad y crecimiento del calamar (*Illex argentinus*). *Frente Marítimo*, 6(A): 25-35.

Arkhipkin, A. I. 1991. Methods for cephalopod age and growth studies with emphasis on statolith ageing techniques. *In* P. Jereb, S. Ragonese y S. v. Boletzky, eds. *Squid age determination using statoliths*, pp. 11-17. *Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P.* Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 127 pp.

Arkhipkin, A. I. 2004. Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder Oegopsina. 341-355. *In*: Cephalopod growth, G. D. Jackson and D. J. McGlashan, eds. *Mar. Freshw. Res.* Special Issue 55 (4).

Arkhipkin, A. y A. Mikheev. 1992. Age and growth of the squid *Sthenoteuthis pteropus* (Oegopsida, Ommastrephidae) from the Central-East Atlantic. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 163: 261-276.

Arkhipkin, A., V. A. Bizikov., K. N. Nesis. 1996. Distribution, stock structure, and growth of the squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering sea. *Fish. Bull.*, 94: 1-30.

- Arkhipkin, A. I. y N. V. Silvanovich. 1997. Age, growth and maturation of the squid *Martialia hyadesi* (Cephalopoda, Ommastrephidae) in the south-west Atlantic. *Antartic Sci.*, 9(4): 373-380.
- Arkhipkin, A., V. Laptikhovsky y A. Golub. 1999. Population structure and growth of the squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in northwest African waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 79: 467-477.
- Arkhipkin, A., P. Jereb y S. Ragonese. 2000a. Growth and maturation in two succesive groups of the short-finned squid, *Illex coindetii* from the Strait of Sicily (central Mediterranean). *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 31-41.
- Arkhipkin, A. I., y. A. A. Fetisov, 2000b. Population structure and grow of the squid *Illex illecebrosus* (Cephalopoda: Ormmastrephidae) off Nova Scotia, north-west Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 80 (967-968)
- Arkhipkin, A. I., y. A. N. Golub, 2000c. P Aberrant structure of the statolith postnuclear zone in the squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 80 (183-184)

Benites, C. 1985. Resultado de las investigaciones biológico-pesqueras de la jibia *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) en el litoral peruano de julio 1983 a marzo 1984. En: A. E. Treseira (ed.), *Anales del Congreso Nacional de Biología Pesquera*. 28 Jun.-1 Jul., 1984, Trujillo, Perú: 10-15.

Bettencourt, V., Coelho, L., Andrade, J.P., Guerra, A., 1996. Age and growth of the squid *Loligo vulgaris* off the south coast of Portugal, using statolith analysis. *J. Moll. Stud.* 62, 359–366.

Bettencourt, V. y A. Guerra. 2000. Growth increments and biomineralization process in cephalopod statoliths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 248: 191- 205.

Dawe, E. G., R. K. O'Dor, P. H. Odense y G. V. Hurley. 1985. Validation and application of an ageing technique for short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 6: 107-116.

Caddy, J. F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? In P. Jereb, S. Ragonese y S. v. Boletzky, eds. *Squid age determination using statoliths*, pp. 53-66. *Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P.* Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 127 pp.

Caddy, J. F. 1999. Fisheries management in the twenty-first century: will new paradigms apply? *Rev. Fish Biol. Fish.* 9, 1–43.

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

Castillo-Portugal, A. C. 1997. Crecimiento y biología reproductiva de *Dosidicus gigas* “pota” frente a las costas del Perú durante 1995. *Tesis de Licenciatura*. Univ. Autónoma de Trujillo, Trujillo, Perú. 56 pp.

Clarke, M. R. 1978. The cephalopod statolith – An introduction to its form. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 58(3): 701-712.

Ehrhardt, N. M., P. S. Jacquemin, A. Solís N., F. García B., G. González D., J. Ortiz C. y P. Ulloa R. 1982a. Crecimiento del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencia Pesquera*, 3: 33-40.

Ehrhardt, N. M., P. S. Jacquemin., G. González D., P. Ulloa R., F. García B., J. G. Ortiz C. y A. Solís N. 1982b. Descripción de la pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas* durante 1980 en el Golfo de California. Flota y poder de pesca. *Ciencia Pesquera*, 3: 41-60.

- Ehrhardt, N. M., P. S. Jacquemin., F. García B., G. González D., J. M. López B., J. Ortiz C. y A. Solís N. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. In J. F. Caddy (Ed.). Advances in assessment of world cephalopod resources. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 231: 306-339.
- Ehrhardt, N. M., A. Solís N, P. S. Jacquemin, J. G. Ortiz C., P. Ulloa R., G. González D. y F. García B. 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.
- FAO. 2000. Fishstat Plus: Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. *Fisheries Dep., Fishery Information, Data and Statistics Unit*.
- Forsythe, J. W. y W. F. Van Heukelem. 1987. Growth. Pp. 135-156. In P. R. Boyle (Ed.), *Cephalopod Life Cycles* Vol. II, Comparative reviews. *Academic Press, London*: 441 pp.
- Hammann, M. G., J. S. Palleiro-Nayar. y O. Sosa-Nishizaki. 1995. The effects of the 1992 El Niño on the fisheries of Baja California, Mexico. *CalCOFI Rep.*, 36: 127-133.

Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez., M. O. Nevares Martínez., A. Balmori Ramírez. y G. I. Rivera Parra. 1996. Distribución de tallas y aspectos de la reproducción del calamar gigante (*Dosidiscus gigas*) en el Golfo de California, México, en 1996. *Ciencia Pesquera*, 12: 85-89.

Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez., M. A. Cisneros-Mata., M. O. Nevárez-Martínez. y G. I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI Rep.*, 39: 212-218.

Jackson, G. D. 1994. Applications and future potential on statolith increments analysis in squids and sepioids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 2612-2625.

Jackson, G. D. y J. H. Choat. 1992. Growth in tropical cephalopods: an analysis based on statolith microstructure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 218-228.

Jackson, G. D. 1997. Age, growth and maturation of the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) in New Zealand waters. *Polar Biol.*, 17: 268-274.

Jackson, G. D., R. Alford. y H. Choat. 2000. Can length frequency analysis be used to determine squid growth? – An assessment of ELEFAN. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 948-954

Klett-Traulsen, A. 1996. Pesquería de calamar gigante *Dosidicus gigas*. Pp 127- 149  
*In Casas-Valdez y G. Ponce-Díaz (eds.). Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. Vol. I, 350 pp.*

Lipiński, M., E. Dawe. y Y. Natsukari. 1991. Introduction. *In P. Jereb, S. Ragonese y S. v. Boletzky (Eds.), Squid age determination using statoliths*, pp. 77-81.  
*Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Instituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 127 pp.*

Lipiński, M. R., M. A. Roeleveld y L. G. Underhill. 1993. Comparison of the statoliths of *Todaropsis eblanae* and *Todarodes angloensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in South African waters, *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, p. 263-273. Tokyo, Tokai University Press.

Lipiński, M. R. y L. G. Underhill. 1995. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum?. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 15: 207-223.

- Markaida, U. 2001. Biología del calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 (Cephalopoda: Ommastrephidae) en el Golfo de California, México. *Tesis de Doctorado. CICESE*, Ensenada, México. 387 pp.
- Markaida, U., C. Quiñónez-Velázquez y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.*, In press.
- Martínez-Aguilar, S., E. Morales-Bojórquez., J. G. Díaz-Urbe., M. C. Suárez-Higuera. y A. Hernández-Herrera. 2004. La pesquería del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California. Recomendaciones de investigación y tácticas de regulación. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 70 p.
- Masuda, S., K. Yokawa., A. Yatsu. y S. Kawahara. 1998. Growth and population structure of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific Ocean. Pp. 107-118. In Okutani, T. (Ed.), *Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic Squids*, Tokyo, July 18-19, 1996. JAMARC. 269 pp.

- Moltschaniwskyj, N. A. 2004. Understanding the process of growth in cephalopods. 379-386. In: Cephalopod growth, G. D. Jackson and D. J. McGlashan, eds. *Mar. Freshw. Res. Special Issue* 55 (4).
- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera., M. O. Nevárez-Martínez., A. J. Díaz de León-Corra.I, G. I. Rivera-Parra. y A. Ramos-Montiel. 1997. Abundancia poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en las costas de Sonora, México. *Oceánides*, 12(2): 89-95.
- Morales-Bojorquez, E., M. A. Cisneros-Mata., M. O. Nevárez-Martínez. y A. Hernández-Herrera. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res*, 54(1): 83-94.
- Morán-Angulo, J. O. 1990. Proyecto de investigación biológica-pesquera de calamar gigante (*Dosidicus gigas*, D'Orbigny 1835) de la zona sur-occidental del Golfo de California. Mayo 1989-Abril 1990. *Informe del Instituto Nacional de la Pesca. CRIP La Paz*. 107 pp.
- Nesis, K. N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. *Oceanology*, 10(1): 108-118.

- Nevárez-Martínez, M. O. y E. Morales-Bojórquez. 1997. El escape proporcional y el uso de referencia biológico  $F_{\%BR}$ , para la explotación del calamar gigante, *Dosidicus gigas*, en el Golfo de California, México. *Oceánides*, 12(2): 97-105.
- Nevárez-Martínez, M. O., A. Hernández-Herrera., E. Morales-Bojórquez., A. Balmori-Ramírez., M. A. Cisneros-Mata. y R. Morales-Azpeitia. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*; d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, México. *Fish. Res.*, 1072: 1-12.
- Nigmatullin, Ch. M. y V. V. Laphikhovsky. 1994. Reproductive strategies in the squids of the family Ommastrephidae (preliminary report). *Ruthenica*, 4(1): 79-82.
- Nigmatullin, C. M., A. I. Arkhipkin y R. Sabirov. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 73-87.
- Nigmatullin, Ch. M., K. N. Nesis. y A. I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas*. *Fish. Res*, 54: 9-19.

- Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T.J. Pitcher, U.R. Rashid-Sumaila, C.J. Walters, R. Watson and D. Zeller. 2002. *Towards sustainability in world fisheries. Nature* 418: 689-695.
- Pecl, G. T., M. A. Steer., K. E. Hodgson. 2004. The role of hatchingling size in generating the intrinsic size-at-age variability of cephalopods: extending the Forsythe Hypothesis. 387-394 p. In: Cephalopod growth, G. D. Jackson and D. J. McGlashan, eds. *Mar. Freshw. Res. Special Issue* 55 (4).
- Pierce G.J. y A. Guerra. 1994. Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. *Fisheries Research*, 21 (1-2): 255-285
- Polezhaev, A. N. 1984. The morphometry of *Dosidicus gigas* (Mollusca, Ommastrephidae). *Zool. Zhurnal*, 63(3): 450-452.
- Rocha, F., A. Guerra. y A. F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.* 76: 291-304.
- Rodhouse, P. G. y E. M. C. Hatfield. 1990. Age determination in squid using statolith growth increments. *Fish. Res.*, 8: 323-334.
- Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. In Tj. H. Van Andel y G. G. Shor, Jr. (Eds.). *Marine geology of the Gulf of California: a symposium. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem.*, 3: 30-58.

- Roper, C. F. E., M. J. Sweeney. y C. E. Nauen. 1984. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of especies of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, 125(3): 277 p.
- Rusnak, G. A., R. L. Fisher. y F. P. Shepard. 1964. Bathymetry and faults of Gulf of California. *In* Tj. H. Van Andel y G. G. Shor, Jr. (Eds.). *Marine geology of the Gulf of California: a symposium. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem.*, 3: 59-75.
- Solís-Nava, A. y F. García-Badillo. 1996. Análisis y evaluación de la biomasa disponible de calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) del Golfo de California, Nov. 1995 – Mayo 1996. *Informe no publicado del Inst. Nac. de la Pesca, México, D.F.*: 8 pp.
- Sparre, P. y S.C. Venama. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I. Manual. *FAO Doc. Tec. de Pesca*. No. 306.1 Rev. 1., 440 p
- Tracey, S.R., N. A. Steer., y G. T. Pecl. 2003. Life History traits of the temperate mini-maximalist *Idiosepius notoides* (Cephalopoda: Sepioidea). *J. Mar. Bio. Asso. UK*. 83, 1297-1300.

Uozumi, Y. y H. Ohara. 1993. Age and growth of *Nototodarus sloanii* (Cephalopoda: Oegopsida) based on daily increment counts in statoliths. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59(9): 1469-1477.

Villanueva, R. 1992. Interannual growth differences in the oceanic squid *Todarodes angolensis* Adam in the northern Benguela upwelling system, based on statolith growth increment analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 159: 157-177.

Walpole, R. E. 1982. Introduction to statistics. Third Edition, MacMillan NY. 621 p.

Yatsu, A., S. Midorikawa., T. Shimada. y Y. Uozumi. 1997. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in the North Pacific Ocean. *Fish. Res.*, 29: 257-270.

Yatsu, A., K. Yamanaka y C. Yamashiro. 1999c. Tracking experiments of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, 36: 55-60.

Yatsu, A. 2000. Age estimation of four oceanic squids, *Ommastrephes bartrami*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, and *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) based on statolith microstructure. *JARQ*, 34(1): 75-80.

11. Anexo I. Descripción de los estadios de madurez sexual para calamares; Lipiński y Underhill (1995).

Estadio	Hembras	Machos
<p><b>I Inmaduro (Juvenil)</b></p>	<p>Glándulas nidamentarias finas, membranosas y transparentes. Ovario transparente y filiforme, observándose casi exclusivamente el eje del músculo-conjuntivo. Oviductos invisibles.</p>	<p>El complejo espermatofórico es visible, transparente y el testículo es angosto y transparente.</p>
<p><b>II Inmaduro</b> Diferenciación morfológica primaria del aparato reproductor. Órganos accesorios bien diferenciados.</p>	<p>Las glándulas nidamentarias semitranslúcidas a opacas, pequeñas, divididas en dos partes, y sin ocultar las vísceras subyacentes (estómago). Los oviductos son pequeños, parcialmente ocultos a los lados del estómago. En ellos se distingue el meandro, aunque delgado, y la glándula oviductal, sin línea divisoria. El ovario es semitransparente, algo plano e irregularmente segmentado.</p>	<p>Las distintas partes que componen el complejo espermatofórico son visibles. El conducto deferente es translúcido y poco visible. Testículo pequeño.</p>
<p><b>III Maduración</b> Diferenciación secundaria de los órganos sexuales.</p>	<p>Glándulas nidamentarias agrandadas y ocultando las vísceras subyacentes. El meandro del oviducto está ensanchado y en forma de serpiente. Las glándulas oviductales son blancas y se distingue en ellas la línea divisoria. El ovario es todavía compacto y semiopaco, con estructura granular uniforme y ovocitos visibles.</p>	<p>Complejo espermatofórico agrandado y opaco. Ausencia de espermatozoides o algunos "tentativos" en la bolsa de Needham. Conducto deferente visible, aunque no del todo en la parte dorsal del complejo espermatofórico. Testículo triangular.</p>

Anexo I. (Continuación).

Estadio	Hembras	Machos
<p><b>IV Madurez incipiente:</b> Maduración funcional.</p>	<p>Glándulas nidamentarias grandes, cubriendo en gran parte las vísceras subyacentes. Meandro del oviducto extendido, flácido y con algunos huevos maduros anaranjados. Ovario grande, de color amarillento, con ovocitos maduros en la parte proximal (anterior) e inmaduros en la parte distal, formando un mosaico.</p>	<p>Complejo espermatofónico grande, opaco y con espermátóforos. Conducto deferente claramente visible. Pocos espermátóforos en la bolsa de Needham. Testículo grande y opaco.</p>
<p><b>V Madurez avanzada:</b> Animales desovando activamente.</p>	<p>Como en el estadio anterior, pero los oviductos están densamente empacados con huevos maduros.</p>	<p>Como en el estadio anterior, pero la bolsa de Needham está llena de espermátóforos densamente empacados, algunos incluso en el pene</p>
<p><b>VI Postpuesta:</b> Estadio hipotético, por analogía con otras especies.</p>	<p>Glándulas nidamentarias y oviductales empequeñecidas (como estadio III). Oviductos con pocos o ningún huevo. Ovario decrecido, con prevalencia de ovocitos maduros. Estado general del cuerpo degenerado y flácido; espesor del manto delgado.</p>	<p>Testículo empequeñecido (como estadio III), pero con estructura visible. Más espermátóforos en el pene que en la bolsa de Needham, donde se están desintegrando</p>