



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

ECOLOGÍA DE LOS ESTADIOS TEMPRANOS DEL  
CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO  
DE CALIFORNIA

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
( Orientación Biología Marina )

Presenta

**SUSANA CAMARILLO COOP**

La Paz, Baja California Sur, Diciembre de 2011

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 11 horas del día 17 del Mes de Noviembre del 2011, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"ECOLOGÍA DE LOS ESTADIOS TEMPRANOS DEL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"**

Presentada por el alumno:

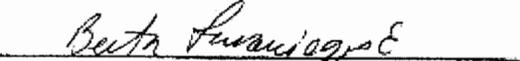
**Susana Camarillo Coop**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN BIOLOGÍA MARINA

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

LA COMISION REVISORA

  
DR. CÉSAR A. SALINAS ZAVALA  
DIRECTOR DE TESIS

  
DRA. BERTHA E. LAVANIEGOS ESPEJO  
CO-TUTOR

  
DR. EUGENIO A. ARAGÓN NORIEGA  
CO-TUTOR

  
DR. UNAI MARKAIDA ABURTO  
CO-TUTOR

  
DR. ALEXANDER I. ARKHIPKIN  
CO-TUTOR

  
DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

El presente trabajo fue dirigido por:

Dr. César A. Salinas Zavala CIBNOR

Comité Tutorial

Dr. César A. Salinas Zavala CIBNOR

Dra. Bertha E. Lavaniegos Espejo CICESE

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega CIBNOR

Dr. Unai Markaida Aburto ECOSUR

Dr. Alexander I. Arkhipkin Fisheries Department Falkland

Comité Revisor de Tesis

Dr. César A. Salinas Zavala CIBNOR

Dra. Bertha E. Lavaniegos Espejo CICESE

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega CIBNOR

Dr. Unai Markaida Aburto ECOSUR

Dr. Alexander I. Arkhipkin Fisheries Department Falkland

Jurado del Examen de Grado

Dr. César A. Salinas Zavala CIBNOR

Dra. Bertha E. Lavaniegos Espejo CICESE

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega CIBNOR

Dr. Enrique Morales Bojórquez CIBNOR

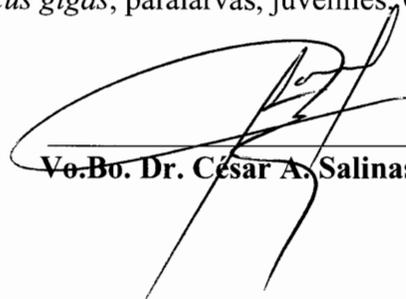
Dr. Federico García Domínguez CICIMAR-IPN

Dra. Tania Zenteno Savín (Suplente) CIBNOR

## Resumen

El calamar gigante *Dosidicus gigas* es el único omastréfido capturado comercialmente en México. Es considerada una especie clave en el funcionamiento trófico de los ecosistemas que habita tanto dentro del Golfo de California como en el Océano Pacífico Oriental debido a las interacciones depredador-presa de la que es componente. Sin embargo, a pesar de la importancia económica y ecológica de esta especie, poco se conoce sobre sus estadios tempranos de vida. En este trabajo se analizan por vez primera la relación entre la presencia de las paralarvas con los patrones oceánicos de mesoescala en la parte central del Golfo de California y la alimentación de éstas y de juveniles basada en el contenido de los sistemas digestivo-excretor. El objetivo es conocer la distribución y abundancia de los estadios tempranos de vida del calamar gigante, caracterizando el ambiente donde se encuentran y determinar el espectro trófico de esta especie. Las paralarvas se recolectaron mediante arrastres de plancton con red Bongo durante febrero, abril, junio y septiembre de 2008. Se encontraron un total de 86 paralarvas solamente en los meses cálidos (junio y septiembre), cuando la columna de agua se encontraba bien estratificada, con una termoclina bien marcada. El agua marina en la época cálida alcanzó en superficie de 27.78° a 29.48° C. La longitud de manto (LM) de las paralarvas más pequeñas correspondió con la reportada para esta especie al momento de la eclosión. Los resultados obtenidos sugieren que a pesar de encontrar hembras maduras durante todo el año en la región del golfo, el desove se realiza en áreas con temperatura cálida, posiblemente cerca de frentes oceánicos en donde se concentran organismos zooplanctónicos que en conjunto con la temperatura del mar permitan el desarrollo de los huevos y la supervivencia de las paralarvas una vez eclosionadas. En cuanto a la composición de la dieta de los 186 organismos cuyos sistemas digestivo y excretor fueron revisados: 36 fueron de paralarvas (2.8-10.4 mm LM) y 150 juveniles (11-120.5 mm LM); los cuales incluyeron especímenes recolectados a lo largo del periodo 1982-2010 en las regiones centro y sur del golfo. No se encontraron estructuras duras que permitan identificar el tipo de alimento en las paralarvas; sin embargo, la presencia de material no identificable (MNI) indica que las paralarvas estuvieron alimentándose en la columna de agua, y por la cantidad encontrada de MNI se sugiere una ingesta constante que es rápidamente digerida y almacenada en el ciego. Conforme las paralarvas crecen y alcanzan la etapa de juvenil incorporan nuevos tipos de presas en su dieta, alimentándose de los grupos zooplanctónicos más abundantes: otros crustáceos, eufáusidos, copépodos, anfípodos, peces, cefalópodos, pterópodos, bivalvos y poliqueto. Aún persiste la incógnita del momento en que empiezan a ser funcionales los tentáculos. Este trabajo aporta información nueva para entender la trama trófica de los juveniles de calamar gigante en la región del Golfo de California.

Palabras claves: *Dosidicus gigas*, paralarvas, juveniles, Golfo de California

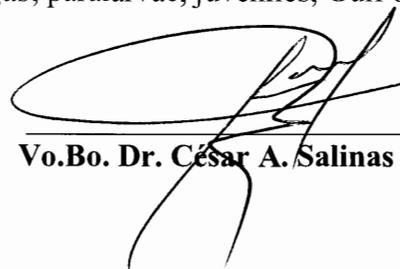


**Vo.Bo. Dr. César A. Salinas Zavala**

## Abstract

The jumbo flying squid *Dosidicus gigas* is the only ommastrephid commercially caught in Mexico. It is an important component of oceanic ecosystem due to their predator-prey relationship in the Eastern Pacific Ocean and Gulf of California. Despite the economic and ecological importance of this species, the knowledge of its early life stage is scarce. The relationship between the presence of paralarvae with mesoscale oceanic features in the central gulf as well as the food component based on the contents from digestive and excretory systems of the early life stages of this species was investigated for the first time in the Gulf of California. The goal is to understand the distribution and abundance of jumbo squid early life stages, characterizing the environment where they are and determine the trophic spectrum of this species. Paralarvae were collected through plankton samples with Bongo net tows during February, April, June and September 2008. A total of 86 paralarvae were found only in the warmer months (June and September), when the water column was well stratified with a well defined thermocline. The sea surface water (SST) in the warm season reached 27.78° to 29.48° C. The mantle length (ML) of the smallest paralarvae corresponded with that reported for this species at the time of hatching. The results suggest that despite finding mature females throughout the year in the Gulf region, spawning takes place in areas with warm temperatures, possibly near ocean fronts where zooplankton is concentrated, allowing both the development of eggs and the survival of hatchlings. Regarding the composition of the diet of the 186 specimens whose digestive and excretory systems were analyzed: 36 were of paralarvae (2.8-10.4 mm ML) and 150 juveniles (11-120.5 mm ML); which included specimens collected along the period 1982-2010 in the central and southern gulf. There were no hard structures to identify the type of food in the paralarvae; but the presence of non identified material (NIM) indicates that paralarvae were feeding in the water column, the amount of NIM found suggest a constant intake which is quickly digested and stored in the caecum. As the paralarvae grow and reach the state of youth incorporate new types of prey in their diet, feeding on abundant zooplankton groups: other crustaceans, euphausiids, copepods, amphipods, fishes, cephalopods, pteropods, bivalves and polychaete. There remains the moment at which the tentacles begin to be functional still persists. This work provides new information to understand the food web of juvenile jumbo squid in the Gulf of California.

Key words: *Dosidicus gigas*, paralarvae, juveniles, Gulf of California



Vo.Bo. Dr. César A. Salinas Zavala

## DEDICATORIA

A mis padres que siempre me han apoyado y animado sobre todo en los momentos más difíciles en este proceso de aprendizaje.

A mi hermana y Gustavo,

Isabelita y Gustavito

“La sabiduría y el conocimiento vienen acompañados del dolor”

Anónimo

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Registro 162944) por el apoyo económico recibido para la realización del doctorado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por la oportunidad brindada de formar parte del Programa de Estudios de Doctorado en Ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de Recursos Naturales, con orientación en Biología Marina.

Al Departamento de Posgrado, a todos sin excepción, por los trámites realizados derivados de las actividades como estudiante mostrando siempre disposición y buen trato. Gracias por las gestiones para que se me otorgara el apoyo económico de estos últimos dos meses, permitiéndome concluir satisfactoriamente mis estudios.

A mi Director de Tesis, Dr. César A. Salinas Zavala por motivarme en el estudio de los calamares y enseñarme que no solo se requiere ser un buen investigador sino también se requiere ser una persona con humildad, tenacidad, comprometida con la institución y de mucha calidad humana. Gracias.

A mis tutores Dra. Bertha Lavaniegos Espejo, Dr. E. Alberto Aragón Noriega, Dr. Unai Markaida y Dr. Alexander Arkhipkin, muchas gracias a todos ustedes porque a pesar de la distancia estuvieron involucrados en el desarrollo de este trabajo y lo enriquecieron con sus ideas y comentarios.

Asimismo doy las gracias a la Dra. Lavaniegos y Dr. Arkhipkin por haberme atendido en sus respectivas instituciones durante las estancias de investigación que realicé con ustedes.

A los investigadores Diane Gendron, Federico García Domínguez y Martín Hernández Rivas de CICIMAR-IPN por la donación de algunos calamares juveniles de *Dosidicus gigas* que utilicé para la parte de alimentación.

Al investigador Ricardo Palomares de CICIMAR-IPN por la identificación a nivel específico de los copépodos.

Al Laboratorio de Cefalópodos que es prácticamente mi casa. Lo bueno que el Jefe solo quería un espacio donde procesar calamares y una tarja.

A los proyectos Calamar Gigante (723-0) y proyectos CONACyT (165-C, 173-C) que fueron los pilares para la obtención de las muestras.

Y no pueden faltar los grandes cuates quienes aportaron ideas para eliminar el estrés producto de la tesis: Claudia, Saúl, Alfredo, Jas, Mariana, Bea, Eli, Viri...y recuerden: Nada de peluquearse!!!

## ÍNDICE

	<b>Página</b>
Acta de revisión de examen.....	i
Conformación de comité.....	ii
Resumen.....	iii
Abstract.....	iv
1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	6
3. Justificación.....	11
4. Objetivos.....	12
4.1. Objetivo general.....	12
4.2. Objetivos específicos.....	12
5. Hipótesis.....	12
6. Materiales y métodos.....	13
6.1. Área de estudio.....	13
6.2. Estaciones de Muestreo.....	14
6.3. Recolecta de organismos.....	15
6.4. Identificación de los estadios tempranos.....	16
6.5. Sitios de eclosión.....	16
6.6. Análisis estadístico en paralarvas.....	16
6.7. Datos hidrográficos.....	17
6.8. Dieta.....	17
7. Resultados.....	21

7.1. Distribución y abundancia.....	21
7.2. Tamaño de las paralarvas.....	23
7.3. Sitios de eclosión.....	25
7.4. Hidrografía.....	25
7.4.1. Masas de agua .....	25
7.4.2. Variación estacional de temperatura.....	26
7.5. Frentes.....	29
7.6. Dieta.....	30
7.6.1. Índice de llenado de los estómagos.....	34
7.6.2. Dieta por tamaño de clase.....	35
7.6.3. Tipos de presas.....	38
8. Discusión.....	46
9. Conclusiones.....	55
10. Literatura citada.....	56
11. Anexos.....	66
11.1. Anexo 1. Artículo publicado	
11.2. Anexo 2. Artículo sometido	

## Lista de Figuras

Figura:	Página	
1	Estadios tempranos de vida de <i>Dosidicus gigas</i> , vista ventral: A) paralarva rhynchoteuthion exclusiva de familia Ommastrephidae, B) Juvenil. P = proboscis, T = tentáculos.	2
2	Estaciones de muestreo en la región central del Golfo de California. Muestras tomadas durante febrero, abril, junio y septiembre de 2008: (1) alrededor de la isla San Pedro Mártir (SPM); (2) trayecto desde San Pedro Mártir hasta Santa Rosalía (SPM-SR); (3) trayecto de Santa Rosalía, BCS a Guaymas, Son (SR-G).	15
3	Sitios de recolecta de estadios tempranos de <i>Dosidicus gigas</i> en el Golfo de California. Los símbolos indican el sitio donde provienen los organismos utilizados en este trabajo y los diferentes cruceros de investigación (nombre, año, mes).	18
4	Sistema digestivo y excretor de un juvenil de <i>Dosidicus gigas</i> (13.2 mm LM). Masa bucal, esófago, estómago, ciego, saco del ciego, intestino y ano fueron las estructuras revisadas.	20
5	Distribución y abundancia de paralarvas de <i>Dosidicus gigas</i> en la región central del Golfo de California en 2008: (A) Junio; (B) Septiembre.	22
6	Longitud de manto (LM) de las paralarvas de <i>Dosidicus gigas</i> por lugar de muestreo en la región central del Golfo de California en 2008: (A) Junio; (B) Septiembre. SPM (San Pedro Mártir); SPM-SR (San Pedro Mártir-Santa Rosalía); SR-G (Santa Rosalía-Guaymas). Solo se muestra el límite superior de cada intervalo.	24
7	Diagramas T-S hasta 150 m de profundidad de los cruceros realizados en la región central del Golfo de California durante 2008: A) Febrero, B) Abril, C) Junio, D) Septiembre. AGC (Agua del Golfo de California); ASsSt (Agua Subsuperficial Subtropical).	26
8	Temperatura promedio por áreas de los meses abril y septiembre 2008. SPM (San Pedro Mártir); SPM-SR (San Pedro Mártir-Santa Rosalía); SR-G (Santa Rosalía-Guaymas).	27
9	Perfiles de la temperatura del mar promedio en febrero, abril, junio y septiembre 2008 en la región central del Golfo de California.	28

### Lista de Figuras (Continuación)

Figura:		Página
10	Figura 10. Distribución de clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ ) y frentes oceánicos en la región central del Golfo de California a partir de imágenes de satélite durante: (A) febrero; (B) abril; (C) junio; (D) septiembre. Las zonas de frentes oceánicos están marcadas con líneas blancas y las estaciones con presencia de paralarvas se indican con los círculos blancos en C y D.	30
11	Cantidad de sistemas digestivo-excretor por longitud de manto (LM) analizados para determinar la dieta en paralarvas de <i>Dosidicus gigas</i> .	31
12	División de la proboscis en <i>Dosidicus gigas</i> . A-C) Paralarva de 5.3 mm LM. La flecha negra indica la división inicial de la proboscis. B) disco terminal con 8 ventosas de igual tamaño aún sin dividirse. D) Paralarva de 10.4 mm LM. Los tentáculos (T) están formados y se mantienen unidos por un tejido tipo ligamento señalado por la flecha roja. El IV par de brazos también se han desarrollado y son de mayor tamaño que los tentáculos.	31
13	Ciego y estómago de paralarvas de <i>Dosidicus gigas</i> a diferentes LM: A) 2.8 mm, B) 8.2 mm, C) 8.8 mm, D) 9.2 mm, E) 9.4 mm, F) 9.8 mm. Todas las paralarvas presentaron material no identificable (MNI) almacenado en el ciego más que en el estómago. Las flechas blancas indican la posición del estómago.	32
14	Cantidad de sistemas digestivo-excretor por longitud de manto (LM) analizados para determinar la dieta en juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> . La barra de 9 mm considera a los juveniles más pequeños.	33
15	El contenido de los sistemas digestivo y excretor de los juveniles se separó en material identificable (MI), material no identificable (MNI) y sistemas vacíos por clase de talla (mm).	34
16	Índice de llenado de los estómagos de calamares juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> en las tres clases de talla (11-29.9 mm, 30-59.9 mm, 60-120.9 mm LM). La escala visual asignada fue: 0 = vacío, 1 = pocos restos de alimento, 2 = medio lleno, 3 = lleno.	35
17	Frecuencia de ocurrencia (FO) de los tipos de presas encontrados en los 150 sistemas analizados. Los datos se agruparon en tres tamaños de clases (11-29.9 mm, 30-59.9 mm, 60-120.9 mm LM).	36

**Lista de Figuras (Continuación)**

---

<b>Figura:</b>		<b>Página</b>
18	Otros crustáceos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	39
19	Restos de cefalópodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	40
20	Restos de peces encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	41
21	Restos de eufáusidos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	42
22	Restos de copépodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	43
23	Restos de anfípodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	44
24	Restos de pterópodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	45
25	Restos de bivalvos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> .	45
26	Restos de poliqueto encontrado en el pico y en los sistemas digestivo-excretor de un juvenil de <i>Dosidicus gigas</i> .	45

## Lista de Tablas

---

<b>Tabla:</b>	<b>Página</b>
I      Número de juveniles e intervalo de talla analizados para el periodo 1982-2010.	18
II     Datos de las estaciones de muestreo durante junio y septiembre 2008 indicando el número de paralarvas capturadas (No) y su intervalo de longitud de manto (LM mm).	23
III    Tipos de presas y su frecuencia de ocurrencia en las estructuras del sistema digestivo y excretor de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> . Las estructuras son: (E) esófago, (Es) estómago, (C) ciego, (I) intestino, (A) ano.	37
IV    Tipos de presas de siete sistemas digestivos de juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> del Golfo de California.	38

## 1. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos juegan un papel importante en el ecosistema marino como depredadores activos y oportunistas altamente eficientes (Rodhouse y Nigmatullin, 1996). A lo largo de su desarrollo ocupan varios niveles tróficos y son considerados los principales intermediarios en el flujo energético entre consumidores primarios y secundarios como depredadores de tercer y cuarto nivel de la cadena alimenticia. La clase cefalópoda está dividida en dos subclases, los que poseen una concha externa (Nautiloidea) y los que presentan una reducción o pérdida de esta (Coleoidea) como ocurre con los calamares, sepias y pulpos. Los cefalópodos son un grupo ancestral que apareció a finales del periodo Cámbrico y fueron alguna vez la forma de vida dominante en todos los océanos. Dos tendencias evolutivas se manifiestan en esta clase, una región cefálica que concentra al sistema nervioso y órgano de los sentidos y un esqueleto interno reducido presente en los coleoideos (Mangold *et al.*, 1989). En la actualidad la clase cefalópoda contiene alrededor de 700 especies vivas (Young *et al.*, 2008).

La subclase Coleoidea está integrada por organismos carnívoros de vida corta (1-2 años) que presentan tasas de rápido crecimiento y ocupan una gran variedad de nichos ecológicos en el ambiente pelágico. Muchos cefalópodos al eclosionar forman parte de la comunidad planctónica y se les designa con el término de “paralarva” (Young y Harman, 1988). El significado de este término es puramente ecológico y se define como “el primer estadio de crecimiento post-eclosión que es pelágico, se encuentra cerca de la superficie durante el día y presenta claramente un diferente modo de vida de sus con-específicos adultos” (Sweeney *et al.*, 1992). De acuerdo con Boletzky (1974) los cefalópodos, en contraste con otros grupos de moluscos, a menudo tienen estadios planctónicos con “caracteres larvales” distintivos que involucran diferencias morfométricas pero no en la morfología básica.

Las paralarvas de la familia Ommastrephidae se llaman rhyngoteuthion y se caracterizan porque los tentáculos están fusionados en una proboscis (Fig. 1). Seis de los diez géneros de esta familia soportan en la actualidad pesquerías intensivas que aportan más de la mitad de la captura mundial de cefalópodos (Roper *et al.*, 1984; Boyle y

Rodhouse, 2005). Entre las especies más importantes por los volúmenes de captura se encuentran *Todarodes pacificus*, *Illex illecebrosus*, *Illex argentinus*, *Todarodes sagittatus*, *Ommastrephes bartramii* y *Dosidicus gigas*.



Figura 1. Estadios tempranos de vida de *Dosidicus gigas*, vista ventral: A) paralarva rhynchoteuthion exclusiva de familia Ommastrephidae, B) Juvenil. P = proboscis, T = tentáculos.

El ciclo de vida de los calamares omastréfidos ha evolucionado dentro del contexto del régimen oceanográfico donde se presentan (Anderson y Rodhouse, 2001). El patrón general de la ecología de las especies ampliamente distribuidas son mejor identificados examinando los factores físicos a gran escala como el clima en los océanos y los sistemas de grandes corrientes. Sin embargo, la biología, distribución y estructura poblacional de algunos calamares también ha sido analizada considerando la hidrografía local (Coelho, 1985).

De acuerdo con varios autores, la mayoría de los ommastrephidos toman ventaja de áreas productivas para alimentarse, aparearse y desovar (Haimovici *et al.*, 1998; Murata y Nakamura, 1998; Kiyofuji y Saitoh, 2004; Gilly *et al.*, 2006). Debido a que las paralarvas son útiles indicadores de áreas de desove/eclosión y su abundancia puede ser utilizada para evaluar la relación stock-reclutamiento, el interés en el estudio de los estadios tempranos de vida de los calamares se ha incrementado en la última década.

El calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) es una especie endémica del Pacífico Oriental que se distribuye desde el sur de California, USA (37° N) hasta Tierra de Fuego, Chile (47° S) (Nesis, 1983; Nigmatullin *et al.*, 2001). Sin embargo, desde 2005 se han capturado calamares adultos en las costas de Oregon, Columbia Británica (Canadá) y en el Golfo de Alaska desconociéndose las razones de su presencia en esas latitudes norteañas (Zeidberg y Robison, 2007).

El calamar gigante pertenece a la subfamilia Ommastrephinae. Esta subfamilia se considera la más avanzada filogenéticamente de la familia Ommastrephidae, aunque dentro de esta subfamilia es el género más primitivo (Nesis, 1979). Alcanza tallas por arriba de los 1200 mm de longitud de manto y por arriba de 30-50 kg de peso total (Nigmatullin *et al.*, 2001), además de ser una de las más abundantes.

Se distingue de las otras especies de la familia por presentar características ecológicas y morfológicas importantes como ausencia de fotóforos ocular y visceral en las paralarvas pero aparición y desaparición de éstos en juveniles y sub-adultos, punta de los brazos atenuadas y elongadas y por contener más de 200 pares de ventosas en los brazos (Nesis, 1979, 1983; Roper *et al.*, 1984; Nigmatullin *et al.*, 2001). En México, el calamar gigante *D. gigas*, es actualmente la especie de calamar que constituye la única pesquería con un grado de desarrollo importante en el Pacífico norte del país.

La pesquería del calamar gigante se desarrolló principalmente en el Golfo de California y se realiza en diferentes áreas según la época del año, dependiendo de la distribución y disponibilidad del recurso (Bazzino *et al.*, 2007). De acuerdo con Markaida y Sosa-Nishizaki (2001) las capturas de *D. gigas* presentan un patrón estacional bien

marcado. Durante el verano (mayo-octubre) los calamares están en aguas próximas a la zona de Santa Rosalía, Baja California Sur, mientras que en invierno (noviembre-mayo) se les encuentra en la zona de Guaymas, margen continental del Estado de Sonora. La migración entre ambas costas fue demostrada por Markaida *et al.* (2005) mediante un programa de marcado y recaptura realizado en ambas costas de la parte central del golfo, justo antes que finalizara la época de pesca respectiva. Esta migración coincide con el sistema alternado de surgencias estacionales por viento entre ambas costas, las cuales proporcionan la fuente de alimento para que los calamares alcancen la madurez (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Estos mismos autores reportan la presencia de un bajo número de hembras reproductivamente activas durante todo el año (25%) así como la presencia de machos maduros, sugiriendo que están disponibles para la reproducción todo el año.

Se ha catalogado a *D. gigas* como desovador múltiple (Rocha *et al.*, 2001). La masa de huevos es pelágica, de forma elipsoide con un diámetro de 3-4 m en la parte más ancha (Staaf *et al.*, 2008). En otras especies de la familia como *Illex illecebrosus* y *Todarodes pacificus* la masa de huevos varía de 0.4 a 1 m y en *Nototodarus gouldi* mide de 1 a 2 m, colocando a la masa de huevos de *D. gigas* como la más grande de los omastréfidos hasta el momento reportada. La fecundidad de esta especie ha sido estimada entre 0.6 hasta 32 millones de huevos (Nesis, 1983; Nigmatullin, 2002; Staaf *et al.*, 2008; Nigmatullin y Markaida, 2009). Una vez que eclosionan, las paralarvas forman parte del plancton desconociéndose su tiempo de permanencia para posteriormente formar parte del necton.

La distribución y abundancia de las paralarvas de teutoideos está relacionada a regiones de surgencias (Young e Hirota, 1998; Rocha *et al.*, 1999; Vecchione, 1999), frentes (Anderson y Rodhouse, 2001; Diekmann y Piatkowski, 2002; Ichii *et al.*, 2004) así como a sistemas de corrientes que son parte estratégica esencial en su ciclo de vida (Roberts y van den Berg, 2002). Los efectos de factores ambientales sobre la distribución de las paralarvas de la familia Ommastrephidae ha sido motivo de trabajos recientes (Sakurai *et al.*, 1996; Bower *et al.*, 1999; Vecchione, 1999; Yatsu, 1999). Estos autores coinciden en que la temperatura del mar debe considerarse como un factor primordial en el éxito del desove, sobrevivencia y crecimiento de las paralarvas rhynchoteuthion, y han

estimado que el intervalo de temperatura óptima es de 15° a 29°C. De acuerdo con Sakurai *et al.* (1996), los cambios en la ubicación de las áreas de desove podrían deberse a cambios estacionales en la temperatura del mar debido a que existe una relación directa entre el desarrollo embrionario con esta variable; más aún, el intervalo de temperatura para un desarrollo normal delimitará el tiempo y la ubicación del desove. Por su parte, Bower *et al.* (1999) mencionan que el efecto de los procesos oceanográficos físicos que ocurren cerca de las áreas de desove puede afectar el tamaño del stock y en consecuencia la variabilidad en el reclutamiento de las paralarvas.

Al momento de la eclosión, la mayoría de las paralarvas de cefalópodos tienen desarrollada completamente la masa bucal incluyendo la rádula y el pico (Nixon, 1988). Sin embargo aún contienen reservas de vitelo lo que les permite practicar y mejorar durante un tiempo su comportamiento como depredadores. De acuerdo con Uchikawa *et al.* (2009) la sobrevivencia de las paralarvas recién eclosionadas depende de la habilidad para cambiar exitosamente a una depredación activa.

En el Golfo de California, los calamares adultos de *D. gigas* se alimentan principalmente de peces mictófidios (*Benthoosema panamense*, *Triphoturus mexicanus*), moluscos (calamares micronectónicos como *Leachia* sp. y *Gonatus* sp.) y crustáceos como langostilla (*Pleuroncodes planipes*) y en un menor grado de copépodos, eufáusidos y anfípodos (Nigmatullin *et al.*, 2001; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006). A pesar de los numerosos trabajos realizados, solo unos pocos presentan información cuantitativa detallada (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). Por el contrario, la alimentación de los estadios tempranos ha sido poco estudiada. A nivel mundial existen alrededor de seis trabajos publicados, todos enfocados en omastréfidios y forman parte de los antecedentes de este trabajo.

Dada la importancia comercial, ecológica y el escaso conocimiento que se tiene de los estadios tempranos de vida de *D. gigas*, en este trabajo se analizan por vez primera la relación entre la presencia de las paralarvas con los patrones oceánicos de mesoescala en la parte central del Golfo de California. Se investigó si las paralarvas de *D. gigas* están

presentes durante todo el año como ha sido sugerido por estudios previos de biología reproductiva basados en el grado de madurez de las hembras. Asimismo se describen las condiciones oceanográficas físicas en los planos vertical y horizontal del mar donde fueron encontradas las paralarvas. También se describe el contenido en los sistemas digestivo y excretor para determinar los principales componentes de la dieta en los estadios tempranos de esta especie.

## 2. ANTECEDENTES

La biología reproductiva de los calamares adultos de *Dosidicus gigas* ha sido estudiada durante los varios periodos de pesca en el Golfo de California (Ehrhardt *et al.*, 1983, 1986; Ramírez y Klett, 1985; Hernández-Herrera *et al.*, 1998; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001; Díaz-Uribe *et al.*, 2006; Nigmatullin y Markaida, 2009). Ehrhardt *et al.* (1983) sugirieron tres picos de desove de acuerdo a porcentajes de hembras maduras, aunque algunos de esos porcentajes fueron demasiado bajos para ser considerados realmente picos de desove (por ejemplo 31.1% y 30%). Más aún, el estadio final que asignó como estadio V es difícil de observar porque los calamares después de reproducirse mueren y se hunden. Los primeros registros de picos de desove realizados en los años 1980's deben tomarse con precaución debido a que los estadios de madurez se asignaron a partir de observaciones personales sin considerar ninguna escala de madurez adecuada.

A partir de 1990 los estudios de reproducción de *D. gigas* en el golfo han considerado varias escalas de madurez. La más usada ha sido la propuesta por Lipinski y Underhill, (1995) originalmente desarrollada para *Loligo vulgaris*. Empleando esta escala en el calamar gigante del Golfo de California, Markaida y Sosa-Nishizaki (2001) encontraron una pequeña proporción de hembras maduras presentes en casi todos los meses entre noviembre 1995 y junio 1997, exceptuando únicamente diciembre 1996. Esos hallazgos sugieren que las hembras están maduras durante todo el año.

En la última década se ha incrementado el interés por estudiar los estadios tempranos de vida de los calamares. A nivel mundial muchos estudios se han enfocado en

la identificación taxonómica (Harman y Young, 1985; Young e Hirota, 1990; Sweeney *et al.*, 1992; Ramos-Castillejos *et al.*, 2010). Otros estudios se han enfocado a los patrones de distribución y abundancia de las paralarvas (Bower *et al.*, 1999; Vecchione, 1999; Yatsu, 1999; Goto, 2002; Camarillo-Coop, 2006; Yamamoto *et al.*, 2007) y en la relación entre calamares y el ambiente marino (Sakurai *et al.*, 2000; Anderson y Rodhouse, 2001; Waluda *et al.*, 2001; Ichii *et al.*, 2009). Sin embargo, aún entendemos muy poco sobre la dinámica de sus etapas tempranas en su ciclo de vida.

El escaso conocimiento existente sobre los estadios tempranos de vida de *D. gigas* en el Golfo de California proviene de estudios realizados en colaboración entre los grupos de investigación de Stanford University y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. En un primer trabajo conjunto en la parte central del Golfo de California, Gilly *et al.* (2006) eligieron la isla de San Pedro Mártir por ser altamente productiva debido a eventos de surgencias y también por ser una zona donde se concentra el zooplancton, que incluye a las paralarvas de calamar, a causa de eventos locales de convergencia y eddies. Los datos de sensores remotos recibidos en tiempo real mostraron un intenso evento de surgencia al oeste de la isla, reconocido por un denso banco de niebla y un fuerte gradiente térmico por arriba de 5°C en la temperatura superficial en distancias horizontales de cientos de metros. Se recolectaron paralarvas y juveniles usando red Bongo y red de cuchara respectivamente; ambos estadios tempranos fueron identificados positivamente como *D. gigas* por medio de análisis molecular. Además, se observaron organismos adultos de talla pequeña y una pareja en apareamiento. Todas estas observaciones indican que el apareamiento, desove y eclosión ocurren dentro del Golfo de California.

Más recientemente, Staaf *et al.* (2008) describieron la primera masa de huevos encontrada en el medio natural en la cuenca de Guaymas, así como el comportamiento de las paralarvas eclosionadas que consistió en la extensión de la proboscis, actividad de los cromatóforos y el intervalo de la velocidad de natación. La confirmación de que se trataba de *D. gigas* también se hizo vía análisis molecular.

El estadio paralarva es considerado uno de los más críticos en el ciclo de vida de los calamares, el cual registra alta mortalidad relacionada en parte por la transición de alimentación embrionaria (absorción de vitelo) a la capacidad de capturar y digerir las presas (Vecchione, 1987, 1991; Sakurai *et al.*, 2000). La reserva de vitelo parece ser un factor limitante en las paralarvas recién eclosionadas, ya que es necesario lograr alimentarse por caza antes que se agote la reserva de vitelo, por lo que la sobrevivencia de las paralarvas depende en última instancia de la calidad inicial de su alimentación (Boletzky, 2003).

Se han calculado altas tasas de mortalidad en paralarvas de omastréfidos debido principalmente a inanición. En cautiverio las paralarvas mueren de inanición a los 4-8 días después de eclosionar (Okutani y Watanabe, 1983; Sakurai *et al.*, 1995; Bower y Sakurai, 1996; Watanabe *et al.*, 1996; Sakai y Brunetti, 1997; Bower *et al.*, 1999; Yatsu *et al.*, 1999; observación personal durante este proyecto). Observaciones preliminares en el desarrollo del pico de *Ommastrephes bartramii* indicó que las paralarvas pueden masticar presas tan pronto como el pico sobresale, a los 3-4 mm de longitud de manto (Uchikawa *et al.*, 2009).

O'Dor *et al.* (1985) sugirieron que las paralarvas del omastréfido *Illex illecebrosus* pueden alimentarse de partículas en suspensión usando grandes áreas de superficie de su cuerpo cubiertas con mucus. Al nadar activamente y al ser muy rápido el flujo de agua en la superficie externa, las partículas pueden quedar retenidas en el mucus debido al impacto y ser transferidas desde el manto hasta el área de la boca por movimiento ciliar y por un comportamiento de limpieza. Vidal y Haimovici (1998) concuerdan con lo anteriormente expuesto. Estos autores encontraron que la mayoría de las partículas sobre el mucus (bacterias, ciliados, flagelados, quistes) de las paralarvas de *Illex argentinus* también se encuentran dentro del tracto digestivo. La ingestión de mucus con microorganismos puede ser una forma de obtener energía antes de alcanzar el estadio de desarrollo necesario para capturar sus presas.

El papel de la proboscis en la alimentación aún no está claro. Naef (1928), pionero en los estudios de cefalópodos, asumió que la proboscis tiene un papel en la captura de las

presas aunque otros autores sugieren que puede facilitar la alimentación por suspensión (O'Dor *et al.*, 1985; Vidal y Haimovici, 1998). Por su parte, Shea (2005) analizó la morfología de la proboscis en tres especies de omastréfidios y encontró que las ventosas ubicadas en la parte que será el club tentacular no presentan acetabulum o infundibulum por lo que probablemente no son útiles para la captura de las presas. Más aún, una vez que los tentáculos están recién separados todavía no son totalmente funcionales.

Los estudios sobre alimentación en cefalópodos presentan varios problemas causados por las características propias del sistema digestivo. Las presas son trituradas por un pico quitinoso ya que han de pasar por un estrecho esófago, lo que dificulta la identificación de los componentes del bolo alimenticio aunado a una rápida digestión (Zuev y Nesis, 1971). En las paralarvas el canal alimenticio parece ser funcional tan pronto como la primera presa es ingerida (Boletzky, 2003). El sistema digestivo tiene forma de U (Ivanovic y Brunetti, 2002) y en paralarvas de omastréfidios de 1-2 mm de longitud de manto, el sistema digestivo ya está desarrollado y equipado con enzimas digestivas (Boucaud-Camou y Roper, 1998).

Shchetinnikov (1989) fue el primero en analizar y dar información muy detallada del contenido estomacal de 280 calamares de *D. gigas* (2-42 cm LM) capturados frente a Ecuador y Perú. Concluye que existe un cambio ontogénico en el espectro alimenticio de esta especie y propone 4 grupos de talla con tres periodos de transición. Para el primer grupo y primer periodo de transición (0.9-1.0 cm, 1.0-1.5 cm LM respectivamente) se desconoce el espectro alimenticio. El segundo grupo (1.5-10 cm LM) son consumidores de II-III a III nivel, y segundo periodo de transición (10-15 cm LM) se vuelven consumidores de III a III-IV nivel. Se observa una transición de crustáceos planctónicos a mictófidios nicto-epipelágicos. En el tercer grupo, tercer periodo de transición y cuarto grupo (15-33 cm, 33-39 a 40 cm y >40-42 cm LM respectivamente) se presentan cambios en nivel trófico relacionados con cambios en el patrón de migración vertical.

Santos y Haimovici (1997) analizaron contenido estomacal de *Illex argentinus* (juveniles, sub-adultos y adultos). En los 270 estómagos correspondientes a organismos

juveniles se identificaron tres grupos de presas principales: cefalópodos, crustáceos y peces. La frecuencia de ocurrencia de estos grupos varió en los intervalos de talla analizados (34-50, 50-100 y 100-150 mm LM) y se observó que la presencia de peces en los contenidos estomacales se incrementó proporcionalmente con la talla.

Posteriormente, Vidal y Haimovici (1998) examinaron el mucus y tracto digestivo de 72 paralarvas de *Illex argentinus*. Encontraron gran diversidad de microorganismos en el mucus, ventosas de la proboscis y en el tracto digestivo. La presencia de mucus disminuyó con el incremento en talla de las paralarvas. Los microorganismos identificados fueron dinoflagelados, ciliados, quistes, flagelados y bacterias. También se encontraron apéndices de copépodos en paralarvas de talla pequeña (3.7 mm LM).

El trabajo más reciente sobre la dieta de paralarvas corresponde a Uchikawa *et al.* (2009) quienes analizaron los cambios morfológicos en el pico y en la proboscis de *Ommastrephes bartramii* en paralarvas que midieron entre 1.1-13.2 mm LM. Encontraron que se alimentaron de crustáceos incluyendo copépodos (estadio copepodito) y anfípodos. Se observó una correspondencia entre la talla a partir de la cual se encontraron restos reconocibles de presas (4.2 mm LM) con el momento en que sobresale la punta rostral de ambas mandíbulas (3-4 mm LM).

Yatsu *et al.* (1999) obtuvieron paralarvas de *Dosidicus gigas* vía fertilización artificial en Perú. El tamaño al eclosionar fue de 0.9 a 1.3 mm LM y Staaf *et al.* (2008) reportó tamaños de  $1.02 \pm 0.08$  mm LM a partir de la única masa de huevos encontrada en medio natural. A pesar de los avances obtenidos en la técnica de fertilización artificial en calamares ommastrephidos, la falta de información sobre el espectro trófico en las paralarvas representa un obstáculo para mantenerlas vivas en laboratorio.

### 3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de la importancia económica y ecológica de *Dosidicus gigas*, poco se conoce sobre sus estadios tempranos de vida, por lo que aún no se tiene un completo entendimiento del ciclo de vida de este cefalópodo.

Identificar las áreas de desove, las condiciones en que éste ocurre y el momento en que se presenta, son aspectos esenciales para un mejor manejo de la especie como recurso pesquero.

Se ha reconocido que el ambiente físico influye en la dinámica del reclutamiento en otras especies de calamares. Por lo tanto es necesario investigar esas relaciones con el ambiente físico que puedan proporcionar nuevas ideas sobre la ecología y alimentación de los estadios tempranos del calamar gigante. Es importante conocer de qué se alimentan una vez que el vitelo es consumido en su totalidad por lo que es necesario realizar más estudios en organismos tomados del medio. Hasta el momento son escasos los trabajos realizados sobre alimentación en estadios tempranos de calamares omastreídeos, y este trabajo representa el primero realizado en *Dosidicus gigas* del Golfo de California.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. OBJETIVO GENERAL**

Analizar aspectos ecológicos de los estadios tempranos del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en la región central del Golfo de California.

### **4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Analizar la variación estacional en la distribución y abundancia de las paralarvas y juveniles en la región central del Golfo de California
- Caracterizar el ambiente donde se distribuyen las paralarvas y juveniles
- Determinar la dieta de las paralarvas y juveniles e identificar su composición y espectro de tamaño

## **5. HIPÓTESIS**

El Golfo de California se caracteriza por ser un área altamente productiva con surgencias que se alternan estacionalmente en ambos lados de la costa. Calamares adultos de *Dosidicus gigas* se concentran en la región central del Golfo de California donde se realiza la pesquería. Considerando que durante todo el año se han encontrado hembras maduras con un potencial de fecundidad muy elevado, se espera encontrar de igual forma, la presencia de paralarvas y juveniles a lo largo del año en esta zona rica en plancton que les permite alimentarse de los grupos zooplanctónicos más abundantes.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1. Área de estudio

El Golfo de California es la única cuenca marginal evaporativa del Pacífico Subtropical Oriental (Roden, 1958). Se localiza en el noroeste de México, entre los Estados de Sonora y Sinaloa en el este y la península de Baja California en el oeste; hacia el sur, se comunica con el Océano Pacífico. Mide aproximadamente 1400 km de largo y entre 150-200 km de ancho en la región más interna; la profundidad en el extremo norte es <30 m mientras que en la parte sur alcanza profundidades mayores a 3000 m (Lavín y Marinone, 2003).

La batimetría del golfo es compleja, pero en general consiste de una serie de cuencas separadas por umbrales las cuales se vuelven progresivamente más someras en dirección norte (Bray, 1988). El ciclo estacional de calentamiento y enfriamiento es muy pronunciado, con intervalos de temperatura superficial del mar de 14° a más de 30°C (Roden, 1958). La circulación termohalina consiste de un flujo de entrada profundo por la costa oriental, flujo de salida en la capa intermedia por el lado de la costa occidental y una capa superficial donde el transporte se revierte estacionalmente (Bray, 1988). La circulación superficial del golfo se debe principalmente por viento (Roden, 1958). Durante invierno y primavera, los vientos soplan del noroeste y mueven el agua en dirección sur mientras que en verano y otoño, los vientos del sudeste inducen un flujo de agua hacia dentro del golfo (Roden y Groves, 1959).

El patrón de vientos es estacional, en el invierno provienen del noroeste y en el verano del suroeste. Derivado de ello, se presentan surgencias costeras estacionales alternando en ambas costas, durante el verano en la costa occidental y en invierno en la costa oriental (Badán-Dangón *et al.*, 1985). Algunas áreas en el golfo están caracterizadas por altos niveles de producción biológica como resultado de las surgencias, mezcla por vientos y convección. La alta productividad primaria del golfo ha sido comparada con otras regiones como la Bahía de Benguela, áreas de surgencias de la costa occidental de Baja California y África del norte (Zeitzschel, 1969).

Las principales masas de agua que se encuentran en el golfo son Agua Intermedia del Pacífico (AIP) y Agua Profunda del Pacífico (APP) ambas por debajo de los 600 m. Por encima del AIP entre 150 y 500 m se encuentra el Agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt) y debido a su alta temperatura en las capas superiores siempre se encuentra Agua del Golfo de California (AGC) (Bray, 1988; Lavín y Marinone, 2003).

## **6.2. Estaciones de muestreo**

Durante 2008 se realizaron cuatro cruceros de investigación en la región central del Golfo de California para recolectar paralarvas y juveniles de *Dosidicus gigas*. Los muestreos se realizaron en febrero (8-11, DGGOLCA0802), abril (17-20, DGGOLCA0804), junio (24-26, DGGOLCA0806) y septiembre (27-29, DGGOLCA0809) a bordo del “BIP XII” del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La red de muestreo estuvo conformada por 18 estaciones localizadas en tres áreas bien definidas: (1) alrededor de la isla San Pedro Mártir (SPM) con 8 estaciones concéntricas, 4 de estas ubicadas a 5 km de la isla y 4 estaciones a 10 km de la isla; (2) un trayecto con 4 estaciones entre isla San Pedro Mártir y Santa Rosalia (SPM-SR); y (3) un trayecto de Santa Rosalia a Guaymas (SR-G) con 6 estaciones de muestreo (Fig. 2). Todas las estaciones se cubrieron durante los cuatro cruceros.

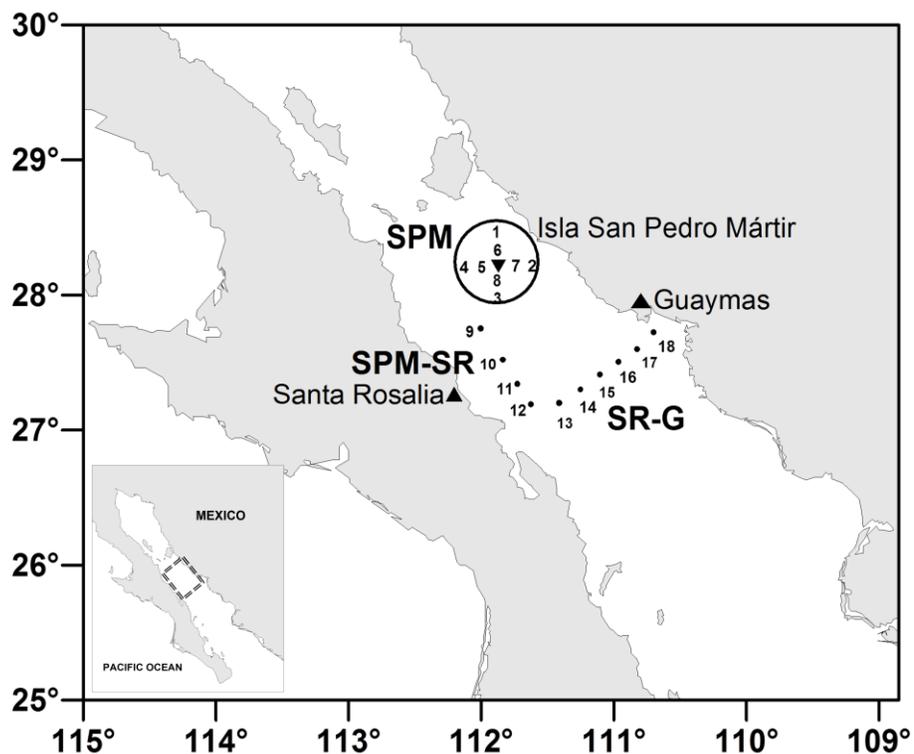


Figura 2. Estaciones de muestreo en la región central del Golfo de California. Muestras tomadas durante febrero, abril, junio y septiembre de 2008: (1) alrededor de la isla San Pedro Mártir (SPM); (2) trayecto desde San Pedro Mártir hasta Santa Rosalía (SPM-SR); (3) trayecto de Santa Rosalía, BCS a Guaymas, Son (SR-G).

### 6.3. Recolección de organismos

Las paralarvas se recolectaron en muestras de plancton usando una red bongo de 0.5 m de diámetro con luz de malla de 0.5 mm. En cada estación de muestreo se hicieron lances oblicuos con duración de 10 minutos entre superficie y 150 m de profundidad, considerando la distribución vertical conocida para otras paralarvas de omastréfidos (Harman y Young, 1985; Young e Hirota, 1990). En estaciones someras, el lance se realizó a partir de los 10 m arriba del fondo marino hasta la superficie. La velocidad del barco durante el arrastre fue de 1 nudo aproximadamente. A bordo, las muestras de plancton provenientes de la manga I se fijaron en alcohol al 75% mientras que las muestras de la manga II se fijaron en formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio.

Los juveniles se capturaron en superficie principalmente durante la noche usando una red de cuchara a barco parado, mientras se hacían los lances de CTD. Todos los organismos fueron fijados en formaldehído al 10% neutralizado con borato de sodio y posteriormente se preservaron en formaldehído al 4%. A todos los calamares recolectados se les midió la longitud de manto con un vernier electrónico digital. Algunos de los juveniles estuvieron fijados y preservados en alcohol al 80% y otros en formaldehído al 4%.

#### **6.4. Identificación de los estadios tempranos**

Las paralarvas de la familia Ommastrephidae fueron separadas con base a la forma típica de la paralarva rhynchoteuthion (Nesis, 1979; Wormuth *et al.*, 1992). La identificación a nivel específico se basó en los criterios propuestos por Yatsu (1999), Yatsu *et al.* (1999), Camarillo-Coop (2006) y Ramos-Castillejos *et al.* (2010). Se midió la longitud de manto dorsal (LM) de todas las paralarvas (0.9 - ~10 mm) de *Dosidicus gigas* con una precisión de 0.1 mm con un micrómetro ocular usando un microscopio estereoscopio Zeiss Stemi DV4. No se midió la LM de las paralarvas maltratadas. Dado que no se han capturado organismos de otra especie de omastréfido en el área de estudio, se asume que todos los juveniles pertenecen a *D. gigas*.

#### **6.5. Sitios de eclosión**

En este estudio paralarvas  $\leq 1.1$  mm LM se consideraron que correspondieron a un evento de desove reciente (Yatsu *et al.*, 1999; Staaf *et al.*, 2008) y se utilizaron para identificar posibles sitios de eclosión.

#### **6.6. Análisis estadístico en paralarvas**

Se realizó una prueba *-t* para muestras independientes (Statistica 7.0) para comparar las medidas de las longitudes de manto entre cruceros. La abundancia total se comparó mediante una tabla de contingencia 2 x 2 para determinar la significancia estadística por

hora de muestreo (día vs noche) siguiendo la información de la NOAA ESRL Sunrise/Sunset Calculator (<http://www.srrb.noaa.gov/highlights/sunrise/sunrise.html>) para ambos meses.

### **6.7. Datos hidrográficos**

En cada estación de muestreo se realizaron perfiles usando un CTD marca SeaBird a una profundidad máxima de 500 m. Debido a problemas con el equipo, en algunas estaciones no se obtuvieron los registros (Febrero: estaciones 13-18, Abril: estaciones 16-18; Junio: estaciones 1-10). Para identificar las masas de agua presentes se utilizaron los diagramas T-S desde superficie hasta 150 m. La definición de masa de agua es la utilizada por Bray (1988) y Lavín y Marinone (2003). Para analizar la estructura de la columna de agua en cada estación de muestreo, fue necesario obtener el perfil promedio de temperatura y salinidad. Posteriormente estos perfiles fueron utilizados para obtener el perfil promedio por crucero.

Se identificaron zonas de frentes usando imágenes quincenales de satélite de clorofila-*a* (Chl-*a* sensor MODIS-Aqua) de 1 km de resolución y se aplicó el algoritmo para detección de frentes propuesto por Cayula y Cornillon (1992). La identificación de las zonas de frentes fue realizado en el software WIM (<http://www.wimsoft.com>). El tamaño de ventana empleado fue de 32 x 32 píxeles. Una vez que los frentes de Chl-*a* se detectaron, la imagen se sobrepuso a los mapas de distribución de las paralarvas. El frente principal se definió como el frente más cercano a la estación de muestreo. La distancia de la estación al frente principal se estimó usando el software WIM.

### **6.8. Dieta**

Las paralarvas rhynchoteuthion utilizadas para determinar la dieta provienen de los cruceros DGGOLCA 0806 (junio 2008) y PACIFIC STORM 0703 (marzo 2007). Los juveniles por su parte, se capturaron en diez diferentes cruceros de investigación realizados en el periodo de 1982-2010 en el Golfo de California (Tabla I, Fig. 3).

Tabla I. Número de juveniles e intervalo de talla analizados para el periodo 1982-2010.

Crucero	# Organismos	Intervalo de talla (mm)
Santa Rosalia 8206	26	19.15 – 37.41
Steinbeck y Rickett 0405	3	11 – 22
BIP XII 0504	18	10.4 – 58
BIP XII 0506	3	11.6 – 46
New Horizon 0606	10	30.8 – 56.9
Pacific Storm 0703	6	9 – 13.4
New Horizon 0706	7	37.8 – 67.7
Holistic 0805	12	15.4 – 105
DGGOLCA 0806	22	32 – 107
Hydroacoustic 0811	6	18 – 35
New Horizon 1006	37	13.6 – 120.5

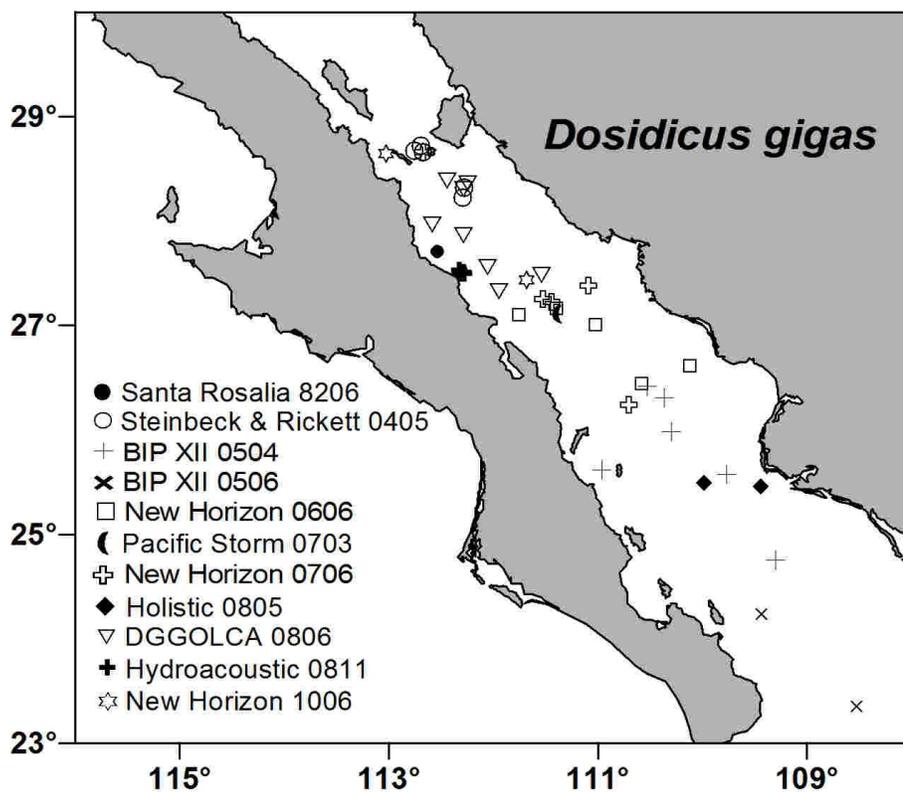


Figura 3. Sitios de recolecta de estadios tempranos de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California. Los símbolos indican el sitio donde provienen los organismos utilizados en este trabajo y los diferentes cruceros de investigación (nombre, año, mes).

Las paralarvas del crucero PACIFIC STORM 0703 fueron fijadas y preservadas en alcohol puro (96°) mientras que algunos juveniles fueron fijados con alcohol 85-95% y otros fueron fijados en formaldehído al 10% y preservados en una solución de formaldehído neutralizado al 4%.

Una vez que todos los organismos fueron medidos, se extrajeron los sistemas digestivo y excretor mediante micro-disecciones. El sistema digestivo está conformado por masa bucal, esófago, vestíbulo, estómago, ciego e intestino mientras que el sistema excretor comprende el ano (Ivanovic y Brunetti, 2002). Ambos sistemas se extrajeron como una sola pieza (Fig. 4) y se colocaron en un portaobjeto excavado. Con una microtijera y agujas muy finas (de acupuntura) se disectaron cada una de las partes utilizando los microscopios estereoscopios marca Meiji Techno con magnificación máxima de 75x y Zeiss Stemi 2000-C con magnificación máxima de 100x.

El contenido de las estructuras revisadas se separó en material identificable (MI) y material no identificable (MNI). En algunos casos, los restos de quitina encontrados contenían mucha materia orgánica por lo que fue necesario agregar unas gotas de agua destilada con hidróxido de sodio (NAOH) durante 3-5 minutos o incluso dejarlos reposar 1 día para eliminar toda la materia orgánica. Enseguida, se limpiaban los restos de quitina con agua destilada, se identificaron y fotografiaban con una cámara digital marca Sony DSC-W520 acoplada al estereoscopio. Después los restos de quitina se almacenaron en tubos eppendorf debidamente etiquetados con la solución preservadora inicial.

Las presas se identificaron a nivel de grandes grupos taxonómicos. Los crustáceos se reconocieron a partir de restos de exoesqueletos, apéndices y ojos; los peces a partir de escamas, vértebras, espinas, otolitos, globos oculares y pedazos de mandíbula, y los cefalópodos a partir de picos, lentes oculares, ventosas y pedazos de brazo.

Para determinar el índice de llenado de los estómagos, fue necesario modificar la escala propuesta por Breiby y Joblin (1985), escala numérica de 0-4 utilizada ampliamente en calamares adultos. La escala modificada y empleada en este trabajo para las paralarvas y juveniles va de 0 (vacío), 1 (pocos restos), 2 (medio lleno) y 3 (lleno). Estos valores se

asignaron una vez que el estómago era abierto, ya que estómagos distendidos no necesariamente tienen contenido estomacal.

Se calculó la frecuencia de ocurrencia (FO) como el número de calamares que se alimentaron de un cierto tipo de presa. Se separaron todas aquellas estructuras conspicuas para un posterior análisis de identificación a nivel específico y se fotografiaron para conformar un catálogo de referencia con una cámara digital marca Sony DSC-W520.

Los crustáceos se subdividieron en 4 grupos: anfípodos, copépodos, eufáusidos y otros crustáceos (restos que no fue posible identificar). Los copépodos se identificaron a nivel específico consultando y llevando estructuras conspicuas a Ricardo Palomares (Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR-IPN, La Paz México), para los eufáusidos se revisó el trabajo de Brinton (1996) y para los anfípodos los trabajos de Vinogradov *et al.* (1996) y Gasca (2009).



Figura 4. Sistema digestivo y excretor de un juvenil de *Dosidicus gigas* (13.2 mm LM). Masa bucal, esófago, estómago, ciego, saco del ciego, intestino y ano fueron las estructuras revisadas.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Distribución y abundancia

Las paralarvas de *Dosidicus gigas* se encontraron solamente durante los cruceros de junio y septiembre, estando ausentes en febrero y abril (figura 5; Tabla II). Durante el mes de junio estuvieron distribuidas en pocas estaciones alrededor de SPM, en todas las estaciones del trayecto SPM-SR y en solo una estación del trayecto SR-G (Fig. 5A). En septiembre se encontraron en dos estaciones alrededor de SPM, en dos estaciones del trayecto SPM-SR y en casi todas las estaciones del trayecto SR-G (Fig. 5B).

La abundancia de las paralarvas en la figura 5 está expresada como número de individuos, se definieron cinco intervalos (1-4, 5-8, 9-12, 13-16, 17-20) representados por círculos de diferente tamaño. El mayor número de paralarvas encontrado en junio fue en la estación 9 con 14 paralarvas seguido de las estaciones 11 y 4 que tuvieron una abundancia de 10 y 9 respectivamente (Tabla II). En septiembre el mayor número de paralarvas se recolectó en la estación 13 con 20 individuos, seguido por las estaciones 11 y 12 con 7 y 4 paralarvas respectivamente (Tabla II).

Con respecto a la abundancia por hora de recolecta, la tabla de contingencia 2 x 2 mostró que existe una probabilidad de asociación entre el mes de muestreo con la hora del muestreo de 99% ( $X^2 = 7.98$ ;  $P < 0.01$ ).

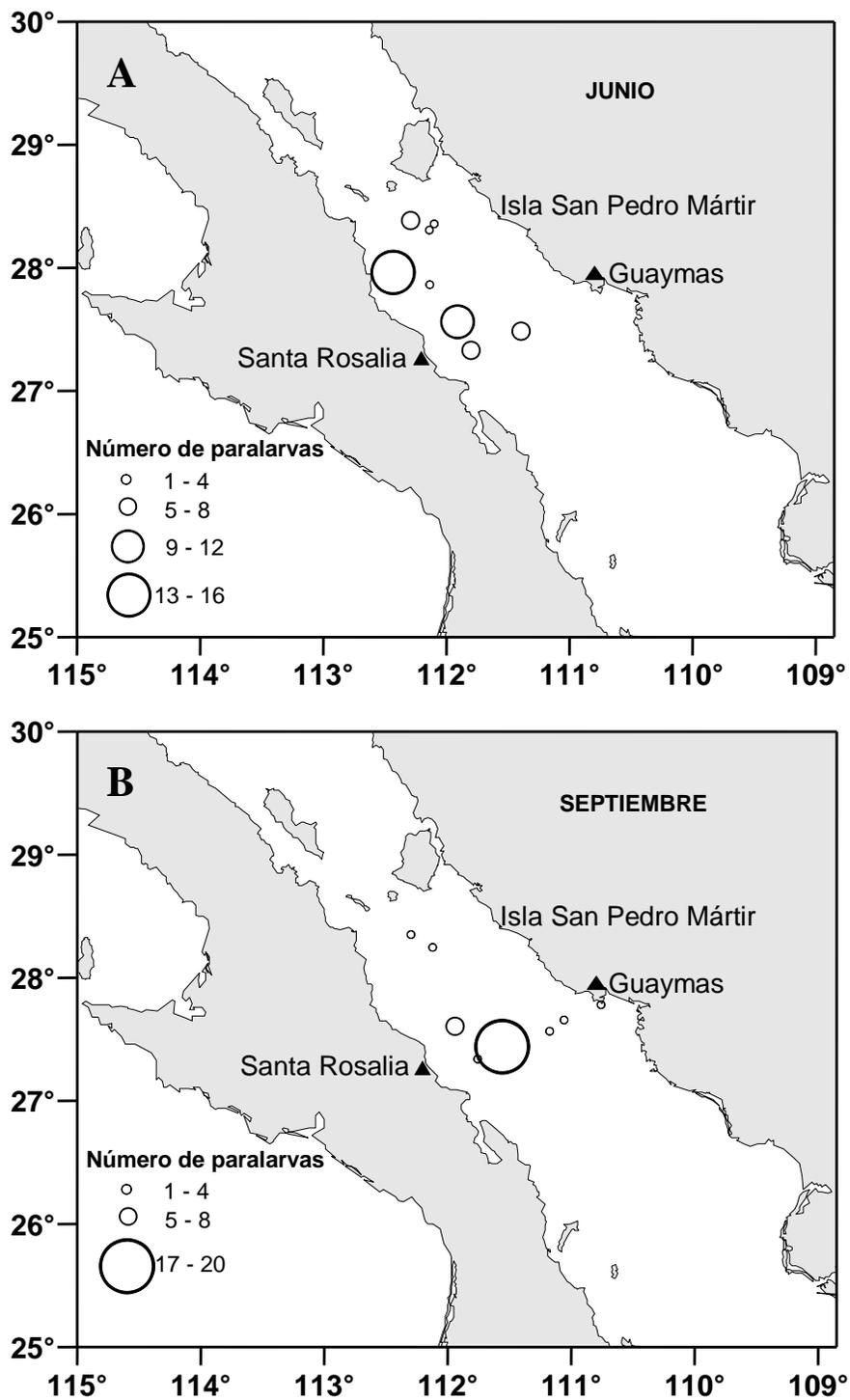


Figura 5. Distribución y abundancia de paralarvas de *Dosidicus gigas* en la región central del Golfo de California en 2008: (A) Junio; (B) Septiembre.

Tabla II. Datos de las estaciones de muestreo durante junio y septiembre 2008 indicando el número de paralarvas capturadas (No) y su intervalo de longitud de manto (LM mm).

Estación	JUNIO				SEPTIEMBRE			
	Lat (°N)	Long (°W)	Hora	Paralarvas No LM mm	Lat (°N)	Long (°W)	Hora	Paralarvas No LM mm
1	28.485	112.301	21:14	0	28.491	112.300	09:30	0
2	28.366	112.193	23:22	0	28.386	112.175	12:19	0
3	28.307	112.288	01:46	1	28.247	112.271	15:15	1 Dañada
4	28.384	112.440	03:59	9	28.350	112.448	19:05	1
5	28.393	112.366	05:50	0	28.357	112.368	21:21	0
6	28.456	112.313	07:27	0	28.450	112.348	23:50	0
7	28.357	112.249	09:17	3	28.348	112.247	02:36	0
8	28.327	112.322	10:53	0	28.290	112.342	04:17	0
9	27.963	112.342	15:15	14	27.937	112.550	09:30	0
10	27.864	112.285	18:50	1	27.840	112.290	13:28	0
11	27.562	112.059	22:22	10	27.606	112.090	17:41	7 0.9 – 1.9
12	27.330	111.950	07:04	6	27.339	111.907	04:05	4 0.9 – 1.9
13	27.412	111.741	04:32	0	27.440	111.708	07:16	20 0.9 – 1.9
14	27.486	111.543	01:57	5	27.514	111.504	10:39	0
15	27.563	111.392	23:36	0	27.566	111.324	13:26	1 0.9 – 1.1
16	27.655	111.259	21:12	0	27.657	111.208	15:48	1 0.9 – 1.1
17	27.728	111.123	18:47	0	27.744	110.899	18:01	
18	27.793	110.890	16:15	0	27.781	110.908	20:46	2 0.9 – 1.9

## 7.2. Tamaño de las paralarvas

Se midieron un total de 79 paralarvas, las cuales estuvieron entre 0.9 y 5.3 mm LM. En junio la mayoría midieron de 0.9 a 1.5 mm LM (35 paralarvas de 49 recolectadas) mientras que el resto tuvieron un tamaño mayor. Las paralarvas de septiembre fueron más pequeñas aún, de 0.9 a 1.9 mm LM. La diferencia en tamaño fue estadísticamente significativa ( $t = 2.4122$ ;  $P = 0.018$ ;  $gl = 77$ ).

La longitud de manto se agrupó en 12 intervalos: 0.9-1.1, 1.2-1.5, 1.6-1.9, 2.0-2.3, 2.4-2.7, 2.8-3.1, 3.2-3.5, 3.6-3.9, 4.0-4.3, 4.4-4.7, 4.8-5.1 y 5.2-5.5. Durante junio en el trayecto SPM-SR tuvieron de 0.9 a 2.3 mm LM (figura 6), mientras que las que se capturaron en SPM se agruparon en 3 intervalos (0.9-1.5 mm, 2.8-3.1 mm y 4-4.3 mm LM). El trayecto SR-G mostró un intervalo diferente de LM así como un bajo número de paralarvas (figura 6A; Tabla 2). En contraste, las paralarvas de septiembre fueron de tallas

más pequeñas (0.9-1.9 mm LM) y se encontraron en los trayectos SPM-SR y SR-G (figura 6B; Tabla 2).

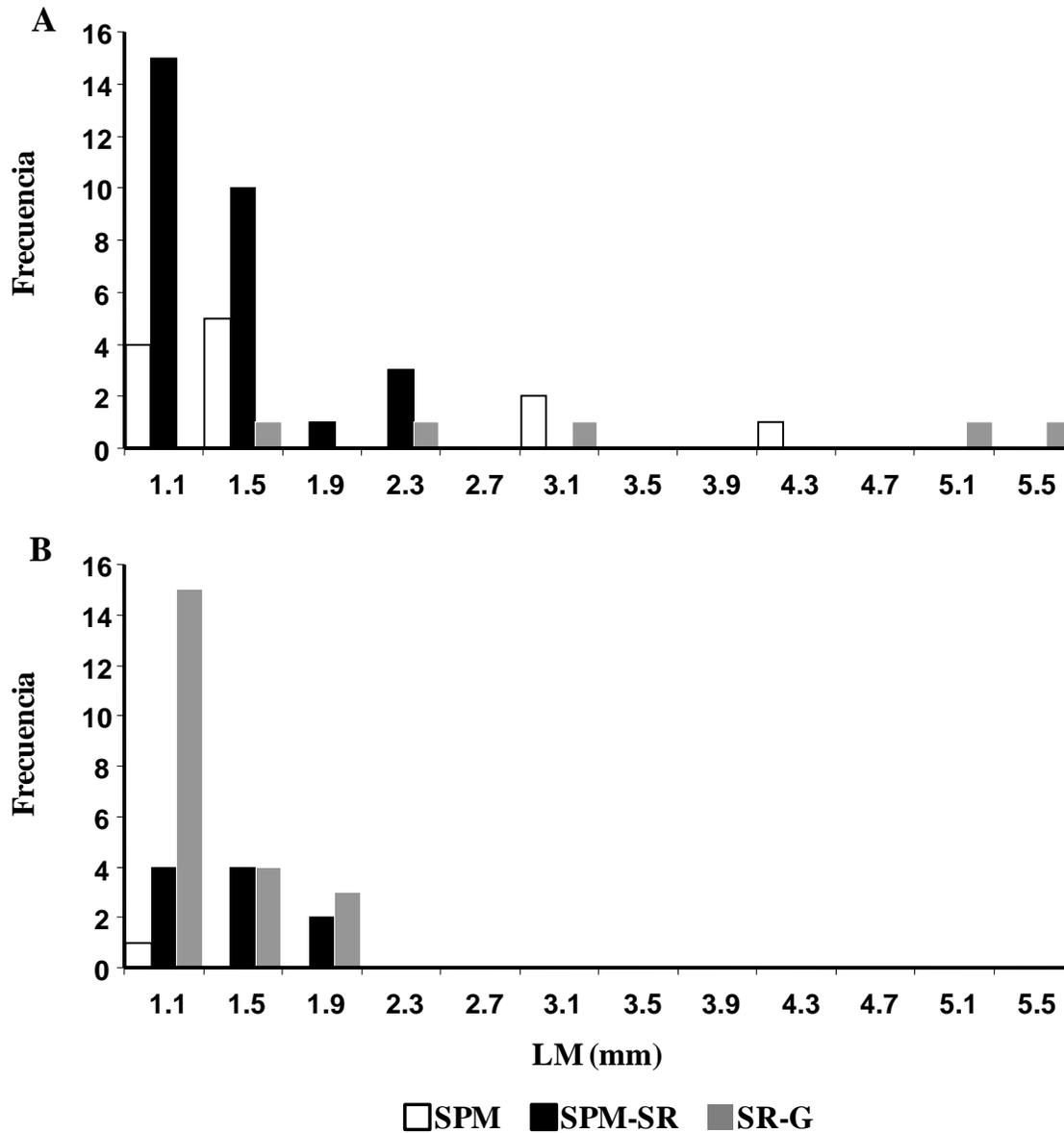


Figura 6. Longitud de manto (LM) de las paralarvas de *Dosidicus gigas* por lugar de muestreo en la región central del Golfo de California en 2008: (A) Junio; (B) Septiembre. SPM (San Pedro Mártir); SPM-SR (San Pedro Mártir-Santa Rosalía); SR-G (Santa Rosalía-Guaymas). Solo se muestra el límite superior de cada intervalo.

### **7.3. Sitios de eclosión**

Durante el mes de junio los sitios de eclosión fueron identificados principalmente en el trayecto SPM-SR con 15 paralarvas recién eclosionadas ( $LM \leq 1.1$  mm), otro sitio fue SPM con 4 paralarvas (Fig. 6A). En septiembre las paralarvas recién eclosionadas se encontraron en los trayectos SR-G y SPM-SR, con 15 y 4 individuos respectivamente (Fig. 6B).

### **7.4. Hidrografía**

#### **7.4.1. Masas de Agua**

Se identificaron tres masas de agua en todos los cruceros de 2008. Los diagramas T-S, mostraron una salinidad  $\geq 35$  con una temperatura  $> 12^\circ\text{C}$  que corresponde a la masa de Agua del Golfo de California (AGC), la cual se presentó en todas las estaciones y en todos los meses de muestreo (Fig. 7). Por debajo de ésta, se encontró agua menos salina y más fría ( $34.5-34.9$  y  $9-18^\circ\text{C}$ ) que corresponde al Agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt). Esta masa de agua también estuvo presente en todos los meses de muestreo aunque no en todas las estaciones (Fig. 7). El límite inferior de profundidad en que se localizó fue variable en los cuatro cruceros. En febrero estuvo presente a partir de 88 m, durante abril se registró a los 78 m, para junio estaba a partir de 50 m y finalmente en septiembre se detectó a 140 m. La tercera masa de agua identificada fue Agua Intermedia del Pacífico (AIP), que se define por los valores de salinidad de  $34.5-34.8$  e intervalo de temperatura de  $4-9^\circ\text{C}$ . Su presencia estuvo restringida a profundidades mayores de 384 m.

#### **7.4.2. Variación estacional de temperatura**

En la figura 8 se comparan los valores de temperatura promedio por áreas de muestreo (SPM, SPM-SR, SR-G) para los meses de abril (época fría) y septiembre (época cálida) desde superficie hasta 150 metros de profundidad.

En abril, la zona alrededor de la isla San Pedro Mártir mostró la temperatura superficial promedio (TSM) más baja ( $17.1^{\circ}\text{C}$ ) y homogénea en la columna de agua mientras que en los trayectos SPM-SR y SR-G se observan temperaturas de  $19.1^{\circ}\text{C}$  y  $19.8^{\circ}\text{C}$  con estratificación con una tenue termoclina a los 60 y 40 m de profundidad respectivamente.

En septiembre, la temperatura más baja estuvo nuevamente en la zona de la isla San Pedro Mártir. En este mes las tres áreas mostraron estratificación en la columna de agua, la cual fue más pronunciada en el trayecto SR-G.

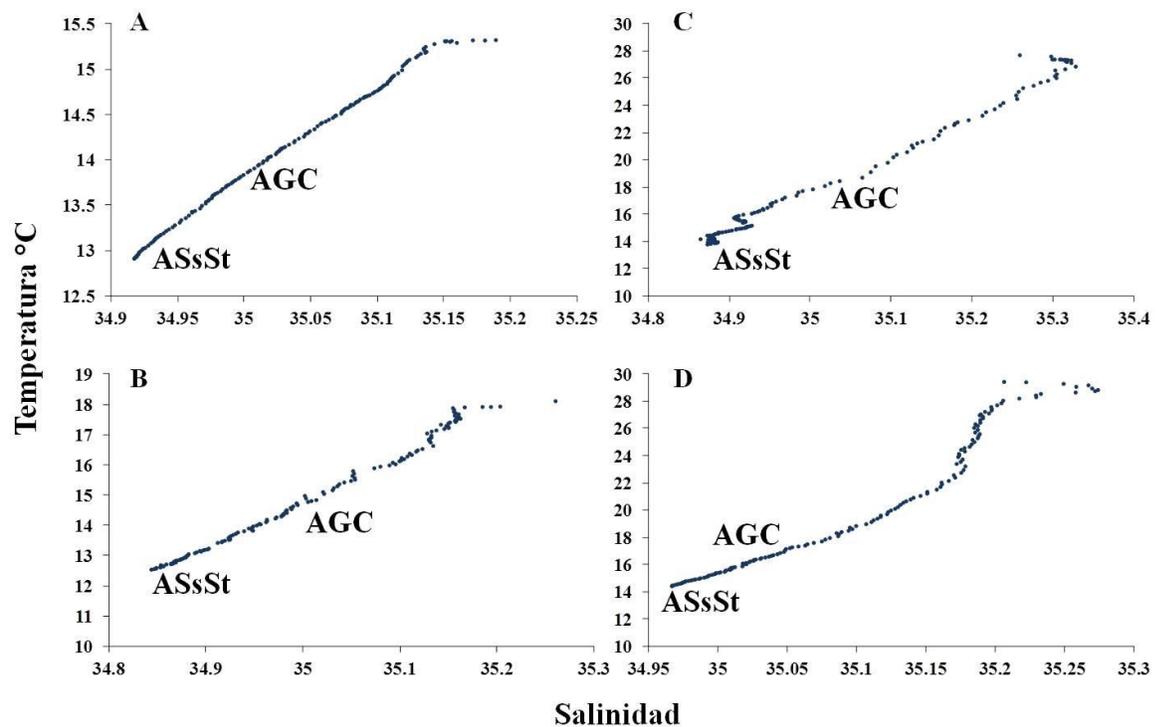


Figura 7. Diagramas T-S hasta 150 m de profundidad de los cruceros realizados en la región central del Golfo de California durante 2008: A) Febrero, B) Abril, C) Junio, D) Septiembre. AGC (Agua del Golfo de California); ASsSt (Agua Subsuperficial Subtropical).

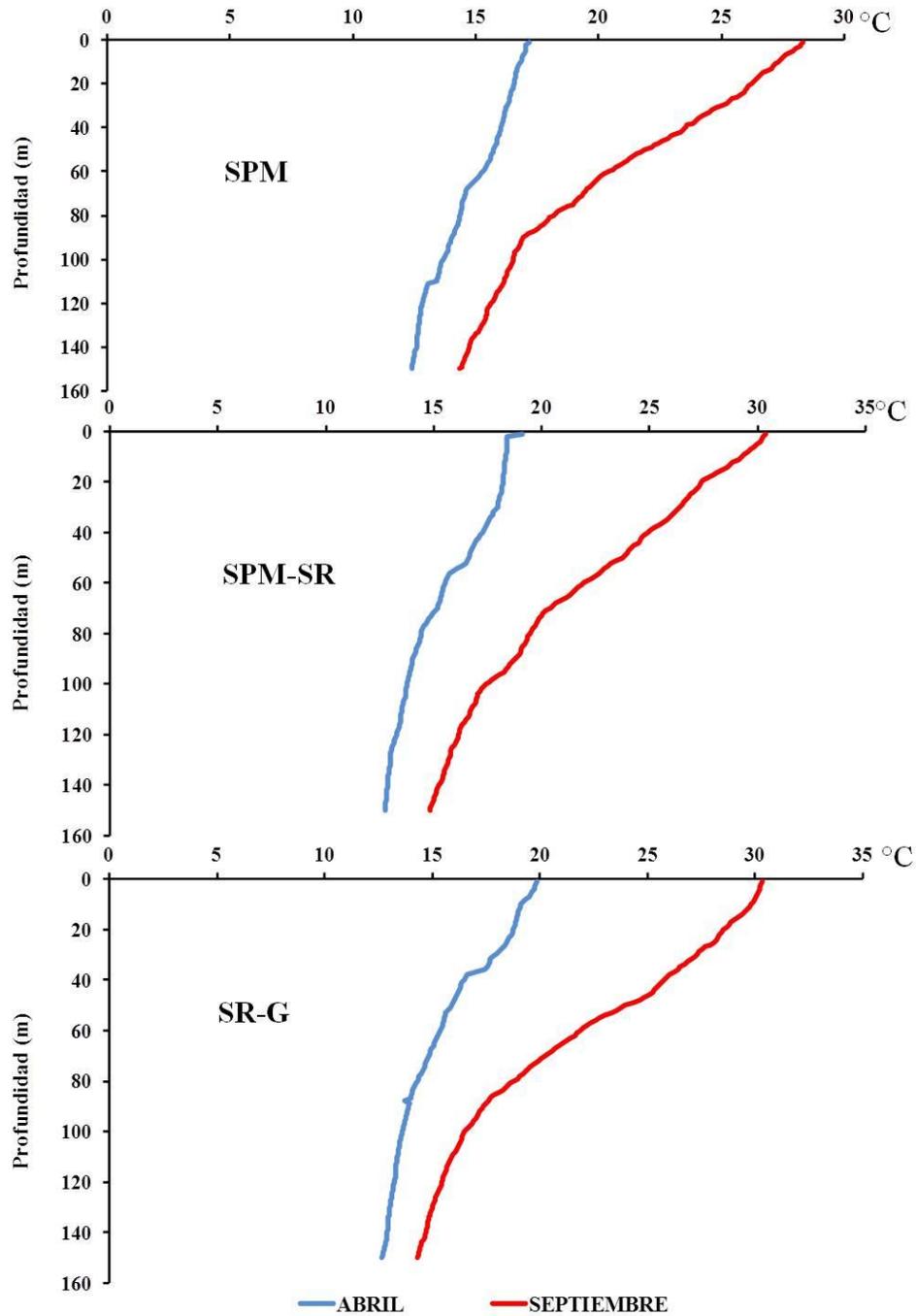


Figura 8. Temperatura promedio por áreas de los meses abril y septiembre 2008. SPM (San Pedro Mártir); SPM-SR (San Pedro Mártir-Santa Rosalía); SR-G (Santa Rosalía-Guaymas).

Los perfiles de temperatura promedio para los cuatro meses del año mostraron una alta variabilidad estacional (figura 9). Febrero presentó las temperaturas más bajas y homogéneas en la columna de agua, con temperatura superficial del mar (TSM) de 15.3°C y 12.9°C a 150 m. En abril el promedio de la TSM se incrementó a 18.1°C y la columna de agua empezó a estratificarse con una tenue termoclina a los 80 m de profundidad. La temperatura promedio a 150 m fue de 12.5°C. El mes con la máxima estratificación fue junio, con un notable incremento en la TSM (27.7°C) y la presencia de una termoclina marcada a 55 m de profundidad. La temperatura promedio a 150 m también se incrementó (13.8°C). En septiembre la columna de agua permanece estratificada aunque la termoclina se observa menos pronunciada. No obstante registró los valores máximos de TSM y 150 m (29.4°C y 14.4°C respectivamente).

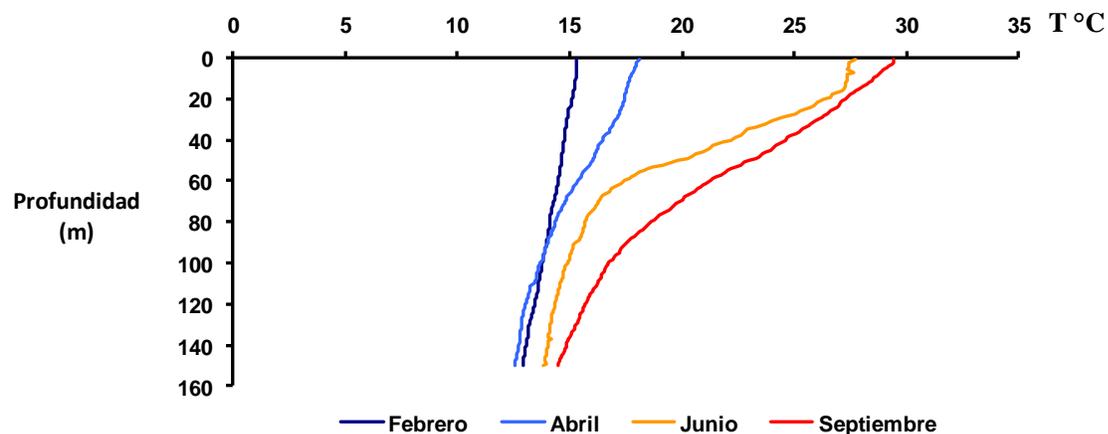


Figura 9. Perfiles de la temperatura del mar promedio en febrero, abril, junio y septiembre 2008 en la región central del Golfo de California.

### 7.5. Frentes

El análisis de las imágenes de color del océano mostró la presencia de frentes de Chl-*a* en todos los meses estudiados. En febrero un área altamente productiva (2.3-7.1 mg m<sup>-3</sup>) estuvo delimitada por un frente de Chl-*a* localizado a lo largo de la costa oriental del golfo mientras que los valores bajos (~0.8 mg m<sup>-3</sup>) estuvieron en el resto de la zona central del golfo (Fig. 10A). Un fuerte incremento en la concentración de clorofila se registró en marzo, aunque su distribución fue similar a la observada en febrero pero la franja productiva fue de mayor amplitud, mientras que se detectaron nuevos bordes en la parte central del golfo. Durante abril el valor promedio de la Chl-*a* se incrementó en la mayor parte del área de estudio alcanzando valores > 8.7 mg m<sup>-3</sup> a lo largo de la costa oriental del golfo (Fig. 10B). En junio se presentó una disminución en la concentración de clorofila aunque se mantuvieron valores relativamente altos (1.4 mg m<sup>-3</sup>) del lado occidental del golfo formando un angosto frente (Fig. 10C). El resto del área tuvo valores bajos (0.3-0.7 mg m<sup>-3</sup>). En septiembre se incrementó nuevamente la Chl-*a* en ambos lados del golfo, principalmente en la zona norte (1.5-3.1 mg m<sup>-3</sup>). Los frentes de Chl-*a* definieron el límite de esta área altamente productiva (Fig. 10D).

La mayoría de las estaciones de muestreo donde se encontraron las paralarvas de *D. gigas* estuvieron localizadas cercanas a los frentes. En junio se presentaron en el lado occidental (figura 10C) donde las estaciones 4, 9, 11, 12 y 14 tuvieron de 5 a 14 paralarvas, el resto de las estaciones presentaron de 1 a 3 paralarvas. En septiembre éstas se recolectaron en estaciones ubicadas en la parte central del golfo (figura 10D). La estación 13 presentó 20 paralarvas mientras que la estación 11 tuvo 7 paralarvas. La mayor abundancia de paralarvas de *D. gigas* se observó dentro de 2.23-3.48 km de distancia respecto al frente principal en junio y septiembre.

Los valores de TSM en las estaciones con presencia de paralarvas en junio estuvieron entre 26.07-27.1°C mientras que en septiembre fue más elevada, entre 28.1-31.07°C.

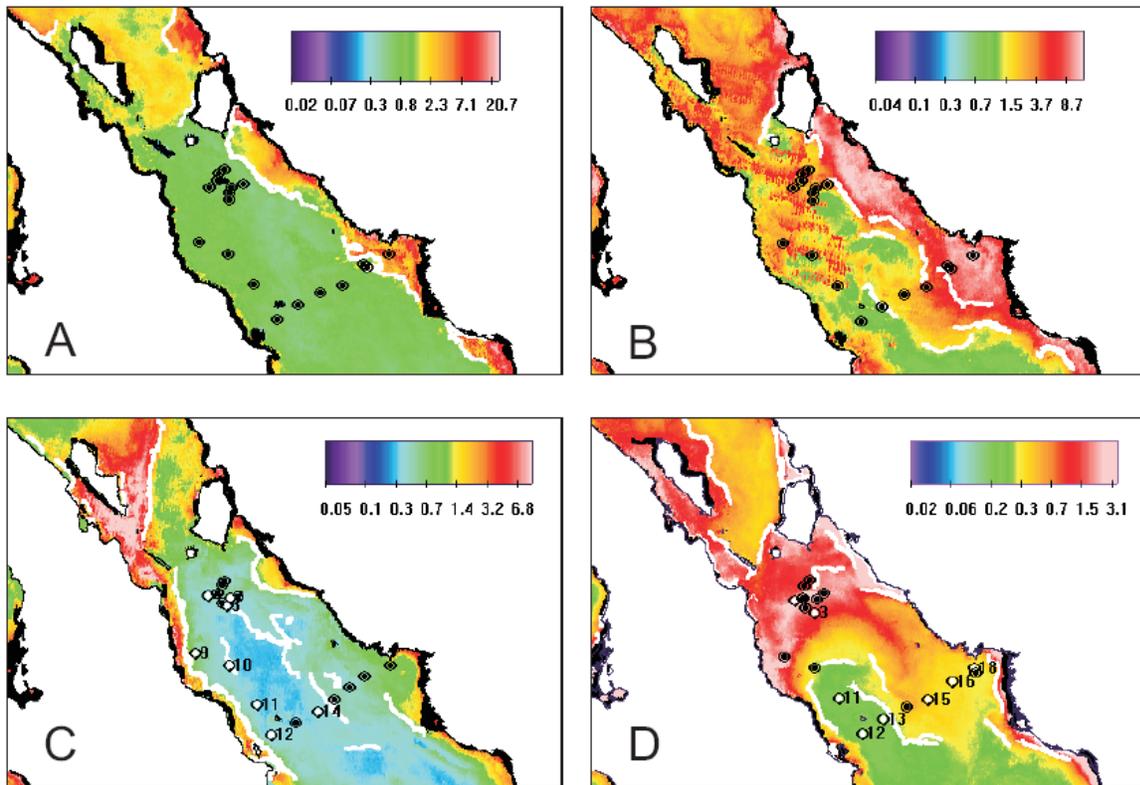


Figura 10. Distribución de clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ ) y frentes oceánicos en la región central del Golfo de California a partir de imágenes de satélite durante: (A) febrero; (B) abril; (C) junio; (D) septiembre. Las zonas de frentes oceánicos están marcadas con líneas blancas y las estaciones con presencia de paralarvas se indican con los círculos blancos en C y D.

### 7.6. Dieta

Se revisaron un total de 186 sistemas digestivo-excretor que se extrajeron de 36 paralarvas y 150 juveniles. El intervalo de talla de las paralarvas fue de 2.8-10.4 mm LM (Fig. 11). La mayoría presentaron cierto grado de división en la proboscis, la cual comienza a registrarse en organismos a partir de los 5.3 mm LM y muestra una división casi completa al alcanzar los 10.4 mm LM (Fig. 12).

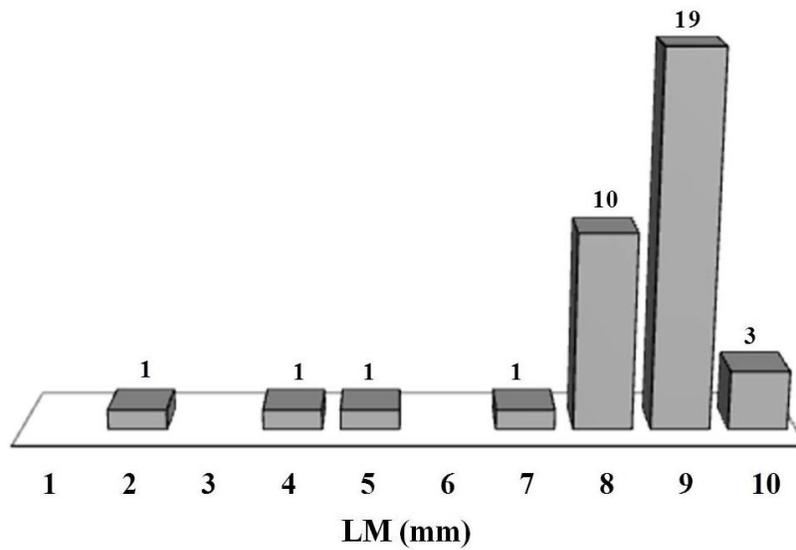


Figura 11. Cantidad de sistemas digestivo-excretor por longitud de manto (LM) analizados para determinar la dieta en paralarvas de *Dosidicus gigas*.

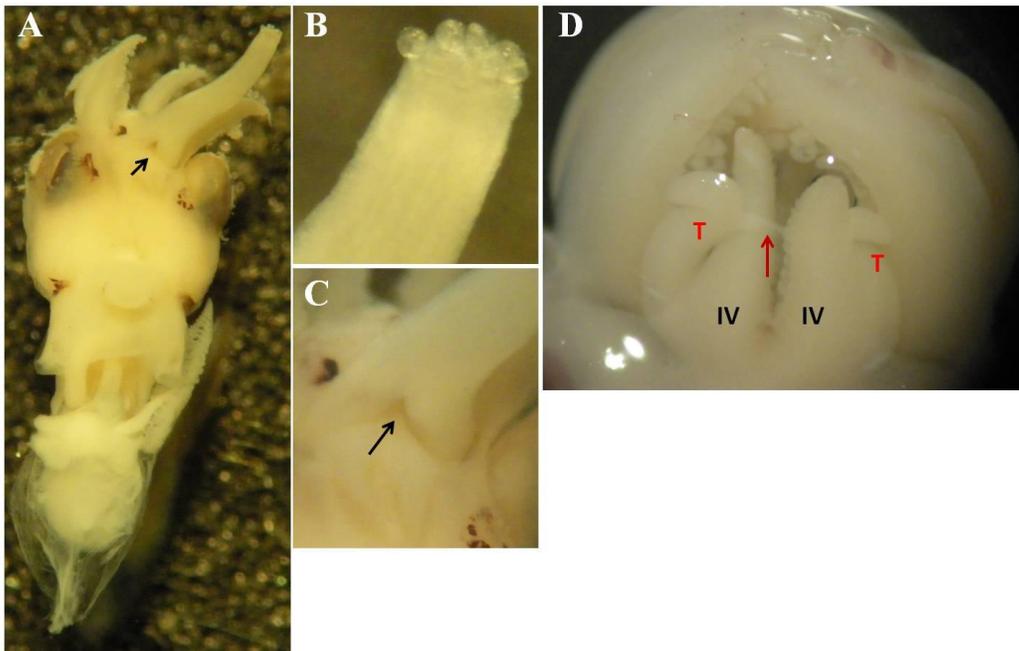


Figura 12. División de la proboscis en *Dosidicus gigas*. A-C) Paralarva de 5.3 mm LM. La flecha negra indica la división inicial de la proboscis. B) disco terminal con 8 ventosas de igual tamaño aún sin dividirse. D) Paralarva de 10.4 mm LM. Los tentáculos (T) están formados y se mantienen unidos por un tejido tipo ligamento señalado por la flecha roja. El IV par de brazos también se han desarrollado y son de mayor tamaño que los tentáculos.

Todas las paralarvas presentaron material no identificable (MNI) sin ningún tipo de estructura dura o conspicua. Esta materia se encontró almacenada especialmente en la estructura conocida como ciego que está a un lado del estómago (Figs. 4 y 13). La escala asignada para determinar el grado de llenado del estómago-ciego mostró que 16 paralarvas presentaron pocos restos en el ciego (Fig. 13F) y 20 tuvieron ciegos medio llenos (Fig. 13A-E).

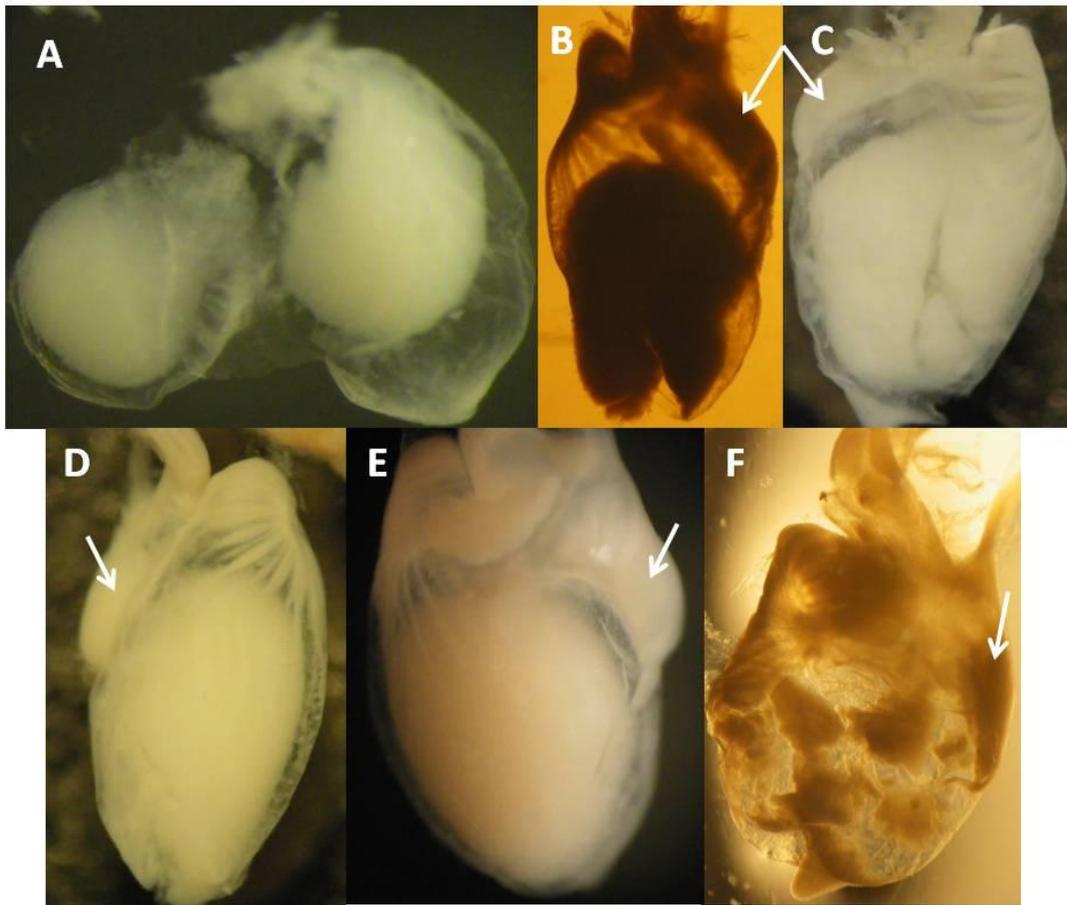


Figura 13. Ciego y estómago de paralarvas de *Dosidicus gigas* a diferentes LM: A) 2.8 mm, B) 8.2 mm, C) 8.8 mm, D) 9.2 mm, E) 9.4 mm, F) 9.8 mm. Todas las paralarvas presentaron material no identificable (MNI) almacenado en el ciego más que en el estómago. Las flechas blancas indican la posición del estómago.

En los juveniles el intervalo de talla fue de 11-120.5 mm LM. Estos presentaron los tentáculos completamente separados a tallas  $\geq 11$  mm LM con excepción de tres más pequeños (9-9.8 mm LM). La figura 14 muestra la cantidad de ejemplares analizados, la primera barra incluye los tres juveniles pequeños y el resto están agrupados cada 10 mm de LM.

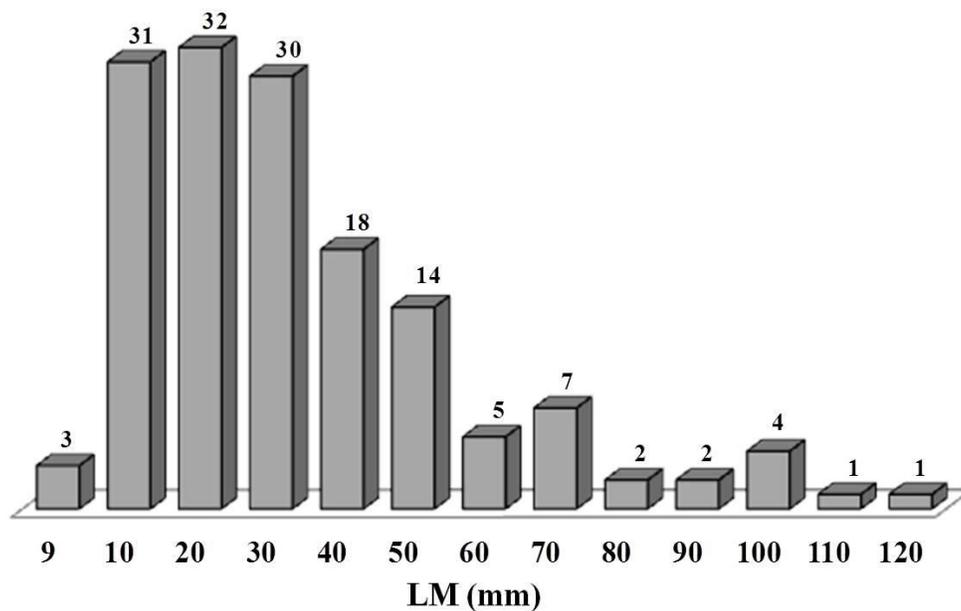


Figura 14. Cantidad de sistemas digestivo-excretor por longitud de manto (LM) analizados para determinar la dieta en juveniles de *Dosidicus gigas*. La barra de 9 mm considera a los juveniles más pequeños.

Los juveniles se agruparon en 3 clases de talla para su análisis ontogénico: 11-29.9 mm, 30-59.9 mm y 60-120.9 mm LM. De los 150 sistemas extraídos, 63 tuvieron material identificable (MI), 69 presentaron MNI y 18 estuvieron vacíos (Fig. 15). En todas las tallas el número de sistemas vacíos fue bajo. Los calamares  $> 50$  mm LM estuvieron poco representados debido al bajo número de especímenes recolectados para dicho intervalo; a pesar de ello, éstos fueron los que presentaron un alto contenido de material identificable (MI).

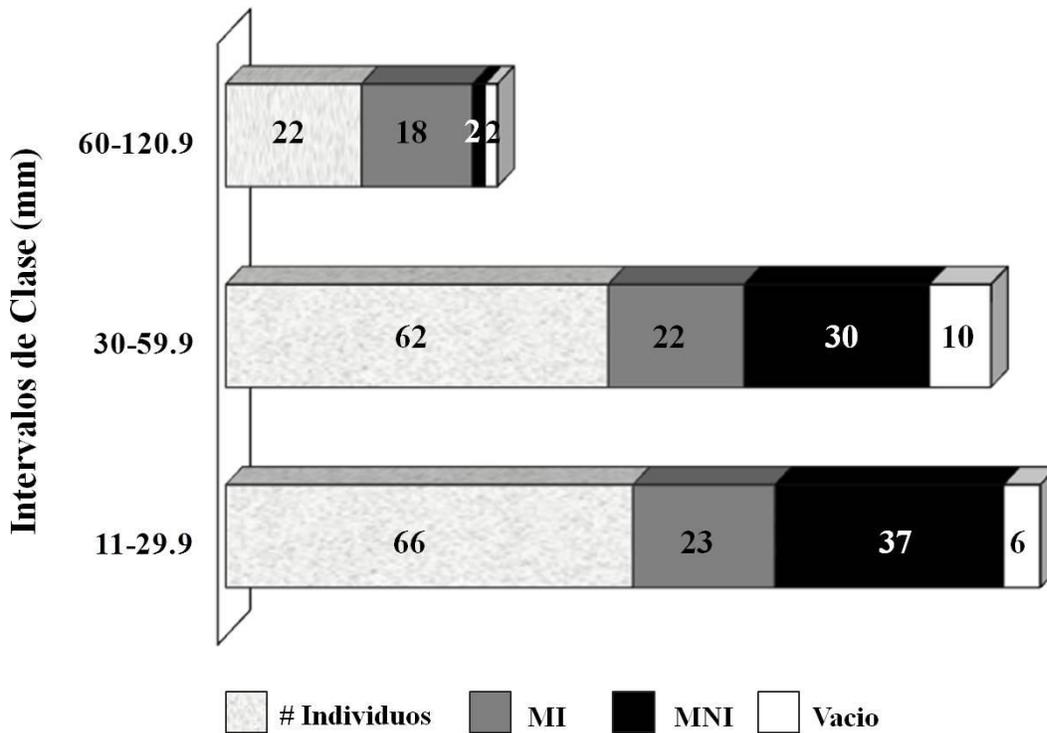


Figura 15. El contenido de los sistemas digestivo y excretor de los juveniles se separó en material identificable (MI), material no identificable (MNI) y sistemas vacios por clase de talla (mm).

### 7.6.1. Índice de llenado de los estómagos

La primera clase estuvo integrada por 66 organismos entre 11-29.9 mm LM. Esta clase presentó una tendencia lineal negativa con respecto al grado de llenado del estómago. Se encontraron porcentajes relativamente altos en estómagos vacios y con pocos restos de alimento y porcentajes bajos para estómagos medio llenos y completamente llenos. La segunda clase (30-59.9 mm LM) que estuvo conformada por 62 organismos tuvieron un incremento en el porcentaje de estómagos con pocos restos de alimento y en estómagos completamente llenos. En la última clase de talla (60-120.9 mm LM) se observa una marcada disminución de estómagos vacios y un aumento de estómagos que contienen las tres categorías de alimento (pocos restos, medio llenos y llenos) (Fig. 16).

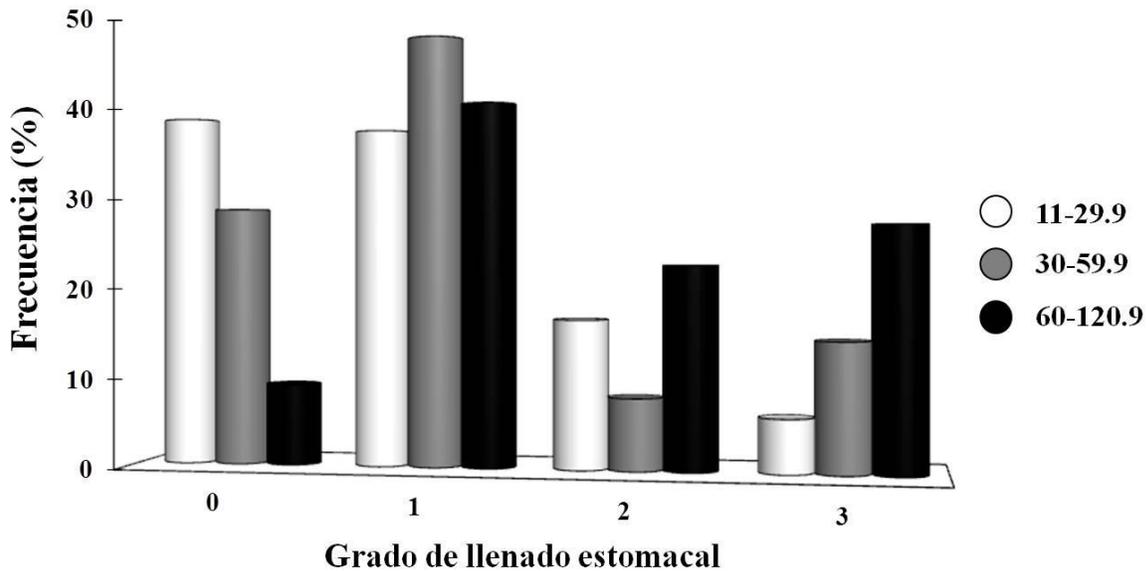


Figura 16. Índice de llenado de los estómagos de calamares juveniles de *Dosidicus gigas* en las tres clases de talla (11-29.9 mm, 30-59.9 mm, 60-120.9 mm LM). La escala visual asignada fue: 0 = vacío, 1 = pocos restos de alimento, 2 = medio lleno, 3 = lleno.

### 7.6.2. Dieta por tamaño de clase

En la figura 17 se presenta la frecuencia de ocurrencia (FO) de los tipos de presas encontrados en los 150 sistemas digestivo y excretor examinados por clase de tamaño. Los juveniles del primer tamaño de clase se alimentaron de cinco tipos de presas. De acuerdo con el valor de frecuencia de ocurrencia (FO), las presas más frecuentemente ingeridas fueron principalmente otros crustáceos, cefalópodos, peces, anfípodos y copépodos. En el segundo tamaño de clase, 30-59.9 mm LM, se mantienen los tipos de presas anteriores excepto los copépodos y se incorporan 3 tipos de presas (eufáusidos, bivalvos y poliqueto). Las presas más frecuentes fueron otros crustáceos, peces y cefalópodos. En el último tamaño de clase fueron identificadas ocho presas de las cuales siete se encontraron en las clases anteriores. Los tipos de presas más frecuentemente ingeridas fueron otros crustáceos, eufáusidos y copépodos. En esta clase se incorporó el grupo de los pterópodos (Fig. 17).

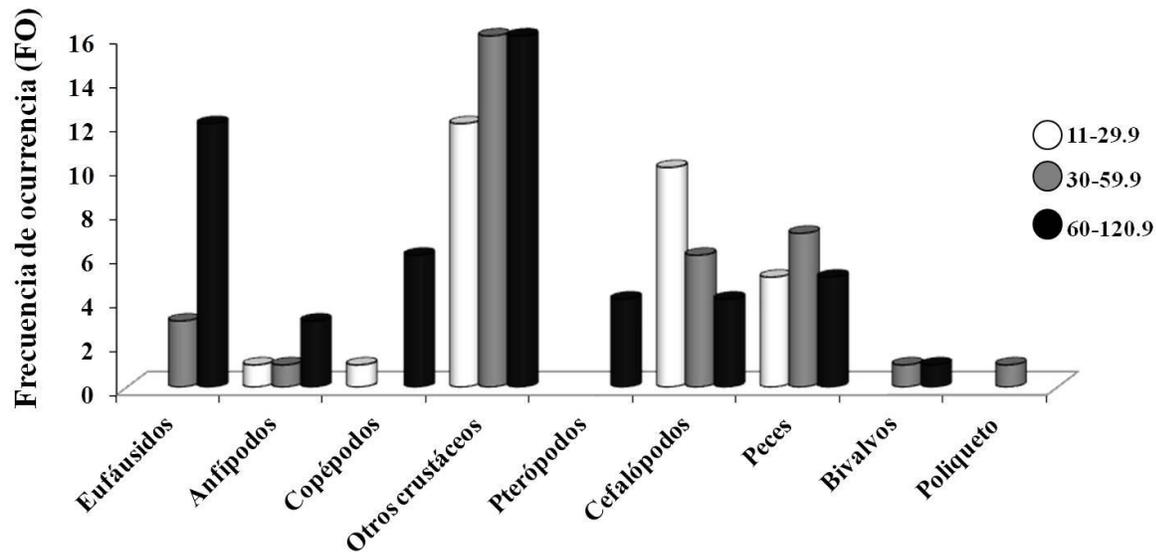


Figura 17. Frecuencia de ocurrencia (FO) de los tipos de presas encontrados en los 150 sistemas analizados. Los datos se agruparon en tres tamaños de clases (11-29.9 mm, 30-59.9 mm, 60-120.9 mm LM).

Se encontraron un total de nueve tipos de presas a partir de todos los juveniles examinados (Tabla III, Figs. 18-26). Con base en la frecuencia de ocurrencia encontrada (de mayor a menor) los grupos fueron: otros crustáceos, que se encontraron en 44 sistemas revisados principalmente en el estómago e intestino (41 y 10 respectivamente), como ojos, apéndices y fragmentos de quitina no identificables (Fig. 18). Los cefalópodos fueron el segundo tipo de presa más frecuente. Se encontraron en el estómago, intestino y en menor grado en esófago y ano de 20 especímenes. Este grupo se identificó por la presencia de rádula, picos, ventosas, lentes oculares, un estatolito y pedazos de brazos (Fig. 19). El tercer grupo de presas también encontrado con mayor frecuencia en los estómagos, fueron los peces (espinas, radios, vértebras, otolitos, globos oculares, pedazos de mandíbula). Se observaron diferentes tamaños y pocas formas de otolitos (Fig. 20). Los eufáusidos estuvieron representados por restos de cefalotórax, ojos, apéndices torácicos, pleópodos y urópodos contenidos en el estómago e intestino de 15 juveniles. Algunos ojos estaban casi intactos, sin ningún grado de digestión (Fig. 21). Los copépodos se identificaron a partir de organismos semi-completos, fragmentos del prosoma, urosoma y apéndices encontrados

exclusivamente en el estómago (Fig. 22). Los anfípodos se reconocieron por la presencia de especímenes recientemente ingeridos, la mayoría de ellos encontrados en el estómago aunque dos fueron localizados dentro de la corona branquial y en el pico (éstos no fueron considerados en la Tabla III) (Fig. 23).

Solo se observaron dos tipos de pterópodos en cuatro juveniles, siendo uno de ellos muy abundante en los estómagos (Fig. 24). Los bivalvos presentaron el mejor grado de conservación de todos los tipos de presas identificados (Fig. 25). Finalmente, un solo poliqueto fue observado en el pico de un juvenil, parte del cuerpo del poliqueto estaba en el esófago e incluso algunas setas se localizaron dentro del estómago (Fig. 26).

Tabla III. Tipos de presas y su frecuencia de ocurrencia en las estructuras del sistema digestivo y excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*. Las estructuras son: (E) esófago, (Es) estómago, (C) ciego, (I) intestino, (A) ano.

Tipo de Presas	Juveniles	Estructuras				
		E	Es	C	I	A
Otros crustáceos	44	3	41	2	10	1
Cefalópodos	20	2	14		6	2
Peces	17		16		1	
Eufáusidos	15		15		3	
Copépodos	7		6		1	
Anfípodos	5		5		1	
Pterópodos	4		4			
Bivalvos	2		2			
Poliqueto	1		1			
Material no identificable	120					

NOTA: Los restos de algunos tipos de presas se encontraron en varias estructuras en el mismo organismo por lo que no coincide con el total de la columna juvenil.

### 7.6.3. Tipos de presas

Se identificaron las especies de presas a partir de siete tractos digestivos de calamares juveniles (Tabla IV). Los eufáusidos, anfípodos y cefalópodos estuvieron representados cada uno por una familia y una especie, mientras que los copépodos estuvieron representados por seis familias.

Tabla IV. Tipos de presas de siete sistemas digestivos de juveniles de *Dosidicus gigas* del Golfo de California.

Crucero	LM (mm)	Grupo	Familia	Género	Especie
SR8206	34.5	Eufáusido	Eufausidae	<i>Nyctiphanes</i>	<i>N. simplex</i>
BIPXII 0504	18.6	Cefalópodo	Pyroteuthidae	<i>Pterygioteuthis</i>	<i>P. hoylei</i>
	10.2	Copépodo	Scolecithricidae	<i>Scolecithricella</i>	
	58	Eufáusido	Eufausidae	<i>Nyctiphanes</i>	<i>N. simplex</i>
NH 0706	66.9	Copépodo	Candaciidae	<i>Candacia</i>	<i>C. bipinnata</i>
H 0805	105	Cefalópodo	Pyroteuthidae	<i>Pterygioteuthis</i>	<i>P. hoylei</i>
	85	Eufáusido	Eufausidae	<i>Nyctiphanes</i>	<i>N. simplex</i>
DGGOLCA 0806	46	Anfípodo	Vibilliidae	<i>Vibilia</i>	
	78	Copépodo	Candaciidae	<i>Candacia</i>	<i>C. bipinnata</i>
	78	Eufáusido	Eufausidae	<i>Nyctiphanes</i>	<i>N. simplex</i>
H 0811	28	Cefalópodo	Pyroteuthidae	<i>Pterygioteuthis</i>	<i>P. hoylei</i>
	28	Copépodos	Calanidae	<i>Calanus</i>	
	28		Centropagidae	<i>Centropages</i>	
	28		Pontellidae	<i>Labidocera</i>	<i>L. acuta</i>
	31		Eufáusido	Eufausidae	<i>Nyctiphanes</i>
	35	Poliqueto	Nereidae	<i>Nereis</i>	
NH 1006	100.7	Copépodo	Aetidae	<i>Aetideus</i> <i>Aetideus</i>	<i>A. armatus</i>

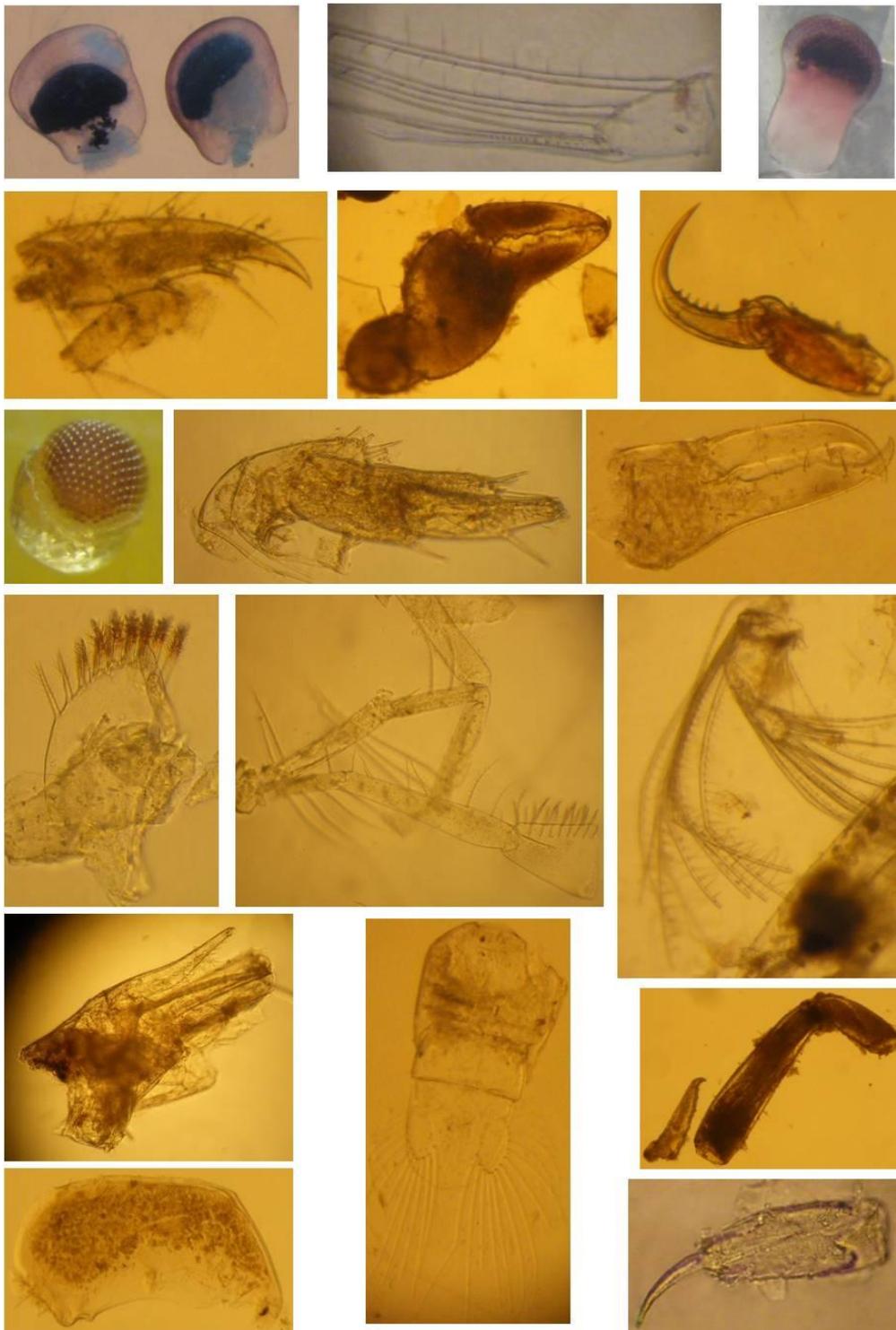


Figura 18. Otros crustáceos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.



Figura 19. Restos de cefalópodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.



Figura 20. Restos de peces encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.



Figura 21. Restos de eufáusidos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.

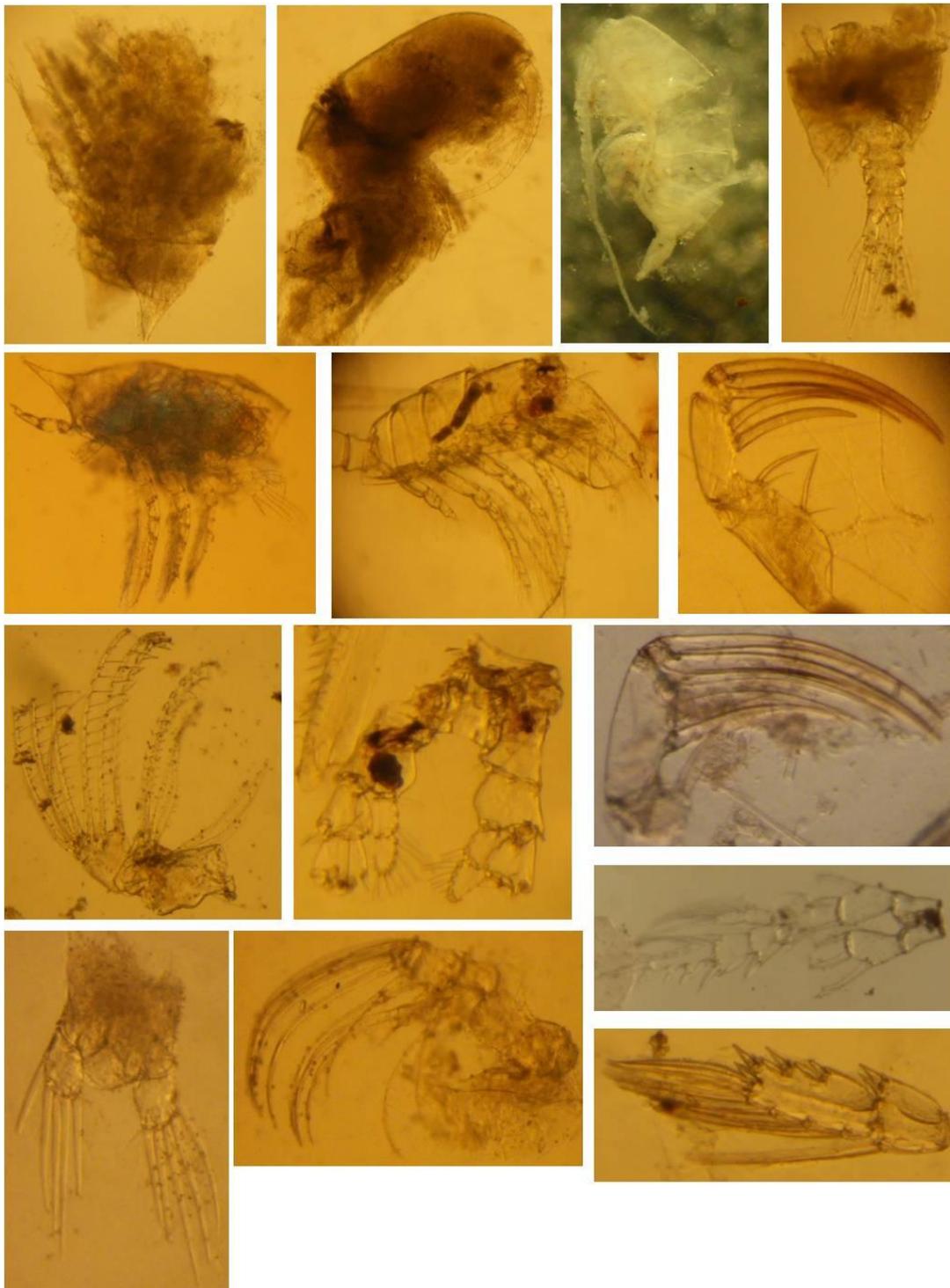


Figura 22. Restos de copéodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.



Figura 23. Restos de anfípodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.

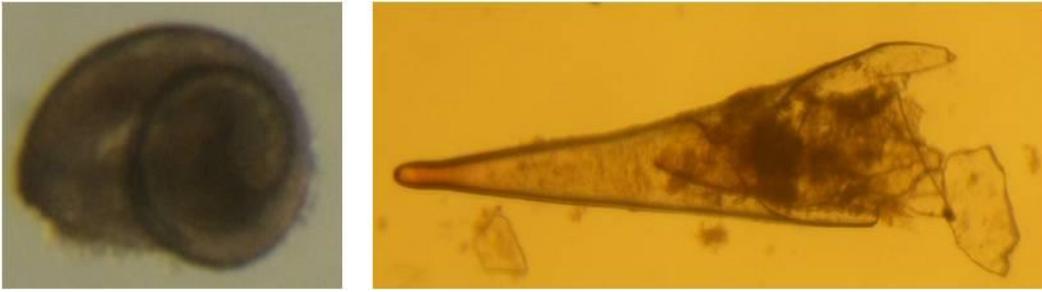


Figura 24. Restos de pterópodos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.

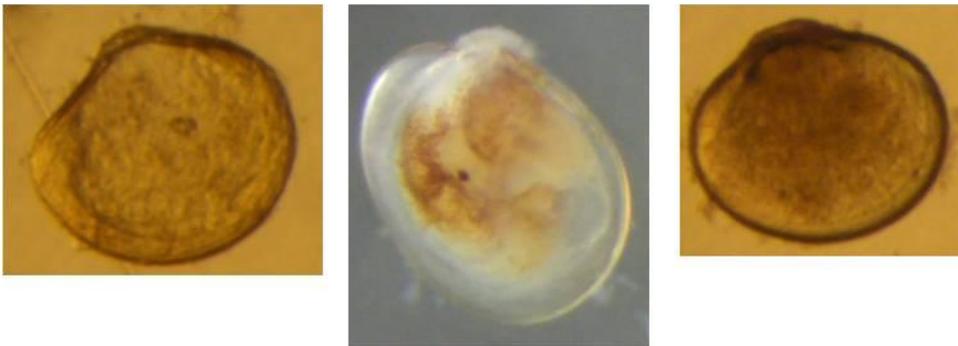


Figura 25. Restos de bivalvos encontrados en los sistemas digestivo-excretor de juveniles de *Dosidicus gigas*.



Figura 26. Restos de poliqueto encontrado en el pico y en los sistemas digestivo-excretor de un juvenil de *Dosidicus gigas*.

## 8. DISCUSIÓN

La descripción de cualquier especie o de un estadio en particular requiere de un número mínimo de organismos en tallas diversas para poder establecer los cambios morfológicos durante el desarrollo ontogénico. En el caso del calamar gigante *Dosidicus gigas*, los adultos están bien descritos, lo que permite una fácil diferenciación del resto de las especies que integran la familia Ommastrephidae particularmente cuando varias de ellas cohabitan en un área determinada. Este sería el caso para la costa occidental de la península de Baja California en donde al parecer es posible encontrar adultos de otras especies como *Eucleoteuthis luminosa*, *Hyaloteuthis pelagica*, *Ommastrephes bartramii* y *Sthenoteuthis oualaniensis* y de los cuales sí se tienen registros e identificación de sus paralarvas (Camarillo-Coop, 2006). En el Golfo de California por el contrario, los estudios de identificación morfológica y análisis molecular realizados en organismos omastréfidios adultos, juveniles y paralarvas corresponden a una sola especie, *D. gigas*.

La familia Ommastrephidae se distingue del resto de los calamares por presentar un estadio denominado rhynchoteuthion, el cual se caracteriza por presentar ambos tentáculos fusionados en forma de una proboscis que posee en la parte distal 8 ventosas. Esta proboscis no es evidente al momento de la eclosión sino hasta después de 2 ó 3 días (Staaf *et al.*, 2008; observación personal durante el proyecto), y crece conforme aumenta en tamaño la paralarva hasta llegar un punto en el cual deja de crecer para empezar a dividirse. De acuerdo con Roper y Lu (1979), la división es un proceso gradual que ocurre desde la base de la proboscis hasta el disco terminal; sin embargo, otra hipótesis plantea que la ruptura de los tentáculos se va dando en forma simultánea a lo largo de la proboscis (Vecchione, 1979).

El material revisado en el presente trabajo sugiere que la división de la proboscis se inicia en la parte basal en tallas de 5.3 mm LM y avanza en dirección distal. Cuando la abertura se encuentra aproximadamente a la mitad de la proboscis, el disco terminal empieza a dividirse. Las 8 ventosas que en el caso de *D. gigas* son de igual tamaño, se dividen en 2 grupos y son las precursoras de las ventosas de la maza tentacular. A los 10.4 mm LM los tentáculos ya están formados pero aún continúan unidos por un delgado tejido

tipo ligamento a la altura del carpo. El tipo de división observado corresponde más con lo propuesto por Roper y Lu (1979) como un proceso gradual.

El conocer los patrones de distribución y abundancia de las paralarvas es útil para determinar cuándo y dónde desovan los adultos, ya que el hallazgo de las masas de huevo de los Ommastrephidae son escasas en la literatura. En el caso de *D. gigas* a pesar de su alta densidad poblacional y abundancia en la región del Golfo de California, hasta el momento solo se ha reportado una masa de huevos. Esta masa se encontró en junio de 2006 en la cuenca de Guaymas (Staaf *et al.*, 2008) a 16 m de profundidad, por encima de la picnoclina y en agua cálida (25-27°C). De acuerdo con O'Dor *et al.* (1982) las masas de huevos de los oegópsidos normalmente se acumulan en donde se encuentra la picnoclina, debido a que esta es una zona de equilibrio entre la densidad de los huevos y la densidad del agua marina. El mucus que cubre la masa de huevos además de la función antibiótica que se le ha atribuido, aparentemente es también un mecanismo de flotación que previene que los huevos se hundan, como es el caso de *Illex illecebrosus* (O'Dor y Balch, 1985).

El desarrollo de los huevos está en función de un intervalo óptimo de temperatura. Las aguas superficiales cálidas y oxigenadas son apropiadas para un rápido desarrollo el cual puede ser ventajoso incluso para las hembras adultas ya que conlleva una reducción de la inversión materna para la formación del vitelo (Staaf *et al.*, 2008); aunque la temperatura también acelera el metabolismo y el consumo de vitelo. Por el contrario, temperaturas frías no son favorables para el desarrollo embrionario como ya ha sido reportado en algunos omastréfidos (Sakurai *et al.*, 1996; O'Dor *et al.*, 1982; Staaf *et al.*, 2011).

Las paralarvas estuvieron restringidas a la época de verano en la región central del golfo. Se encontraron a lo largo de la costa occidental en junio y de Santa Rosalia a Guaymas en septiembre. Su distribución coincide con la distribución de los calamares adultos. La principal diferencia entre las épocas de muestreo fue la estructura de la columna de agua y la temperatura superficial del mar. En junio, las paralarvas estuvieron presentes cuando la TSM promedio se incrementó a 27.7°C y en septiembre cuando la TSM promedio alcanzó 29.4°C. Esta temperatura es similar a la reportada en el Domo de Costa

Rica (29-29.5°C) donde un gran número de paralarvas rhynchoteuthion fueron recolectadas en 1987 (Vecchione, 1999). A pesar que solamente se realizaron muestreos en junio y septiembre, se asume que las paralarvas estuvieron presentes también en julio y agosto. Desafortunadamente no se realizaron muestreos de Guaymas hacia la isla San Pedro Mártir, los cuales pudieron haber sido útiles para corroborar que esta especie de calamar desova en el invierno en la costa nor-oriental cerca de Guaymas como fue sugerido por Ehrhardt *et al.* (1986). Estos autores coinciden con Sato (1972) en que la mayoría de la población podría desovar en aguas del Pacífico frente a la península de Baja California a mediados de octubre y principios de diciembre, como ya ha sido parcialmente corroborado por la identificación de las paralarvas de esta especie (Camarillo-Coop, 2006; Ramos-Castillejos *et al.*, 2010).

En varios trabajos se ha reportado que la mayoría de los omastréfidos toman ventaja de áreas productivas para alimentarse, aparearse y desovar (Haimovici *et al.*, 1998; Murata y Nakamura, 1998; Kiyofuji y Saitoh, 2004; Gilly *et al.*, 2006). Las paralarvas encontradas en este trabajo se presentaron en estaciones cercanas a frentes oceánicos. En junio, se observaron frentes de Chl *a* en el lado occidental del golfo que sugieren que las presas del zooplancton pueden ser abundantes debido a condiciones de elevada productividad. Esas condiciones se mantuvieron hasta septiembre. Mejores condiciones de alimentación a lo largo de las zonas de frentes podría ser una razón para desovar cerca de esas zonas. Bower *et al.* (1999) reportaron la presencia de paralarvas a 20 km de distancia de los frentes formados por la corriente de Kuroshio. Las surgencias locales propician la proliferación de fitoplancton y zooplancton cerca de la costa, proporcionando áreas con alimentación más abundante para las paralarvas. Si la tasa de crecimiento en paralarvas y juveniles de omastréfidos es exponencial (Balch *et al.*, 1988; Arkhipkin, 1989; Bower, 1996) entonces se requieren áreas ricas en alimento para soportar ese crecimiento.

La baja abundancia de las paralarvas encontradas en el presente trabajo contrasta con la fecundidad potencial de esta especie, que es la mayor reportada para cualquier cefalópodo y estimada en 32 millones de ovocitos (Nigmatullin y Markaida, 2009). A pesar de que esta especie presenta una alta fecundidad potencial y que la parte central del golfo es

una zona rica en alimento todo el año, los desoves pueden estar regulados por otros factores ambientales. De acuerdo con Sakurai *et al.* (1996), los cambios en la ubicación de las áreas de desove podría deberse a cambios estacionales en la temperatura del mar debido a que el desarrollo embrionario de los cefalópodos es altamente dependiente de la temperatura, por lo que cambios en esta variable ambiental delimitará el tiempo y la ubicación del desove. Es posible que las áreas de desove se localicen dentro y fuera del Golfo de California, principalmente en áreas que ofrezcan un intervalo óptimo de temperatura para el desarrollo viable de la masa de huevos y suficiente oferta alimenticia para las paralarvas recién eclosionadas.

Otra de las razones de una baja abundancia puede ser el tamaño de la red bongo utilizada. Gilly *et al.* (2006), encontraron únicamente 12 paralarvas de *D. gigas* en siete arrastres de plancton realizados alrededor de la cuenca de San Pedro Mártir con el mismo tamaño de red bongo utilizado en este estudio (0.50 m de diámetro y 2 m de largo), mientras que en otros cruceros se han utilizado el tamaño estándar (0.70 m de diámetro y 4 m de largo). De acuerdo con Saito (1994), quien comparó las capturas obtenidas de paralarvas de *Ommastrephes bartramii* usando tres tipos de redes (Bongo de 70 cm de diámetro y Larvales de 130 cm y 200 cm de diámetro), concluye que el método más eficiente y efectivo para la recolecta de paralarvas es el arrastre oblícuo con red bongo. Es difícil comparar los datos de abundancia de paralarvas de distintos trabajos debido al problema metodológico de no presentar datos estandarizados. A pesar de ello, se tienen registros de recolectar gran número de paralarvas de omastréfidos usando redes diferentes a la Bongo y empleando otro tipo de arrastre. Por ejemplo, Vecchione (1999) encontró 14,950 rhynchoteuthion en el Domo de Costa Rica arrastrando una red Manta (marco de boca rectangular de 100 cm x 20 cm y malla de 505 micras) en superficie durante 15 minutos; más recientemente Palomares-García *et al.* (2007) en las costas de Jalisco, México recolectaron 819 rhynchoteuthion con una red neuston por 30 minutos, mientras que Uchikawa *et al.* (2009) con arrastres horizontales en superficie usando una red larval (2 m de diámetro y luz de malla de 0.526 mm) por 15 minutos recolectaron 615 rhynchoteuthion. Esos estudios sugieren que el uso de redes alternas a la tradicional y el tipo y tiempo de

arrastre son una opción en la recolecta de las paralarvas, sobre todo si éstas después de eclosionar nadan hacia la superficie (O'Dor y Balch, 1985).

El Golfo de California es una zona altamente productiva debido al sistema de surgencias estacional por viento (Gaxiola-Castro *et al.*, 1999). La mayoría del calamar se concentra en esta área tomando ventaja de áreas con elevada productividad biológica y disponibilidad de alimento. Las hembras de *D. gigas* probablemente desovan durante el invierno en otras áreas del Golfo de California como ya ha sido sugerido (Ehrhardt *et al.*, 1986), en la costa nor-oriental cerca de Guaymas y en áreas al sur cercanas a la boca del golfo en donde se presentan frentes oceánicos permanentes y la TSM es similar a las áreas norte y centro del golfo (21°C en febrero) (Castro *et al.*, 2000). La disponibilidad de alimento y altas temperaturas podrían ser un factor clave para un rápido crecimiento que resulta en una corta fase de paralarva y baja mortalidad por inanición. La sobrevivencia de las paralarvas recién eclosionadas dependerá de su capacidad de cambiar exitosamente a una alimentación activa (Uchikawa *et al.*, 2009).

Los estudios de alimentación en estadios tempranos de cefalópodos son escasos. Los resultados de tres estudios realizados en paralarvas silvestres de *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Illex argentinus* y *Ommastrephes bartramii* fueron similares (Vecchione, 1991; Vidal y Haimovici, 1998; Uchikawa *et al.*, 2009 respectivamente). Las paralarvas empiezan a alimentarse de pequeños crustáceos zooplanctónicos a 3.7-5.4 mm LM. En las paralarvas analizadas en este trabajo no se encontraron evidencias de estructuras duras en los sistemas digestivo y excretor; sin embargo, todos los especímenes revisados contenían alimento triturado que no pudo ser identificado. Este MNI usualmente estuvo presente como restos compactos en varias de las partes analizadas como el esófago, entrada del intestino pero principalmente en el ciego, el cual algunas veces estaba lleno.

Contrariamente a los adultos de *Dosidicus*, el tamaño del ciego siempre fue mayor que el estómago, que se presentó vacío en la mayoría de las paralarvas. Este rasgo interesante indicó que las paralarvas de *D. gigas* se alimentaron de cierto tipo de “alimento inicial” no determinado en este estudio. Tal vez este “alimento inicial” es fácil de degradar

y su presencia en el ciego es el resultado de la digestión y absorción final que ahí se realiza (Boucaud-Camou y Roper, 1995), evidenciando que las paralarvas se alimentaron exitosamente.

Vidal y Haimovici (1998) encontraron además dinoflagelados y flagelados en el tracto digestivo de paralarvas de *I. argentinus*. Además observaron en el tracto digestivo la presencia de mucus, secretado por la glándula anterior salival y la glándula sublingual para actuar como un lubricante a facilitar el paso del alimento a través del esófago.

Un examen detallado del mucus de *I. argentinus* mostró la presencia de microbios (bacterias, flagelados, ciliados, quistes), los cuales disminuían con el incremento en tamaño de las paralarvas y no se observó mucus en paralarvas mayores a 5.6 mm LM (Vidal y Haimovici, 1998). Uchikawa *et al.* (2009) no observaron microorganismos (dinoflagelados, flagelados, o ciliados) en *O. bartramii* debido probablemente a la fijación en etanol que desintegra rápidamente las células de los microorganismos. Sin embargo, encontraron una relación entre la presencia de alimento sólido en paralarvas de 4.2 mm LM con el desarrollo del pico el cual empieza a sobresalir cuando la paralarva alcanza los 3-4 mm LM. En las paralarvas del Golfo de California, no se detectó mucus en ninguno de los sistemas revisados, posiblemente debido a su preservación en etanol y no se observaron microorganismos porque no se realizó ningún estudio microbiológico. Se recomienda sin embargo, evitar fijar los contenidos en etanol y tratar de identificar protozoarios en futuros estudios de dieta de paralarvas.

Shea (2005) sugiere que en omastréfidos los tentáculos recién separados no son funcionales para la captura de las presas por tres razones: 1) son más cortos que los brazos, 2) la región del carpo a menudo está desgarrada por el proceso de separación abrupta, 3) las ventosas nacientes no tienen el acetabulo ó infundibulo útiles en la captura de las presas. Por lo tanto, se considera que solo los brazos atrapan el alimento. A pesar de las desventajas que éstos presentan (no son eyectables ni tan largos), los juveniles tempranos han demostrado ser eficientes depredadores y utilizan el sistema de locomoción como la propulsión a chorro, para minimizar esta posible desventaja.

Los juveniles de *D. gigas* mostraron amplia variedad en el tipo de presas. En su dieta se identificaron nueve grupos zooplanctónicos y se observó un incremento en la diversidad de presas proporcional al tamaño de los organismos. El grupo de los crustáceos fue el principal tipo de presa porque estuvo presente en todos los tamaños de clase con valores altos de frecuencia de ocurrencia (29%). Otros ítems presa que también se encontraron en todos los tamaños de clase fueron cefalópodos (13% FO), peces (11% FO) y anfípodos (3% FO) aunque su frecuencia de ocurrencia entre las clases fue más variable que el observado en los crustáceos. Los juveniles de talla pequeña tuvieron 3 tipos de presas, el más frecuentemente ingerido fue el grupo de otros crustáceos y en menor grado los cefalópodos y peces. Los peces fueron el segundo ítem presa más consumido. Aparecen en la dieta de juveniles de 30-59.9 mm LM, lo que probablemente refleja un adecuado aprendizaje de natación y comportamiento depredador, ya que los peces son buenos nadadores y tienen rápida respuesta de escape. Todas las presas tuvieron un incremento en la frecuencia de ocurrencia en juveniles de 60-120.9 mm LM con excepción de cefalópodos. Los resultados obtenidos para el bajo número de estómagos disponibles en el último tamaño de clase (22 juveniles) deben tomarse con reserva. En general se puede apreciar una sucesión ontogenética en la alimentación desde crustáceos a calamares y peces que ha sido documentada en juveniles de otros calamares ommastrephidos (Santos y Haimovici, 1987; Shchetinnikov, 1989, etc, ect).

Se ha descrito que durante la noche en las costas de Perú, los juveniles de *D. gigas* se concentran principalmente a la altura de la termoclina (25-35 m de profundidad) y se alimentan activamente de grandes cantidades de crustáceos pelágicos y mictófidos juveniles (Arkhipkin y Parfenjuk, 1986).

Shchetinnikov (1989) describe la presencia de alimento transitorio, el cual es ingerido de forma secundaria a través de los tractos digestivos de sus presas. Este podría ser el caso de los pequeños bivalvos encontrados en el presente trabajo, los cuales habían sido descritos anteriormente como presas transitorias o secundarias en calamares adultos, provenientes de peces mictófidos (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). No se tiene la

certeza de la(s) especie(s) de los peces aquí encontrados, aunque la mayoría de los otolitos parecen corresponder a formas postlarvales

El cambio ontogénico en el espectro alimenticio de *Dosidicus gigas* propuesto por Shchetinnikov (1989) fue demostrado parcialmente en este trabajo. Para el primer grupo (0.9-10 mm LM) se sigue desconociendo el tipo de alimento, a pesar que la mayoría de las paralarvas analizadas presentaron el ciego casi lleno o completamente lleno, considerado como una fuerte evidencia de que estuvieron alimentándose exitosamente no fue posible distinguir estructuras duras que permitieran identificar el tipo de alimento. Sin embargo, para el primer periodo de transición (10-15 mm LM) se observó que además de contener el mismo tipo de alimento no identificable como en el primer grupo, estos incorporaron dos tipos de presas, otros crustáceos y los cefalópodos. Para el segundo grupo (15-100 mm LM) se observó un incremento en el tipo de presas planctónicas como anfípodos, eufáusidos, copépodos, otros crustáceos, cefalópodos y peces aunque para el segundo periodo de transición (100-150 mm LM) por el pequeño número de datos no fue posible comprobar el cambio de crustáceos planctónicos a mictófidios nicto-epipelágicos.

Actualmente existen varios métodos para analizar la dieta en cefalópodos: por observación directa, análisis visual convencional del contenido estomacal, isótopos estables, lípidos y métodos serológicos (Boyle y Rodhouse, 2005), aplicados básicamente en organismos adultos. Los métodos empleados en el caso de las paralarvas o juveniles, han sido principalmente por análisis visual de los contenidos. En las paralarvas examinadas en este trabajo se observó que el ciego generalmente era de mayor tamaño que el estómago. De hecho en los organismos más pequeños parecía como un solo divertículo, cuya total transparencia facilitó al momento de asignar el grado de llenado porque no fue necesario abrirlo. Esta diferencia en tamaño entre el estómago y el ciego ya había sido observado por Vecchione (1991), quien probó diferentes métodos para determinar el contenido de alimento en paralarvas de la familia Enoploteuthidae y Ommastrephidae, concluyendo que la observación de las estructuras duras o conspicuas es lo mejor siempre y cuando las observaciones se hagan sobre material sólido, recientemente ingerido.

El estómago de la mayoría de los juveniles, a diferencia del de las paralarvas, deja de ser transparente. Incluso la relación del tamaño ciego-estómago fue diferente a la observada en las paralarvas. En éstos el estómago es de mayor tamaño, separado del ciego y normalmente contiene más restos de alimento. El grado de llenado estomacal tuvo que ser asignado una vez que el estómago se abre, porque muchos estómagos que resultaron vacíos presentaban una apariencia inflada. Tampoco se observó la presencia de fluido cecal como el encontrado normalmente en los ciegos de los adultos.

Los contenidos identificados a partir de los sistemas digestivo y excretor en juveniles de *Dosidicus gigas* en el presente trabajo, reflejan la dieta natural de esta especie debido a que fueron capturados con una red de cuchara mientras se encontraban nadando en la superficie del mar. Sin embargo, también se reconoce que pudo darse alguna alimentación incidental sobre el zooplancton que fue atraído por las luces del barco.

Debido a que los estadios tempranos de vida del calamar gigante son pobremente conocidos en el Golfo de California así como en otras regiones de su distribución, y toda información derivada de ellos es útil para entender su ciclo de vida, se recomienda continuar con los estudios biológicos y ecológicos en esta especie. Asimismo se considera importante hacer la descripción morfológica de los organismos juveniles con la debida confirmación molecular.

## 9. CONCLUSIONES

Las paralarvas del calamar gigante *Dosidicus gigas* se presentaron en los muestreos de junio y septiembre, sugiriendo que durante 2008 ocurrieron desoves estacionarios en la región central del golfo asociados a la época cálida.

La época cálida se caracterizó por presentar valores de TSM promedio de 27.7°-29.4°C, termoclina evidente, columna de agua estratificada y frentes oceánicos de Chl-*a* en la costa occidental y región central del golfo.

La longitud de manto registrada en las paralarvas más pequeñas representa un evento de eclosión reciente confirmando que la región central del golfo es utilizada por los organismos adultos como una zona de desove, al menos en la época cálida.

Se propone la porción comprendida entre la isla San Pedro Mártir y Santa Rosalía como un área de desove del calamar gigante adicional a las cuencas de Guaymas y San Pedro Mártir.

A pesar que no se encontraron estructuras duras en los sistemas digestivo y excretor de las paralarvas que permitan identificar el “alimento inicial” de éstas, la presencia y cantidad de dicho material no identificado (NI), almacenado principalmente en el ciego, sugiere éxito en la alimentación y rápido proceso de digestión.

En los juveniles se identificaron nueve tipos de presas: otros crustáceos, eufáusidos, copépodos, anfípodos, peces, cefalópodos, pterópodos, bivalvos y un poliqueto.

## 10. LITERATURA CITADA

Anderson, C.I.H., P.G. Rodhouse. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. *Fish. Res.*54:133-143.

Arkhipkin, A.I. 1989. Edad y crecimiento del calamar (*Illex argentinus*). *Frente Marit.* 6:25-35.

Arkhipkin, A.I., A.V. Parfenyuk. 1986. Horizontal and vertical distribution of young squid *Dosidicus gigas* in the area of the Peru Basin. Pp. 101-107 In Ivanov, B. G. Resources and fishery perspectives of squid of the world ocean. Moscow, VNIRO Press (In Russian with English abstract).

Badan-Dangón, A., C.J. Koblinsky, T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta* 8:13-22.

Balch, N., A. Sirois, G.V. Hurley. 1988. Growth increments in statoliths from paralarvae of the ommastrephid squid *Illex* (Cephalopoda: Teuthoidea). *Malacologia* 29:103-112.

Bazzino, G., C.A. Salinas-Zavala, U. Markaida. 2007. Variability in the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Santa Rosalia, central Gulf of California. *Cienc. Mar.* 33(2):173-186.

Boletzky, S.V. 1974. The "larvae" of cephalopoda: A review. *Thalassia Jugosl.* 10:45-76.

Boletzky, S.V. 1987. Juvenile behavior. Pages 45-60 in P.R. Boyle, ed. Cephalopod life cycles, Vol. II. Comparative reviews. Academic Press, London.

Boletzky, S.V. 2003. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. *Adv. Mar. Biol.* 44:143-204.

Boucaud-Camou, E., C.F.E. Roper. 1995. Digestive enzymes in paralarval cephalopods. *Bull. Mar. Sci.* 57(2):313-327.

Boucaud-Camou, E., C.F.E. Roper. 1998. The digestive system of rhynchoteuthion paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Bull. Mar. Sci.* 62(1):81-87.

Boucher-Rodoni, R., E. Boucaud-Camou, K. Mangold. 1987. Feeding and digestion. Pages 85-108 in P.R. Boyle, ed. Cephalopod life cycles, Vol. II. Comparative reviews. Academic Press, London.

Bower, J.R. 1996. Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago. Fish. Bull. 94:398-411.

Bower, J.R., Y. Sakurai. 1996. Laboratory observations on *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) egg masses. Am. Malacol. Bull. 13:65-71.

Bower, J.R., Y. Nakamura, K. Mori, J. Yamamoto, Y. Isoda, Y. Sakurai. 1999. Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. Mar. Biol. 135:99-106.

Boyle, P., P.G. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell. USA 452p.

Bray, N.A. 1988. Water mass formation in the Gulf of California. J. Geophys. Res. 93: 9223-9240.

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

Brinton, E. 1996. Euphausiacea. In Gasca R., Suárez-Morales E. (eds) Introducción al estudio del zooplancton marino. ECOSUR-CONACyT pp. 297-341.

Camarillo-Coop, S. 2006. Variación espacio-temporal de paralarvas de calamares (Cephalopoda: Ommastrephidae) de importancia comercial en la costa occidental de la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Mexico.

Castro, R., A.S. Mascarenhas, R. Durazo, C.A. Collins. 2000. Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, Mexico. Cienc. Mar. 26:561-583.

- Cayula, J.F., P. Cornillon. 1992. Edge detection algorithm for SST Images. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 9:67-80.
- Coelho, M.L. 1985. Review of the influence of oceanographic factors on cephalopod distribution and life cycles. *Counc. Stud. NAFO* 9:47-57.
- Díaz-Uribe, J.G., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, S. Martínez-Aguilar, M.C. Suárez-Higuera, A. Hernández-López. 2006. Validación histológica de los estadios de madurez gonádica de las hembras de calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 32:23-31.
- Diekmann, R., U. Piatkowski. 2002. Early life stages of cephalopods in the Sargasso Sea: distribution and diversity relative to hydrographic conditions. *Mar. Biol.* 141:123-130.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, B.F. García, D.G. González, B.J.M. López, C.J. Ortiz, N.A. Solís. 1983. Summary of the fishery and biology of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Mem. Nat. Mus. Victoria*, 44:305-311.
- Ehrhardt, N.M., N.A. Solís, P.S. Jacquemin, C.J. Ortiz, R.P. Ulloa, D.G. González, B.F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Cienc. Pesq.* 5:63-76.
- Gasca, R. 2009. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in Mexican Waters of the Pacific Ocean. *Pac. Sci.* 63:83-95.
- Gaxiola-Castro, G., S. Álvarez-Borrego, M.F. Lavín, A. Zirino, S. Nájera-Martínez. 1999. Spatial Variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton. *J. Plankton Res.* 21:231-245.
- Gilly, W.F., C.A. Elliger, C.A. Salinas, S. Camarillo-Coop, G. Bazzino, M. Beman. 2006. Spawning by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313:125-133.

Goto, T. 2002. Paralarval distribution of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* during fall in the southern Sea of Japan, and its implication for locating spawning grounds. *Bull. Mar. Sci.* 71:299-312.

Haimovici, M., N.E. Brunetti, P.G. Rodhouse, J. Csirke, R.H. Leta. 1998. *Illex argentinus*. In Rodhouse P.G., Dawe E.G. and O'Dor R.K. (eds.) Squid recruitment dynamics. Rome: FAO Fisheries Technical Paper no. 376, 27-58.

Harman, R.F., R.E. Young. 1985. The larvae of ommastrephid squids (Cephalopoda: Teuthoidea) from Hawaiian waters. *Vie Milieu* 35(3/4):211-222.

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

Ichii, T., K. Mahapatra, M. Sakai, D. Inagake, Y. Okada. 2004. Differing body size between the autumn and the winter-spring cohorts of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) related to the oceanographic regime in the North Pacific: a hypothesis. *Fish. Oceanogr.* 13:295-309.

Ichii, T., K. Mahapatra, M. Sakai, Y. Okada. 2009. Life history of the neon flying squid: effect of the oceanographic regime in the North Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 378: 1-11.

Ivanovic, M.L., N.E. Brunetti. 2002. Descripción morfológica e histológica del aparato digestivo del calamar *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* (15):27-41.

Kiyofuji, H., S. Saitoh. 2004. Use of nighttime visible images to detect Japanese common squid *Todarodes pacificus* fishing areas and potential migration routes in the Sea of Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 276:173-186.

Lavín, M.F., S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In *Nonlinear processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Velasco Fuentes et al. (eds.) Kluwer Academic Publisher. Netherlands.

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

Mangold, K., A.M. Bidder, A. Portmann. 1989. Généralités. En: Grassé, P.P. (Ed.). *Traité de Zoologie, Tomo V, Fascículo 4:Cephalopodes*. Masson, París: 1-6.

Markaida, U., O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fish. Res.* 54:63-82.

Markaida, U., O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and Feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 83:4162/1-16.

Markaida, U., J.C. Rosenthal, W.F. Gilly. 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Bull.* 103:219-226.

Markaida, U. 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event. *Fish. Res.* 79:16-27.

Murata, M., Y. Nakamura. 1998. Seasonal migration and diel vertical migration of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific. In Okutani T. (ed.) *Proceedings of the International symposium on large pelagic squids*, Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, 5-11 October 1998. p 13-30.

Naef, A. 1928. Fauna and flora of the Bay of Naples. Monograph No. 35-Cephalopoda: embryology. Part I, vol II. Smithsonian Institution Libraries, Washington (Translated from German by Boletzky SV) pp 461.

Nesis, K.N. 1979. Squid larvae of the family ommastrephidae cephalopoda. *Zool. Zh.* 58:17-30.

- Nesis, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. In Boyle P.R. (ed.) Cephalopod Life Cycles, volume I. Species accounts. London: Academic Press, pp. 215-231.
- Nigmatullin, C.M., K.N. Nesis, A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fish. Res. 54:9-19.
- Nigmatullin, Ch.M. 2002. Ovary development, potential and actual fecundity and oocyte resorption in coleoid cephalopods: a review. Berliner Paläobiologische Abhandlungen 1:82–84.
- Nigmatullin, Ch.M., U. Markaida. 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephidae). J. Mar. Biol. Ass. U. K. 89(4):789-801.
- Nixon, M. 1988. The buccal mass of fossil and recent Cephalopoda. In “Paleontology and Neontology of Cephalopods” (M.R. Clarke and E.R. Trueman, eds; Vol. 12 of “The Mollusca”, K.M. Wilbur, ed.), pp. 103-122. Academic Press London.
- O'Dor, R.K. 1982. Respiratory metabolism and swimming performance of the squid, *Loligo opalescens*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39:580-587.
- O'Dor, R.K., N. Balch. 1985. Properties of *Illex illecebrosus* egg masses potentially influencing larval oceanographic distribution. Counc. Stud. NAFO 9:69-76.
- O'Dor, R.K., P. Helm, N. Balch. 1985. Can rhynchoteuthions suspension feed? (Mollusca: Cephalopoda). Vie Milieu 35:267-271.
- Okutani, T., T. Watanabe. 1983. Stock assessment by larval surveys of the winter population of *Todarodes pacificus* Steenstrup (Cephalopoda: Ommastrephidae), with a review of early works. Biol. Oceanogr. 2:401-431.
- Palomares-García, R., R. De Silva-Dávila, R. Avendaño-Ibarra. 2007. Predation of the copepod *Oncaea mediterranea* upon ommastrephid paralarvae in the mouth of the Gulf of California. In Proceedings of the 1<sup>st</sup> CLIOTOP Symposium La Paz, México. 31-32 pp.

- Ramírez, R.M., T.A. Klett. 1985. Composición de la captura del calamar gigante en el Golfo de California durante 1981. *Trans CIBCASIO X*, 123-137.
- Ramos-Castillejos, J.E., C.A. Salinas-Zavala, S. Camarillo-Coop, L.M. Enriquez-Paredes. 2010. Paralarvae of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*. *Invertebr. Biol.* 1-12. DOI: 10.1111/j.1744-7410.2010.00194.x
- Roberts, M.J., M. van den Berg. 2002. Recruitment variability of chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii*) – role of currents on the Agulhas Bank (South Africa) in paralarvae distribution and food abundance. *Bull. Mar. Sci.* 71(2):691-710.
- Rocha, F., A. Guerra, R. Prego, U. Piatkowski. 1999. Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician waters (NW Spain). *J. Plankton Res.* 21(1):21-33.
- Rocha, F., A. Guerra, A.F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 76:291-304.
- Roden, G.I. 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pac. Sci.* 12:21-45.
- Rodhouse, P.G., C.M. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 351:1003-1022.
- Roper, C.F.E., C.C. Lu. 1979. Rhynchoteuthion larvae of ommastrephid squids of the western North Atlantic, with the first description of larvae and juveniles of *Illex illecebrosus*. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91(4):1039-1059.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney, C.E. Nauen. 1984. *FAO Species Catalogue. Vol. 3 Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries.* Food And Agriculture Organization of the United Nations Fisheries Synopsis 125 Vol. 3, 277 p.
- Saito, K. 1994. A sampling method for rhynchoteuthion paralarvae of neon flying squid *Ommastrephes bartramii*. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.* 58:25-34.

- Sakai, M., N.E. Brunetti. 1997. Preliminary experiments on artificial insemination of the Argentine shortfin squid *Illex argentinus*. *Fish. Sci.* 63(5):664-667.
- Sakurai, Y., R.E. Young, J. Hirota, K. Mangold, M. Vecchione, M.R. Clarke, J. Bower. 1995. Artificial fertilization and development through hatching in the oceanic squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *The Veliger* 38(3):185-191.
- Sakurai, Y., J.R. Bower, Y. Nakamura, S. Yamamoto, K. Watanabe. 1996. Effect of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos and paralarvae. *Am. Malacol. Bull.* 13(1/2):89-95.
- Sakurai, Y., H. Kiyofuji, S. Saitoh, T. Goto, Y. Hiyama. 2000. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 57:24-30.
- Santos, R.A., M. Haimovici. 1997. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fish. Res.* 33:139-147.
- Shchetinnikov, A.S. 1989. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. *Zool. Zh.* 68:28-39. [In Russian with English summary.]
- Shea, E.K. 2005. Ontogeny of the fused tentacles in three species of ommastrephid squids (Cephalopoda, Ommastrephidae). *Invertebr. Biol.* 124(1):25-38.
- Staaf, D.J., S. Camarillo-Coop, S.H.D. Haddock, A.C. Nyack, J. Payne, C.A. Salinas-Zavala, B.A. Seibel, L. Trueblood, C. Widmer, W.F. Gilly. 2008. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 88:759-770.
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke, S.V. Boletzky. 1992. Larval and juvenile cephalopods: A manual for their identification. *Smithsonian Contribution of Zoology* 513:1-282.

Uchikawa, K., M. Sakai, T. Wakabayashi, T. Ichii. 2009. The relationship between paralarval feeding and morphological changes in the proboscis and beaks of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii*. *Fish. Sci.* 75:317-323.

Vecchione, M. 1979. Larval development of *Illex* (Steenstrup 1880) in the Northwestern Atlantic with comments on *Illex* larval distribution. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91(4):1060-1075.

Vecchione, M. 1987. Juvenile ecology. Pages 61-84 in P.R. Boyle, ed. *Cephalopod life cycles*, Vol. II. Comparative reviews. Academic Press, London.

Vecchione, M. 1991. A method for examining the structure and contents of the digestive tract in paralarval squids. *Bull. Mar. Sci.* 49:300-308.

Vecchione, M. 1999. Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. *Fish. Bull.* 97:1025-1030.

Vidal, E.A.G. 1994. Relative growth of paralarvae and juveniles of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) in southern Brazil. *Antarct. Sci.* 6(2):275-282.

Vidal, E.A.G., M. Haimovici. 1998. Feeding and the possible role of the proboscis and mucus cover in the ingestion of the microorganisms by rhynchoteuthion paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Bull. Mar. Sci.* 63:305-316.

Villanueva, R., J.D. Staaf, J. Argüelles, A. Bozzano, S. Camarillo-Coop, Ch.M. Nigmatullin, G. Petroni, D. Quintana, M. Sakai, Y. Sakurai, C.A. Salinas-Zavala, R. De Silva-Dávila, R. Tafur, E.A.G. Vidal, C. Yamashiro. 2011. Methods for *in vitro* fertilization of oceanic squids. (Submitted)

Vinogradov, M.E., Volkov, A.F., Semenova, T.N. 1996. *Hyperiid amphipods (Amphipoda, Hyperiidea) of the world oceans*. Oxonian Press.

Waluda, C.M., P.G. Rodhouse, G.P. Podestá, P.N. Trathan, G.J. Pierce. 2001. Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability. *Mar. Biol.* 139:671-679.

Watanabe, K., Y. Sakurai, S. Segawa, T. Okutani. 1996. Development of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*, from fertilized egg through to rhyngoteuthion paralarva. Am. Malacol. Bull. 13:73–88.

Wormuth, J.H., R.K. O'Dor, N. Balch, M.C. Dunning, E.C. Forch, R.F. Harman, T.W. Rowell. 1992. Family Ommastrephidae Steenstrup, 1857. In Larval and juvenile cephalopods: a manual for their identification. Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R. and Boletzky S.V. (eds.) Smithsonian Contribution of Zoology 513. p 282. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.

Yamamoto, J., T. Shimura, R. Uji, S. Masuda, S. Watanabe, Y. Sakurai. 2007. Vertical distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Oki Islands, southwestern Sea of Japan. Mar. Biol. 153:7-13.

Yatsu, A. 1999. Morphology and distribution of rhyngoteuthion paralarvae of two ommastrephid squids, *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis* collected from eastern tropical Pacific Ocean during 1997. In Report of the Kaiyo Maru cruise for study on the resources of two ommastrephid squids, September 11-December 24, 1997. Fisheries Agency of Japan, p 193-206.

Yatsu, A., R. Tafur, C. Maravi. 1999. Embryos and rhyngoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. Fish. Sci. 65:904–908.

Young, R.E., K.M. Harman. 1988. “Larva”, “paralarva” and “subadult” in cephalopod terminology. Malacologia 29:201-207.

Young, R.E., J. Hirota. 1990. Description of *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae with evidence for spawning in Hawaiian waters. Pac. Sci. 44:71-80.

Young, R.E., J. Hirota. 1998. Review of the ecology of *Sthenoteuthis oualaniensis* near the Hawaiian Archipelago, 131-143. En: Okutani, T. (Ed.) Large Pelagic Squids. Tokyo. 155p.

Young, R.E., M. Vecchione, K.M. Mangold. 2008. Cephalopoda Cuvier 1797. Octopods, squids, nautilus. Version 21 April 2008 in The Tree of Life Web Project.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice-Hall. USA.

Zeidberg, L.D., B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) PNAS 104:12948–12950.

Zuev, X., K.N. Nesis. 1971. Selected English translations of publications on cephalopods by Kir Nesis. Compiled by Michael J. Sweeney.

<http://www.srrb.noaa.gov/highlights/sunrise/sunrise.html>

<http://www.wimsoft.com>