



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

EDAD Y CRECIMIENTO EN ESTADIOS
TEMPRANOS DE DESARROLLO DE CALAMAR
GIGANTE *Dosidicus gigas* EN LA PARTE CENTRAL
DEL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

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

Presenta

VIRIDIANA YALITZIN ZEPEDA BENITEZ

La Paz, Baja California Sur, Febrero de 2011

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10 horas del día 3 del Mes de Febrero 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:

“EDAD Y CRECIMIENTO EN ESTADIOS TEMPRANOS DE DESARROLLO DE CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN LA PARTE CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA”

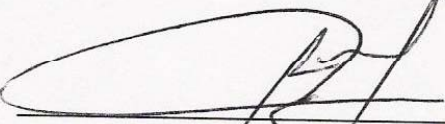
Presentada por el alumno:

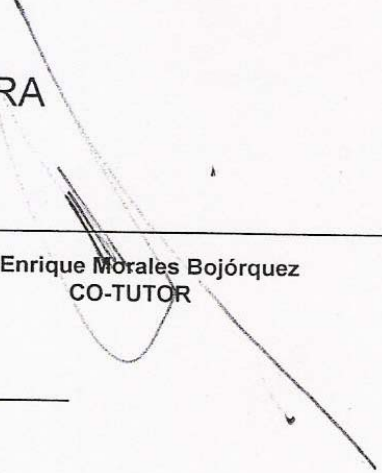
Viridiana Yalitzin Zepeda Benitez

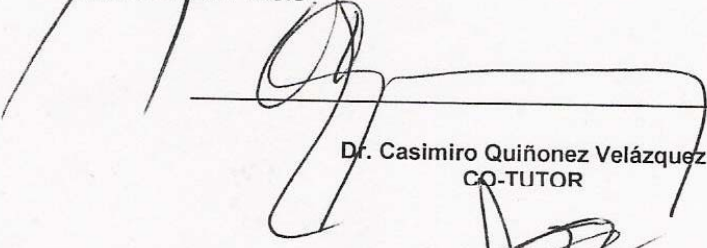
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN **Biología Marina**

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 Augusto Salinas Zavala
DIRECTOR DE TESIS


Dr. Enrique Morales Bojórquez
CO-TUTOR


Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez
CO-TUTOR


DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL

Dr. César Augusto Salinas Zavala
Director de tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez
Co-Tutor
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR)

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. César Augusto Salinas Zavala
Director de tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez
Co-Tutor
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR)

JURADO DEL EXAMEN DE GRADO

Dr. César Augusto Salinas Zavala
Director de tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez
Co-Tutor
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR)

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Suplente
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR)

RESUMEN

El estudio de los estadios tempranos de los organismos marinos es muy importante en la ecología aplicada; sobre todo en lo referente a los aspectos fundamentales del análisis pesquero de la especie. Existe un conocimiento limitado de la biología en las fases iniciales del ciclo de vida del calamar gigante, ya que los trabajos se han enfocado principalmente a los adultos. Los estudios realizados en *Dosidicus gigas*, apoyados en los estatolitos, sugieren que el uso de las marcas presentes en estas estructuras es un método apropiado para determinar la edad y crecimiento de esta especie y debido al crecimiento acelerado que presentan estos organismos en etapas larvales y juveniles, resulta complejo ajustar un mismo modelo de crecimiento, por lo que se hace necesario los estudios en diferentes fases del ciclo de vida. Se llevó a cabo un estudio en etapas tempranas para determinar la edad y el crecimiento de *Dosidicus gigas* del Golfo de California, que ampliará el panorama biológico de la especie. Se realizaron muestreos en las cuencas de Guaymas y del Carmen, en la parte central del Golfo de California durante 2006 y 2007; por medio de arrastres de plancton con red bongo y pesca manual con red de cuchara, se recolectaron un total de 120 organismos (18 paralarvas y 102 juveniles). El intervalo de talla varió de 2.8 a 67.8 mm LMD con una moda de 24 a 26 mm de LMD. La relación PT-LMD mostró un crecimiento de tipo alométrico negativo (t de student, $P < 0.05$), reflejando mayor incremento en talla que en peso, durante las fases tempranas de desarrollo. La longevidad, a partir de la lectura de incrementos, varió en un intervalo desde 1 hasta 59 días pertenecientes a una paralarva de 3.4 mm LMD y un juvenil de 34.9 LMD respectivamente. Las funciones de crecimiento ajustadas fueron el modelo exponencial, el generalizado de Schnute y el modelo de Tanaka, las cuales no involucran longitudes asintóticas y mediante el Criterio de la Información de Akaike (AIC) se determinó que el modelo que mejor se ajusta a los datos es el generalizado de Schnute (AIC- 112.84, $W_i\%$ - 65.14); la curva ajustada mostró un crecimiento lento durante los primeros días de vida del organismo correspondientes a la fase de paralarva, para continuar con un crecimiento acelerado. Mediante la evaluación de las diferencias de Akaike (Δi), se concluyó que el modelo de crecimiento indeterminado de Tanaka, es también una función adecuada y puede ser una alternativa para describir el patrón de crecimiento en los estadios tempranos de calamar gigante *Dosidicus gigas*. La tasa de crecimiento mínima fue de 0.03 mm día⁻¹ encontrada en la fase de paralarva y máximo de 1.17 mm día⁻¹ durante la fase juvenil.

Palabras clave: *Dosidicus gigas*, estadios tempranos, estatolito, crecimiento, AIC.

ABSTRACT

Study of early stages of marine organisms is very important in applied ecology; overall concerning on fundamental aspects of fisheries analysis from a species. There is limited knowledge about the biology of early life cycle stages of jumbo squid, given that studies have been focused mainly in adults. Realized studies for *Dosidicus gigas* supported on statoliths, suggest that the use of marks from these structures is a proper method to determine age and growth of this species, and given the accelerated growth that this organisms have during larval and juvenile stages, it turns out complex to adjust a single growth model, because of this, studies on different life cycle phases are needed. A study on early stages to determine age and growth of *Dosidicus gigas* on the Gulf of California was made, it will enrich species biological outlook. Sampling were realized at Guaymas and del Carmen basins, on the central part of the Gulf of California during 2006 and 2007; through plankton trawls with bongo net and manually using spoon net, a total of 120 organisms (18 paralarvae and 102 juvenile) were collected. Size interval varied from 2.8 to 67.8 mm DML with a mode of 24 to 26 mm DML. Relationship BW-DML showed negative allometric growth (tStudent, $P < 0.05$), reflecting larger size increase than weight, during early developmental phases. Longevity from the lecture of increments varied on an interval of 1 to 59 days belonging to a 3.4 mm DML paralarvae and a 34.9 DML juvenile respectively. Adjusted growth functions were exponential model, generalized Schnute model, and Tanaka model which do not involve asymptotic lengths, and through Akaike's Information Criterion (AIC) it was determined that the model that better adjusts to data is the one generalized of Schnute (AIC- 112.84, $W_i\%$ - 65.14); adjusted curve showed a slow growth during first days of life of the organisms corresponding to paralarvae phase, to then continue with and accelerated growth. Through evaluation of Akaike differences (Δi), it was concluded that undetermined Tanaka growth model is also an adequate function and can be an alternative to describe growth pattern on early stages of jumbo squid *Dosidicus gigas*. Minimal growth rate was 0.03 mm día^{-1} founded on paralarvae phase, and maximum of 1.17 mm día^{-1} during juvenile phase.

Key Words: *Dosidicus gigas*, early stages, statolith, growth, AIC.

DEDICATORIA

A mi familia, porque siempre han confiado en mí y han contribuido en todo para que pueda cumplir cada meta que me propongo.

A mi Papi, porque sé que sigue conmigo apoyándome y cuidándome, y porque siempre estará presente en mi mente y corazón.

Pero principalmente a mi mamá, la mujer más valiente y luchadora que he conocido, porque no importa cuán difíciles sean los retos que la vida le ponga, siempre sale y saldrá victoriosa. Pero sobre todo por el gran amor que siempre me ha dado, porque sin ella no sería nada.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), por permitirme realizar mis estudios de maestría y en general por las facilidades brindadas para que este trabajo pudiera ser realizado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado a través de una beca de Maestría (No. 224240).

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) y específicamente al personal científico del Laboratorio de Edad y Crecimiento, por permitirme hacer uso de sus instalaciones y equipo durante la realización de mi trabajo.

A todo el personal científico, técnico y estudiantil del Laboratorio de Cefalópodos, por permitirme compartir ese espacio con Ustedes.

Al Dr. César Augusto Salinas Zavala (Director), por poner su confianza en mí y permitirme formar parte del “Grupo calamarero”, pero principalmente por su apoyo académico y económico, así como por sus acertados consejos, gracias a los cuales llegue a culminar mi trabajo.

Al Dr. Enrique Morales Bojórquez, por su paciencia y entusiasmo con los que llevó la asesoría de esta tesis, pero principalmente por regalarme su tiempo y conocimientos para llevar a cabo este trabajo.

Al Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez por su disposición de tiempo y espacio, así como por su interés y consejos académicos durante el desarrollo de mi tesis, pero principalmente por haber formado parte de mi comité.

Al proyecto “NSF” del Dr. Brad Seibel de la Universidad de Rhode Island, por la invitación para formar parte de los cruceros de Investigación a bordo del “R/V New Horizon”.

A la M. C. Susana Camarillo Coop, por la paciencia y consejos durante el entrenamiento para poder llevar a cabo el procesamiento de las muestras utilizadas en este trabajo. De manera personal quisiera darle las gracias por el apoyo que me brindó durante toda la maestría, pero especialmente durante las últimas y más difíciles semanas.

También quisiera hacer un reconocimiento especial, para todo el personal del área de Posgrado del CIBNOR (Oficinas, centro de computo y biblioteca), porque siempre tuvieron la amabilidad y disposición para apoyarme tanto logística como económicamente, a través de la Beca de Posgrado otorgada para el periodo Septiembre a Diciembre de 2010.

A los amigos que encontré en esta parte de mi vida y que hicieron especialmente divertida y amena mi estancia como estudiante del CIBNOR y habitante temporal de este “Puerto de Ilusión” (Jas, Mariana, Dany, Vero, Paty, Rosy, Mora, Susi, Lulu).

Y en especial a Francisco, por su cariño sin condiciones, por aquellos consejos y correcciones en mi vida académica, pero sobre todo, por estar en todo momento bueno y malo a mi lado...

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	7
3. JUSTIFICACIÓN	11
4. OBJETIVOS	12
5. MATERIALES Y MÉTODOS	13
5.1 Área de estudio	13
5.2 Muestras biológicas	15
5.3 Metodología en laboratorio	16
5.4 Análisis de datos	20
5.5 Edad	22
5.6 Estimación del patrón de crecimiento	23
5.7 Selección del modelo de crecimiento	26
5.8 Tasa de crecimiento	28
6. RESULTADOS	29
6.1 Análisis de datos	29
6.2 Edad	32
6.3 Estimación del patrón de crecimiento	33
6.4 Selección del modelo de crecimiento	36
6.5 Tasa de crecimiento	37
7. DISCUSIÓN	38
8. CONCLUSIONES	50
9. LITERATURA CITADA	51

LISTA DE FIGURAS

		Página
Figura 1	Vista dorsal (Modificado de Roper <i>et al.</i> , 1984) y posición taxonómica del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> (http://www.itis.gov/)	2
Figura 2	Mapa del Golfo de California, el triangulo en la parte central señala la localización de la cuenca de Guaymas. A) Dirección del viento y de las corrientes oceánicas, durante invierno, B) Dirección del viento y de las corrientes oceánicas, durante verano (Tomado de Wejnert <i>et al.</i> , 2010)	15
Figura 3	Región central del Golfo de California, se muestran las zonas de recolección de paralarvas y juveniles (Cuencas de Guaymas y del Carmen) (Tomado de Bazzino, 2008)	16
Figura 4	Morfometría registrada para paralarvas de <i>Dosidicus gigas</i> (Modificado de Ramos-Castillejos <i>et al.</i> , 2010)	17
Figura 5	Morfometría registrada para juveniles de <i>Dosidicus gigas</i> (Modificado de Roper y Voss, 1983)	17
Figura 6	Longitud del estatolito (LE), A) estatolito de paralarva, B) estatolito de juvenil roto y C) juvenil con rostro desarrollado	19
Figura 7	Dirección de lectura de incrementos, desde el núcleo (N) hacia el domo dorsal (DD)	20
Figura 8	Distribución de frecuencias de talla de paralarvas y juveniles del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	29
Figura 9	Relación Peso-Talla de juveniles del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	30
Figura 10	Relación Talla-Longitud estatolito de paralarvas y juveniles del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	31
Figura 11	Ajuste del modelo de crecimiento exponencial (Karkach, 2006) a los datos de edad en días del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	34

Figura 12	Ajuste del modelo de crecimiento generalizado (Schnute, 1981) a los datos de edad en días del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	35
Figura 13	Ajuste del modelo de crecimiento indeterminado (Tanaka, 1982) a los datos de edad en días del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	35
Figura 14	Tasa diaria de crecimiento (TDC) del calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California	37

LISTA DE TABLAS

		Página
Tabla I	Parámetros estimados de los diferentes modelos de crecimiento	33
Tabla II	Intervalos de confianza obtenidos a partir de los perfiles de verosimilitud para los parámetros de los diferentes modelos de crecimiento	34
Tabla III	Selección del mejor modelo de crecimiento a partir de los valores de AIC, Δ_i y W_i	36

1. INTRODUCCIÓN

El calamar gigante *Dosidicus gigas* al igual que otras especies de cefalópodos forma parte de importantes pesquerías a nivel mundial, contribuyendo al aumento del volumen de sus capturas en años recientes (Piatkowski *et al.*, 2001). En México, la actividad pesquera sobre esta especie comenzó en 1974, generando un importante número de empleos, sobre todo en el sector ribereño; pero fue hasta 1995 cuando la explotación comercial del calamar gigante quedó establecida de manera permanente en el Golfo de California (Klett-Traulsen, 1996); contribuyendo al desarrollo económico y social de las regiones que lo aprovechan (Salinas-Zavala *et al.*, 2005). Hoy en día, este recurso se encuentra dentro de los primeros lugares en cuanto a volumen de producción con más de 57 mil toneladas anuales, compitiendo con otras pesquerías de gran importancia en México como el camarón, el atún y la sardina (SAGARPA, 2007). El calamar gigante es la única especie de calamar en México, que constituye una pesquería de manera formal y no se captura de manera incidental (CONAPESCA, 2004), en comparación con calamares de otras familias como los loliginidos (calamar dedal), los cuales son capturados principalmente como fauna de acompañamiento en la pesca de camarón; aunque en ocasiones son tan abundantes los volúmenes que se extraen que se logra su comercialización a nivel local (Alejo-Plata *et al.*, 2001).

Dosidicus gigas (Fig. 1) es una de las especies de calamares más abundante a nivel mundial (Nesis, 1970). Su distribución geográfica abarca el Océano Pacífico Oriental principalmente desde California, U.S.A., hasta el sur de Chile, por lo que se cataloga como una especie subtropical, nerítico-oceánica (Nigmatullin *et al.*, 2001); recientemente la

población se ha expandido a latitudes mayores en ambos hemisferios (Cosgrove, 2005; Wing, 2006; Field *et al.*, 2007; Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008); en la columna de agua se distribuye desde la superficie (principalmente en la noche), hasta más de 1000 m de profundidad (Yatsu *et al.*, 1999b). Es el omastreído de mayor tamaño, llegando a alcanzar tallas entre 1 y 1.5 m de longitud de manto dorsal (LMD) (Nesis, 1983; Roper *et al.*, 1984).

Phyllum:	Molluca
Clase:	Cephalopoda
Subclase:	Coleoidea
Superorden:	Decabrachia
Orden:	Teuthidea
Suborden:	Oegopsina
Familia:	Ommastrephidae
Género:	<i>Dosidicus</i>
Especie:	<i>Dosidicus gigas</i> (d'Orbigny, 1835)

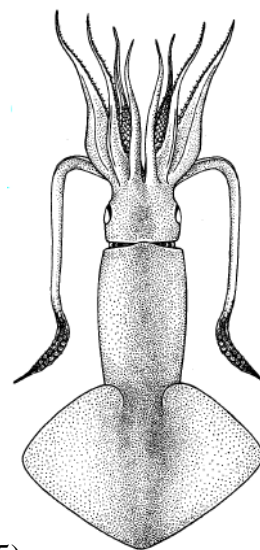


Figura 1. Posición taxonómica del calamar gigante *Dosidicus gigas* (<http://www.itis.gov/>). Vista dorsal (Tomado de Roper *et al.*, 1984).

En la red trófica marina, este organismo es un componente fundamental, ya que es un depredador muy voraz que se alimenta de una gran variedad de presas, principalmente mictófidios, crustáceos y otros moluscos (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003) y a su vez el calamar es presa de un gran número de especies tales como el cachalote, marlines, atunes y tiburones, entre otros. (Nigmatullin *et al.*, 2001). Dada esta característica, el calamar gigante es considerado de gran importancia ecológica, en la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores e inferiores (Rosas-Luis, 2005).

La familia Ommastrephidae a la cual pertenece el calamar gigante, presenta entre otras características, un estadio de desarrollo post-desove conocido como Rhynchoteuthion; en el cual ambos tentáculos se encuentran fusionados formando una estructura llamada proboscis que finaliza en un disco con 8 ventosas; esta fase del desarrollo termina en el momento en que la proboscis se divide por completo (Nesis, 1970, 1983; Wormuth *et al.*, 1992). Este estadio de desarrollo también es conocido como “paralarva”, término que fue acuñado por Young y Harman (1988) y que solo hace referencia a diferencias ecológicas y frecuentemente morfológicas, entre esta etapa y el adulto de los cefalópodos; la paralarva es planctónica, durante el día se concentran cerca de la superficie y difieren de los adultos de su misma especie, tanto en sus hábitos como en el uso de su hábitat.

La paralarva de *Dosidicus gigas* fue descrita por primera vez por Nesis (1970), al momento de la eclosión la paralarva mide entre 0.9 y 1.3 mm LMD, Yatsu *et al.* (1999a), mediante un experimento de fertilización artificial corroboraron dicha longitud; además carecen de fotóforos oculares y viscerales. Young y Harman (1988) mencionan que para algunos cefalópodos los cambios morfológicos que determinan el término del estadio paralarva para dar paso al juvenil, ocurren “repentinamente”, en el caso del calamar gigante, este cambio es la completa división de la proboscis que da lugar a los tentáculos, dicha división inicia a los 5 o 6 mm LMD y finaliza aproximadamente a los 10 mm LMD, de tal manera que organismos juveniles tienen la misma apariencia morfológica que los adultos pero hasta los 50 mm LMD no se observa el aparato tentacular fijador ni la elongación en la punta de los brazos (Nesis, 1970, 1983; Wormuth *et al.*, 1992). En referencia a la presencia de fotóforos, Nigmatullin *et al.* (2001) mencionan que a longitudes

de 12-15 mm se desarrollan y desaparecen a los 120-140 mm aproximadamente; es decir en el momento en que el juvenil pasa al siguiente estadio de desarrollo, el cual es el sub-adulto. Recientemente han sido descritas más características morfológicas y morfométricas que sustentadas con técnicas moleculares, aportan nueva información y las cuales permitirán identificar correctamente las paralarvas de *Dosidicus gigas*, con respecto a las de otros miembros de la familia Ommastrephidae, morfológicamente parecidas y con distribuciones traslapadas como es el caso de *Sthenoteuthis oualaniensis* (Ramos-Castillejos *et al.*, 2010).

El estudio durante los estadios tempranos (larva y juvenil), de los organismos marinos es muy importante en la ecología aplicada sobre todo en lo referente a los aspectos fundamentales del análisis pesquero de las especies; sin embargo en calamares existe un conocimiento limitado de estas etapas (Laptikhovsky *et al.*, 1993; Gilly *et al.*, 2006a). Específicamente la edad y el crecimiento, son aspectos de suma relevancia en el análisis de la dinámica de poblaciones; los parámetros que se determinan a partir de estos análisis, sirven como base para describir y cuantificar otros aspectos básicos, como edad de primera madurez, mortalidad, reclutamiento, etc., información indispensable para sentar las bases en el manejo de un recurso explotado, asegurando su sustentabilidad (Morales-Nin, 1992).

La edad y el crecimiento en organismos adultos del calamar gigante, durante mucho tiempo se llevó a cabo mediante el análisis de sus frecuencia de tallas (Nesis, 1970, 1983; Ehrhardt *et al.*, 1982, 1986); sin embargo, las características propias de los cefalópodos y particularmente del calamar gigante, limitan la precisión de las estimaciones basadas en la estructura de tallas; dichas características son: tasas de crecimiento acelerado y muy

variable a nivel individual, estrategia reproductiva de desoves parciales y alta capacidad migratoria de estos organismos. Lo anterior ocasiona que en el análisis de progresión modal de tallas, se confundan diferentes cohortes, debido a su traslape (Arkhipkin, 1991; Caddy, 1991).

Recientemente se han realizado estudios apoyados en los estatolitos, que sugieren que el uso de las marcas en estas estructuras es un método apropiado para determinar la edad en los cefalópodos. Los estatolitos son un par de estructuras calcáreas, las cuales se encuentran dentro de los estatocistos, órganos sensoriales del equilibrio; están compuestos de carbonato de calcio (CaCO_3), en forma de cristales de aragonita y una matriz orgánica (5%), compuesta por aminoácidos (Arkhipkin y Pérez, 1998). Estas estructuras presentan marcas de crecimiento, las cuales se van depositando periódicamente, cada una de estas marcas o incrementos están formados por una banda oscura y otra clara, llamadas anillos (Rodhouse y Hatfield, 1990).

Los estatolitos presentan cuatro diferentes zonas de crecimiento; el núcleo a partir del cual se presume que el primer incremento aparece rodeándolo, representando el primer día de vida de la paralarva, a esta siguiente zona se le denomina postnuclear; es transparente a la luz transmitida y los incrementos se presentan de manera uniforme, corresponde a la fase de paralarva; la zona oscura se presenta rodeando a la zona postnuclear y representa la fase juvenil, tiene como características principales ser de color café a la luz reflejada y presentar los incrementos más anchos; además de ser la zona en la cual se presenta un crecimiento somático acelerado, la última zona es llamada periférica y

tiene como características ser translúcida apareciendo durante la fase adulta de los calamares (Arkhipkin y Pérez, 1998).

La periodicidad de las marcas o incrementos en los estatolitos de los calamares se ha comprobado que es diaria en varias especies de calamares (Boyle y Rodhouse, 2005) y los individuos de la familia Ommastrephidae no han sido la excepción, aunque Yatsu *et al.* (1999a), en sus experimentos de fertilización artificial no observaron incrementos de crecimiento en los estatolitos de paralarvas de calamar gigante. Para los fines de este trabajo, se asume una periodicidad diaria en la formación de las marcas de crecimiento en el calamar gigante, debido a que miembros de esta misma familia presentan esa periodicidad (Dawe *et al.*, 1985; Nakamura y Sakurai, 1991).

Bajo este marco de referencia se llevó a cabo un estudio para determinar la edad y el crecimiento, durante la etapa temprana del desarrollo del calamar gigante *Dosidicus gigas* del Golfo de California, que ampliará el entendimiento del desarrollo ontogénico de la especie.

2. ANTECEDENTES

Anterior al uso de las estructuras duras para determinar la edad y crecimiento en cefalópodos, la manera habitual de hacer estas estimaciones era mediante el uso de la progresión modal y específicamente en calamar gigante los trabajos que abordaron este tema son abundantes. Nesis (1970) menciona que existen tres grupos de talla bien diferenciados en las costas de América del Sur, puntualizó que los organismos de tallas entre 200 y 350 mm LMD tenían un año de edad, la edad de dos años la asignó para calamares de talla intermedia entre 300 y 500 mm LMD y a los organismos de talla superior a los 460 mm LMD, les asignó la edad de tres años. Para las costas mexicanas, Ehrhardt *et al.* (1982) propusieron la existencia de cuatro cohortes en el Golfo de California durante 1980, con una edad máxima estimada de un año; encontraron además que la tasa de crecimiento en estas cuatro cohortes es muy variable, cambiando desde los 25 mm año⁻¹ hasta los 110 mm año⁻¹; por lo tanto concluyeron que con base en el patrón de crecimiento encontrado, el calamar gigante de esta zona, no vive más de dos años. Hernández-Herrera *et al.* (1998) encontraron, con base en la distribución de frecuencia de tallas del periodo de noviembre de 1995 a noviembre de 1996, que la captura de calamar gigante desembarcada en el puerto de Guaymas, Sonora, se obtuvo por la explotación de una sola cohorte y estimaron que ésta se reclutó a los seis meses de edad, así mismo calcularon una longitud máxima de 870 mm LMD, la cual fue el parámetro utilizado en la ecuación de von Bertalanffy para determinar la edad máxima de dos años.

Sin embargo, se argumentó que utilizar la distribución de tallas para estudios de edad y crecimiento provocaba subestimaciones en las tasas de crecimiento; además de que

el posible traslape de cohortes debido a su rápido crecimiento y estrategia reproductiva, hacía que las estructuras de tallas fueran imprecisas; esto propició que los resultados basados en estos análisis fueran criticados, calificando el método como inapropiado para los cefalópodos (Arkhipkin, 1991; Caddy, 1991; Jackson *et al.*, 2000). Fue por esta razón y debido a que se encontró que el uso de las partes duras, especialmente del estatolito, generaba estimaciones confiables de edad en cefalópodos, que se hizo común la utilización de las marcas presentes en estas estructuras calcáreas para describir el crecimiento.

Por primera vez, Clarke (1966) describió los anillos concéntricos en los estatolitos de calamares oceánicos, pero es Kristensen (1980) quien realizó un estudio en *Gonatus fabricii* y sugirió con base en sus resultados, que la formación de los anillos de crecimiento en los estatolitos podría ser de carácter diario; además mencionaba que el uso de los estatolitos sería de gran utilidad para trabajos posteriores en otros calamares, pero que la periodicidad en su caso debía ser confirmada por medio de experimentos con organismos de edad conocida. En años posteriores se validó mediante fertilización artificial o experimentos químicos (marcado con tetraciclina), que los incrementos encontrados en los estatolitos del calamar *Illex illecebrosus* y *Todarodes pacificus*, especies pertenecientes a la familia Ommastrephidae, equivalían a un día de vida del animal (Dawe *et al.*, 1985; Nakamura y Sakurai, 1991).

Uno de los primeros trabajos en utilizar los estatolitos para describir la edad y crecimiento del calamar gigante fue realizado por Arkhipkin y Murzov (1986), analizando 113 ejemplares capturados frente a las costas de Perú; la edad calculada a partir del conteo de incrementos fue de 28 a 32 días para calamares de 9-10 mm LMD, de 203 a 259 días

para hembras de 260-490 mm LMD y de 224 a 238 días de vida para machos de 380-420 mm LMD.

Actualmente, varios son los estudios de edad y crecimiento en adultos de calamar gigante que han sido desarrollados mediante el análisis de los estatolitos, asumiendo una periodicidad diaria. De manera más reciente, Argüelles *et al.* (2001) analizaron la edad, el crecimiento y la estructura poblacional de *D. gigas* en aguas peruanas, encontrando dos grupos de talla; individuos pequeños (<490 mm LMD) e individuos grandes (>520 mm LMD). Asumiendo que un incremento equivalía a un día de vida, estimaron que para el primer grupo, la edad máxima encontrada fue de 412 y 474 días para machos y hembras respectivamente, para los organismos del grupo de talla grande la edad estimada fue de 354 días para machos y 344 días para hembras. Para costas mexicanas, Markaida *et al.* (2004) realizaron un estudio en calamares del Golfo de California durante 1995-1996 y estimaron una edad máxima de 442 días en hembras y 372 días en machos; el modelo logístico integral presentó el mejor ajuste para el crecimiento en talla y peso a una edad dada, encontrando además diferencias significativas entre sexos.

Filauri (2005) abordó el estudio en la estructura poblacional del calamar gigante en la parte central del Golfo de California en el periodo de tiempo del 2000-2002, asumiendo igualmente una periodicidad diaria de los incrementos de crecimiento en los estatolitos, la edad máxima determinada para machos fue de 385 días y de 450 días para hembras. El modelo de crecimiento que presentó un mejor ajuste fue el logístico integral y la tasa diaria de crecimiento fue similar para ambos sexos, de 2 mm LMD día⁻¹.

El trabajo más reciente en el que se analizó la edad y el crecimiento del calamar gigante en la parte occidental de la península de Baja California, es el de Mejía-Rebollo *et al.* (2008), en el cual la edad máxima determinada fue de 391 y 433 días para machos y hembras, respectivamente. En este trabajo el modelo que mejor describió el crecimiento del calamar gigante también fue el logístico integral; además se encontró que la tasa diaria de crecimiento fue de 2.09 mm día⁻¹ en hembras y de 2.1 mm día⁻¹ en machos.

En referencia a los estudios de edad y crecimiento en estadios tempranos de desarrollo en cefalópodos, son pocos los trabajos realizados. Laptikhovsky *et al.* (1993) determinaron para paralarvas de *Sthenoteuthis pteropus* en el Atlántico Oriental una edad de 14 días para un organismo de 3.8 mm LMD y de 38 días para un individuo de 9.5 mm LMD; estimando además una tasa diaria de crecimiento (TDC) de 0.1 a 0.3 mm día⁻¹ a edades de 5 a 25 días, después de este periodo (35-40 días) la TDC disminuyó a 0.22 mm día⁻¹. Arkhipkin *et al.* (1998) describieron el crecimiento del calamar *Ornithoteuthis antillarum*, al organismo más joven catalogado como paralarva se le determinó una edad de 10 días con 1.8 mm LMD; siendo el modelo logístico el que mejor ajuste mostró para describir el crecimiento en longitud y peso de esta especie.

3. JUSTIFICACIÓN

El conocimiento biológico que se tiene sobre las fases tempranas del calamar gigante es limitado y los estudios enfocados en la edad y crecimiento se han llevado a cabo primordialmente en adultos, dejando importantes huecos de información biológica básica para la especie. Es conocido, que los calamares presentan diferencias en la tasa de crecimiento durante las fases de desarrollo y determinar con precisión la edad conlleva a estimar certeramente las tasas de crecimiento y por ende, de la duración de las etapas ontogenéticas de los organismos; estas dos características influyen de manera directa en el manejo de una pesquería a través del conocimiento de la mortalidad y reclutamiento. La ausencia de esta información biológica en las paralarvas y juveniles, podría significar tener importantes sesgos en la adecuada interpretación de la biología de la especie, los cuales a su vez, pueden tener repercusiones negativas sobre el manejo del recurso, principalmente en la estimación de edad de primera madurez y de primera captura.

Por esta razón se estimó la edad y se describió el patrón de crecimiento en los estadios tempranos de desarrollo del calamar gigante del Golfo de California, mediante el uso de las marcas diarias de crecimiento presentes en el estatolito.

4. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar la edad y describir el patrón de crecimiento individual de los estadios tempranos del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

OBJETIVOS PARTICULARES

Determinar la edad de los estadios tempranos del calamar gigante *Dosidicus gigas*, utilizando los incrementos de crecimiento presentes en los estatolitos.

Identificar el tipo de crecimiento de los estadios tempranos del calamar gigante *Dosidicus gigas*, analizando la relación LMD-PT.

Describir el crecimiento de los estadios tempranos del calamar gigante *Dosidicus gigas*, analizando la talla (LMD) a la edad.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California se localiza entre la Península de Baja California y la parte continental del noroeste de México, es considerado un mar marginal, reconocido como un área importante para estudios oceanográficos y debido a su alta productividad biológica le confiere ser la zona de pesca más importante de México. La costa oriental del Golfo de California correspondiente a los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit, presenta una plataforma continental ancha y con numerosas lagunas costeras, formadas como consecuencia del gran número de ríos que desembocan en esta zona; por el contrario en la costa de la península de Baja California la plataforma es más estrecha y por el hecho de presentar un clima semidesértico, carece casi en su totalidad de aportes de agua dulce (Lluch-Cota *et al.*, 2007; Álvarez-Borrego, 2010).

Se divide en dos zonas principales: la zona del Alto Golfo que se caracteriza por ser somera con profundidades de hasta 200 m y la zona del Bajo Golfo, que presenta una serie de cuencas en las que la profundidad aumenta progresivamente hacia el sur, hasta probablemente más de 3000 m en el área de la boca del Golfo de California (Álvarez-Borrego, 2010; Ledesma-Vázquez y Carreño, 2010).

En la zona central del Golfo de California entre los 27° y 29° N, se localiza la cuenca de Guaymas que cuenta con una profundidad máxima de 2000 m y una extensión superficial de 160 km; está dividida por el corredor Guaymas-Santa Rosalía. En esta cuenca ocurren intercambios de agua por el norte, proveniente del Alto Golfo, el cual es somero y

por el sur proveniente del Océano Pacífico; lo cual le ha conferido ser una zona observada y monitoreada constantemente (Marione y Ripa, 1988).

En esta parte central del Golfo de California el patrón de vientos es de naturaleza monzónica (Bray y Robles, 1991); este tipo de clima es controlado por un centro de alta presión del Pacífico Norte, asociado a bajas presiones continentales (Badan-Dangon *et al.*, 1991). La zona Oriental del Golfo de California presenta surgencias en invierno (Bray y Robles, 1991), debido al desarrollo de un sistema de baja presión en Sonora, el cual genera vientos que soplan del Noroeste y que provocan el transporte de agua superficial hacia fuera del Golfo (Fig. 2A); durante el verano el centro de alta presión del Pacífico Norte migra hacia el norte, provocando que el viento fluya desde el sureste (Badan-Dangon *et al.*, 1991) y permitiendo la entrada al Golfo, de agua superficial del Pacífico ecuatorial (Fig. 2B), provocando surgencias en la parte Occidental del Golfo. Las surgencias de la costa oriental son más intensas provocando fuertes efectos sobre las comunidades de fitoplancton, a diferencia de las débiles surgencias que ocurren en la costa de la Península de Baja California (Álvarez-Borrego, 2010) y que posiblemente se asocien, a que en la costa occidental del Golfo, el viento y las corrientes marinas fluyen hacia el lado continental (Lluch-Cota, 2000).

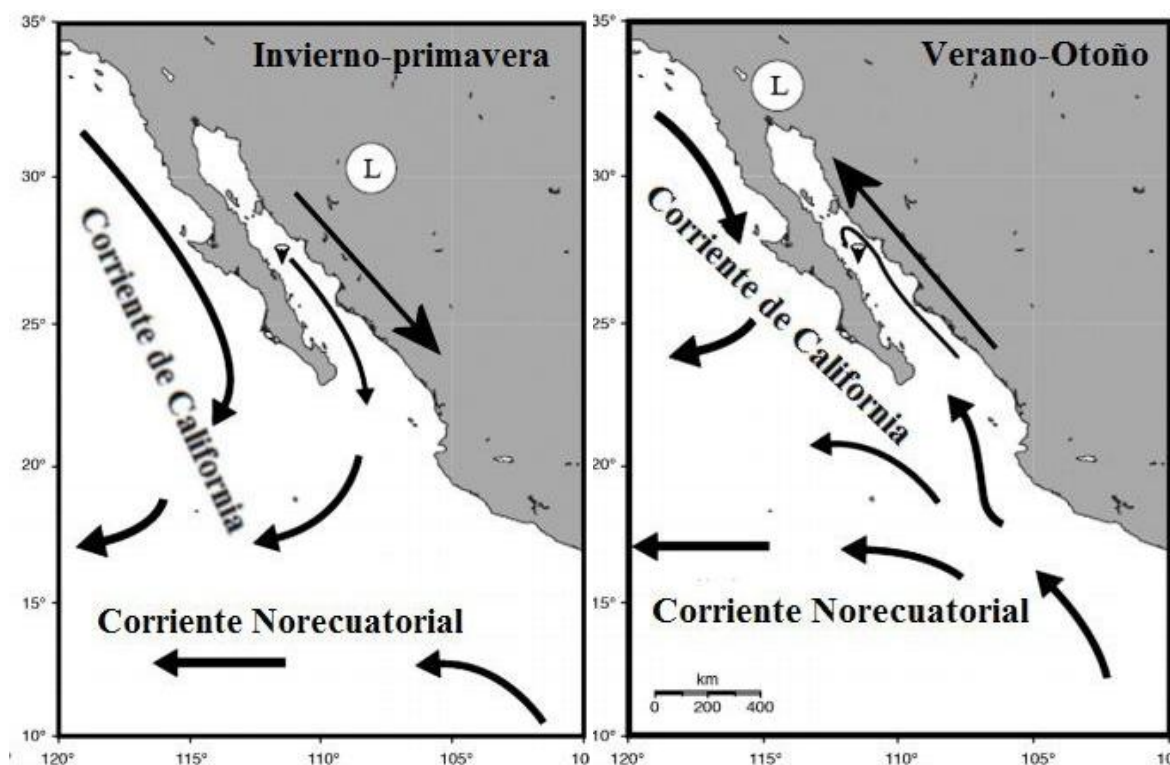


Figura 2. Mapa del Golfo de California, el triángulo en la parte central señala la localización de la cuenca de Guaymas. A) Dirección del viento y de las corrientes oceánicas, durante invierno, B) Dirección del viento y de las corrientes oceánicas, durante verano (Tomado de Wejnert *et al.*, 2010).

5.2 MUESTRAS BIOLÓGICAS

Los estadios tempranos del calamar gigante se recolectaron en las Cuencas de Guaymas y del Carmen (Fig. 3), localizadas en la parte central del Golfo de California, durante junio de 2006 y junio de 2007, a bordo del R/V New Horizon propiedad del Scripps Institution of Oceanography. Se obtuvieron un total de 18 paralarvas provenientes de lances oblicuos usando una red Bongo de 500 μ y 102 juveniles recolectados en superficie con una red de cuchara. Todos los organismos se fijaron y preservaron en alcohol al 95%.

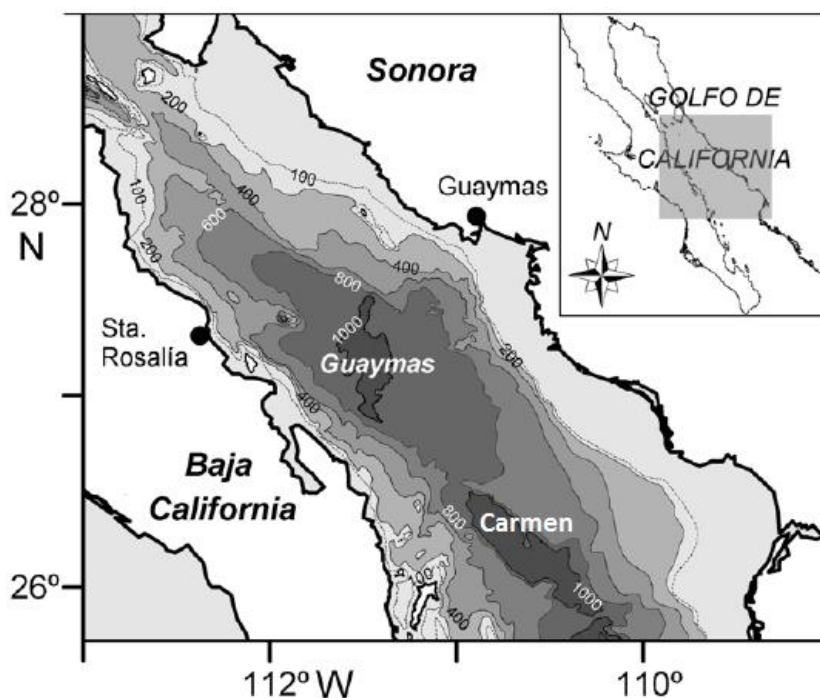


Figura 3. Región central del Golfo de California, se muestran las zonas de recolección de paralarvas y juveniles (Cuencas de Guaymas y del Carmen) (Tomado de Bazzino, 2008).

5.3 METODOLOGÍA EN LABORATORIO

Biometría

Con la ayuda de estereoscopio ZEISS Stemi DV4 y un vernier digital marca Mitutoyo (precisión ± 0.01 mm), a cada uno de los organismos se les tomaron diferentes medidas propuestas tanto por Ramos-Castillejos *et al.* (2010), así como por Roper y Voss (1983), las cuales se ilustran en la figura 4 y 5, una vez registradas se procedió a la extracción de los estatolitos. La extracción, pulido y montaje de los estatolitos se llevó a cabo de acuerdo a la metodología propuesta por Arkhipkin (en Dawe y Natsukari, 1991).

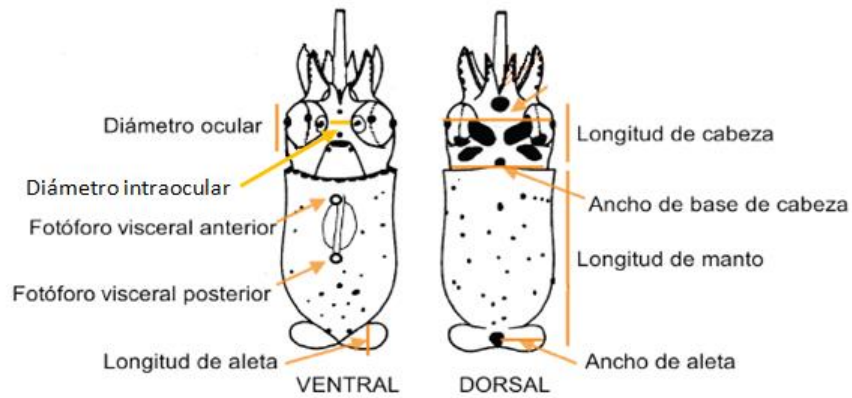


Figura 4. Morfometría registrada para paralarvas de *Dosidicus gigas* (Tomado de Ramos-Castillejos *et al.*, 2010).

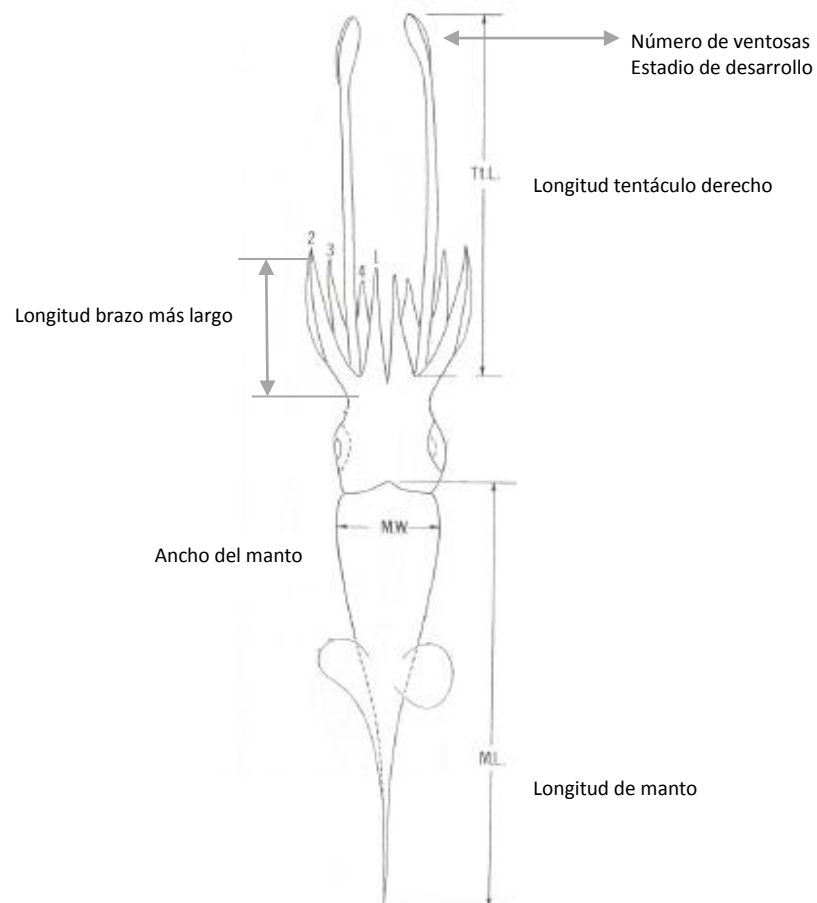


Figura 5. Morfometría registrada para juveniles de *Dosidicus gigas* (Tomado de Roper y Voss, 1983).

Extracción de estatolitos

Con un bisturí se cortó por la parte de atrás del sifón en un ángulo de 90°, esto con la finalidad de dejar al descubierto las cámaras de los estatocistos y visualizar el estatolito; con unas pinzas para disección se extrajeron los estatolitos y se guardaron en viales con alcohol (95%) para su posterior montaje, pulido y lectura. Para las paralarvas no fue necesario hacer el corte, debido a que son especímenes muy frágiles, únicamente se separó la cabeza del manto y las cámaras con las estructuras quedaron expuestas.

Montaje, lijado y pulido de estatolitos

El montaje del estatolito se realizó sobre un portaobjeto previamente etiquetado, sobre éste se colocó un fragmento muy pequeño de cristal bond y se dejó calentar encima de una plancha hasta que la resina se derritiera para posteriormente colocar el estatolito, cuidando que el domo dorsal del estatolito estuviera orientado hacia el borde del portaobjetos y que además no hubiera la presencia de burbujas; ya que estas dificultan la observación de los incrementos de crecimiento. Para el proceso de lijado y pulido las muestras de organismos juveniles se lijaron solo por un lado y para las paralarvas no fue necesario llevar a cabo esta parte del proceso, solo se pulieron por un lado para finalizar el proceso y con la finalidad de hacer evidentes los anillos, para que de esta manera se facilitará la lectura de las muestras.

Análisis digital de los estatolitos

Para obtener la longitud del estatolito (LE), primeramente se obtuvieron las imágenes digitales de cada estructura con una cámara digital CoolSNAP-Proo montada en

el microscopio, todas con un aumento de 10x; posteriormente se utilizó el programa computacional Image Pro Plus versión 4.5 para registrar la LE. Debido a que la parte del rostrum y ala de los estatolitos en paralarvas aún no están completamente desarrolladas y a que en juveniles son muy frágiles y al momento de manipular el estatolito durante la extracción la mayoría se rompieron, se decidió que la LE se tomará desde el extremo del domo dorsal hasta el extremo del domo lateral (Fig. 6), justo donde empieza a desarrollarse el rostrum; esto con la finalidad de estandarizar la medida y no resultará en estimaciones erróneas.

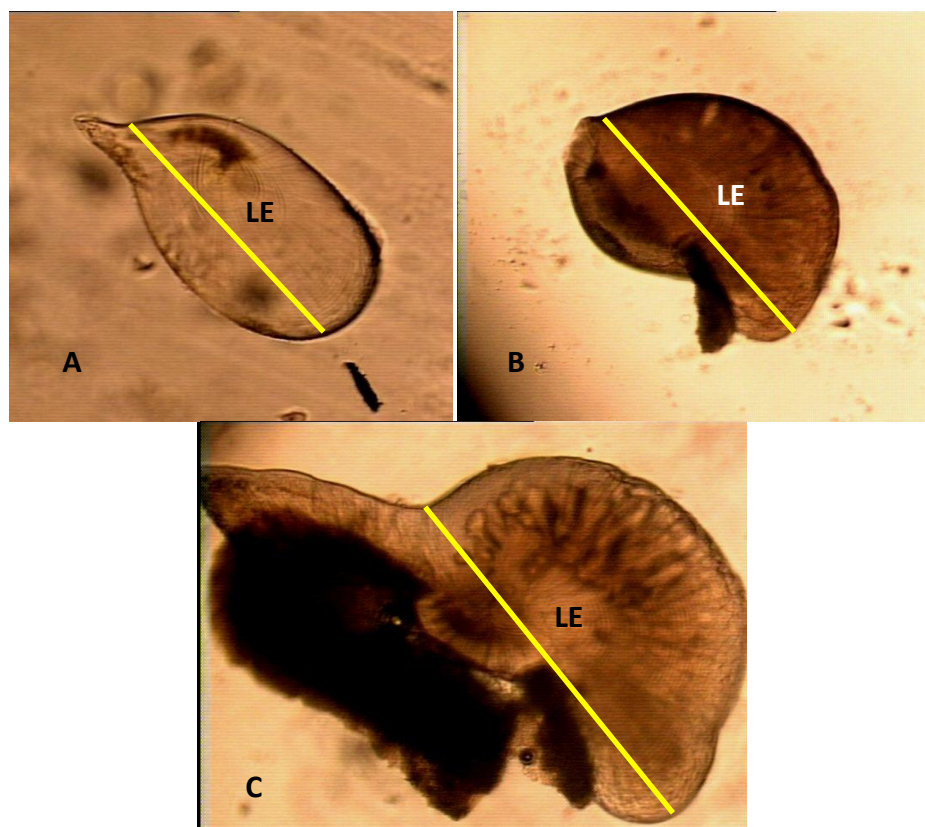


Figura 6. Longitud del estatolito (LE), A) estatolito de paralarva, B) estatolito de juvenil roto y C) juvenil con rostro desarrollado.

Lectura de incrementos de crecimiento

La lectura de las marcas de crecimiento en los estatolitos se realizó por dos lectores, de forma separada mediante el uso de un microscopio óptico de luz transmitida a 400 aumentos (40x). Para reducir al mínimo el error entre ambos lectores, previamente se contaron los incrementos de varios estatolitos elegidos al azar hasta que la diferencia entre ambos fuera igual o menor al 10% (Yatsu *et al.*, 1997); una vez alcanzado este límite se procedió a la lectura del total de la muestra. El conteo de los incrementos se llevó a cabo desde el núcleo hasta el borde del domo dorsal (Fig. 7).

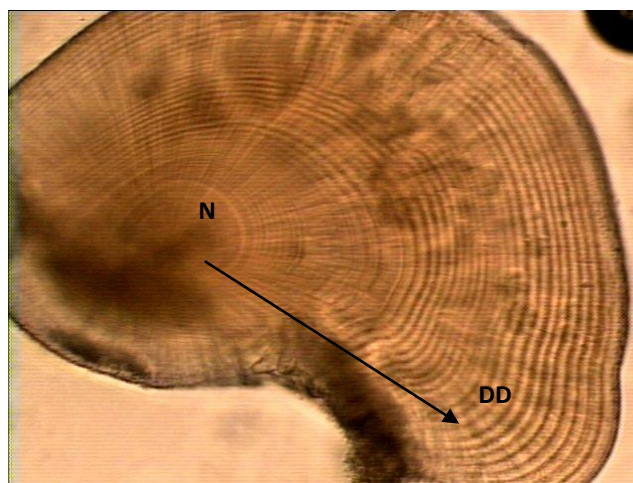


Figura 7. Dirección de lectura de incrementos, desde el núcleo (N) hacia el domo dorsal (DD). Estatolito de juvenil de 35.81 mm LMD.

5.4 ANÁLISIS DE DATOS

Relación longitud de manto dorsal-peso total (LMD-PT)

Para describir la estructura de tallas encontrada en estadios tempranos de *D. gigas*, los datos de longitud de manto dorsal (LMD) de los periodos 2006 y 2007 de paralarvas y

juveniles se agruparon en intervalos de 2 mm. Con los datos de peso total (PT) correspondientes a los intervalos de talla y para conocer el tipo de crecimiento se ajustó la ecuación 1. Posteriormente para evaluar la alometría del crecimiento de paralarvas y juveniles de calamar gigante del Golfo de California se aplicó una prueba t de student para pendientes (b); en la cual un valor estadístico de $b=3$ corresponde a un crecimiento isométrico y $b \neq 3$ a un crecimiento alométrico.

$$PT = a * LMD^b, \quad (1)$$

Donde, *PT* es el peso total (gr), *LMD* es la longitud de manto dorsal (mm), *a* es el intercepto en peso inicial ($t=0$) y *b* el coeficiente de alometría.

Relación longitud de manto dorsal-longitud del estatolito (LMD-LE)

Antes de realizar el análisis de los incrementos del estatolito, primeramente se evaluó la proporcionalidad de la relación crecimiento corporal-crecimiento estatolito, mediante una relación lineal usando la LMD y la longitud del estatolito (LE); esto con la finalidad de confirmar que el estatolito, es una estructura útil para describir la edad y el crecimiento de las paralarvas y juveniles de calamar gigante *D. gigas*.

Precisión de lecturas entre lectores

Finalmente, para evaluar la precisión en las lecturas de edad entre los lectores independientes se aplicó una prueba llamada, Índice del porcentaje promedio de error, propuesta por Beamish y Fournier (1981) y denominado IAPE por sus siglas en ingles y que se expresa en la ecuación 2.

$$I A P E = \frac{100}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right], \quad (2)$$

Donde, N es el tamaño de la muestra, R es el número de veces que se leyó la muestra, X_{ij} es la i -ésima determinación de edad del j -ésimo organismo, X_j es la edad promedio calculada para el j -ésimo organismo.

Así mismo se evaluó la reproducibilidad del procedimiento entre lectores mediante el Coeficiente de Variación (CV). Esta estimación fue propuesta por Chang (1982) y produce valores similares que el IAPE; aunque el CV con mayor precisión estadísticamente y que se expresa por:

$$C V = \frac{100}{N} \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}{X_j}}, \quad (3)$$

Donde, N es el tamaño de la muestra, R es el número de veces que se leyó la muestra, X_{ij} es la i -ésima determinación de edad del j -ésimo organismo, X_j es la edad promedio calculada para el j -ésimo organismo.

5.5 EDAD

La edad se estimó a partir del conteo de los anillos de crecimiento en la microestructura del estatolito, asumiendo que cada incremento corresponde a un día de vida del animal (Arkhipkin, 1989). El número de incrementos totales se tomó con base en la media de las dos observaciones (lector 1 y 2); esto únicamente si la diferencia entre ambos conteos no excedía de una desviación mayor al 5% (Arkhipkin, 1996), cuando el conteo fue

superior a esta desviación, se hizo un recuento de forma aleatoria para evitar el sesgo en los resultados, si después de este segundo conteo la diferencia persistía, el estatolito se rechazaba.

5.6 ESTIMACIÓN DEL PATRÓN DE CRECIMIENTO

Para la elección de las funciones de crecimiento individual, se hizo una búsqueda minuciosa de modelos cuyo principio inicial no mostrará un crecimiento asintótico, esto porque se analizaron las primeras etapas del desarrollo del calamar gigante, las cuales suponen un crecimiento de tipo exponencial. Bajo esta premisa se seleccionaron tres modelos: a) el modelo Exponencial (Karkach, 2006) b) un modelo de tipo generalizado: Schnute (Schnute, 1981) y c) el modelo de crecimiento indeterminado (Tanaka, 1982); estos se ajustaron a los datos de edad en días y a la LMD.

Modelo exponencial

El modelo de crecimiento exponencial es una función de dos parámetros no asintótico, cuya forma diferencial se presenta en la ecuación 4 (Karkach, 2006).

$$Y(t) = y_0 * e^{bt}, \quad (4)$$

Donde, $Y(t)$ es la talla (LMD mm) a la edad t (días), y_0 es la talla inicial a la edad cero, b la tasa de crecimiento y t la edad observada para cada muestra.

Modelo generalizado de Schnute

El modelo generalizado de Schnute (Schnute, 1981), es una función muy flexible que de acuerdo al caso contiene como máximo cuatro parámetros, involucra otros modelos

de crecimiento individual como casos especiales, la ventaja de este modelo radica en poder estimar los parámetros aún cuando no se cuente con los datos de organismos muy jóvenes o muy viejos; a la vez las propiedades paramétricas del modelo permiten seleccionar el mejor modelo matemático para el set de datos dado y dependerá únicamente de si los parámetros a y b , son iguales o no a cero. La parametrización del modelo seleccionado se muestra en la ecuación 5, la cual denota que el valor del parámetro $b \neq 0$ y del parámetro $a = 0$; lo cual sugiere una curva de tipo no asintótico:

$$Y(t) = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{t - T_1}{T_2 - T_1} \right]^{1/b}, \quad (5)$$

Donde, $Y(t)$ es la talla (LMD mm) a la edad t (días), y_1^b es la longitud del organismo más joven, y_2^b la longitud del organismo más viejo, t la edad observada para cada muestra, T_1 y T_2 la edad del organismo más joven y viejo respectivamente y finalmente el parámetro adimensional b , el cual asocia a la relación entre la talla en la cual termina el crecimiento acelerado y la talla límite. Este modelo es de amplia interpretación biológica y los parámetros son estables.

Modelo de crecimiento indeterminado de Tanaka

El modelo de Tanaka (Tanaka, 1982), no asume una fase de crecimiento asintótico, por el contrario se basa en un crecimiento de tipo indeterminado. Este es un modelo de cuatro parámetros que muestra un periodo de lento crecimiento y otro de tipo exponencial para finalizar con un periodo de aumento lento pero indefinido; la ecuación 6 muestra la forma parametrizada de dicho modelo.

$$Y(t) = \frac{1}{\sqrt{f}} \ln \left| 2f(t - c) + 2\sqrt{f^2(t - c)^2 + fa} \right| + d, \quad (6)$$

Donde, $Y(t)$ es la talla (LMD mm) a la edad t (días), f es la variabilidad de la tasa de crecimiento, c la edad en la que la tasa de crecimiento es máxima, a tiene unidades de $\frac{1}{\sqrt{a}}$ y es la medida de la máxima tasa de crecimiento, d es el parámetro adimensional asociado con la pendiente de la curva crecimiento y t la edad observada para cada muestra.

Para la estimación de los parámetros de cada uno de los modelos de crecimiento, se realizaron iteraciones mediante el algoritmo de Newton; asumiendo una distribución log-normal de los residuos, a partir de la minimización de la función objetivo, la cual fue obtenida de la suma del logaritmo natural negativo de verosimilitud ($-\ln L$) estimado con la ecuación 7 (Hilborn y Mangel, 1997).

$$-\ln L(\theta | \text{datos}) = \sum_t \left[\ln(\sigma_v) + 0.5 \ln(2\pi) + \left(\frac{\ln Y(t_{est}) - \ln Y(t)^2}{2\sigma_v^2} \right) \right], \quad (7)$$

Donde, θ son los parámetros según el modelo estimado, t es la edad observada para cada muestra, $Y(t_{est})$ es la talla estimada por el modelo y $Y(t)$ es la talla observada.

Para el cálculo de la desviación estándar (σ) la ecuación que se utilizó fue la siguiente (Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2005):

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n \ln Y(t_{est}) - \ln Y(t)^2}, \quad (8)$$

Donde, n es el número de edades observadas en las muestras de estatolitos de paralarvas y juveniles.

Intervalos de confianza

Se construyeron intervalos de confianza mediante los perfiles de verosimilitud, para todos los θ parámetros estimados de los modelos de crecimiento seleccionados (Hilborn y Mangel, 1997); los cuales a su vez se basaron en una distribución X^2 con $n=1$ grados de libertad ($p>0.05$) (Zar, 1999) la expresión fue la siguiente.

$$2[L(Y|\theta) - L(Y|\theta_{est})] < X_{1,1-\alpha}^2 \quad (9)$$

Donde, $L(Y|\theta_{est})$ es el natural negativo de verosimilitud del valor más probable de θ y $X_{1,1-\alpha}^2$ son los valores de la distribución X^2 con 1 grado de libertad ($p>0.05$). De esta manera los intervalos de confianza para los θ parámetros de los modelos, serán todos los valores del parámetro θ que bajo la distribución X^2 con 1 grado de libertad y a un 95% de confianza sean menores a 3.84 (Haddon, 2001).

5.7 SELECCIÓN DEL MODELO DE CRECIMIENTO

El criterio para seleccionar el mejor modelo que describe la relación talla-edad, se basó en la teoría de la información, éste se conoce como: Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en ingles); el cual se basa en la distancia Kullback-Leibler que mide la aproximación del modelo calculado con la realidad. Este enfoque jerarquiza los modelos basado en el valor de AIC; por lo que se compara este número entre los modelos candidatos y aquel que resulte con el valor más bajo será el de mejor ajuste; la premisa más

importante del método de AIC, es penalizar la cantidad de parámetros de cada uno de los modelos basándose en el principio de parsimonia. La ecuación para obtener el valor de AIC se muestra en la ecuación 10.

$$AIC = (2 * -\ln L) + (2 * \theta), \quad (10)$$

Donde, $-\ln L$ es el natural negativo de verosimilitud estimado en la ecuación (7) y θ es el número de parámetros estimados en cada modelo de crecimiento.

Para conocer el soporte estadístico que tienen los modelos candidatos, que no fueron considerados como el “mejor”, se estimaron las diferencias de Akaike (Δ_i); las cuales de acuerdo con Burnham y Anderson (2002), $\Delta_i > 10$ son modelos sin apoyo estadístico, que no deben ser tomados en cuenta; $\Delta_i < 2$ tienen un alto sostén como funciones alternativas y modelos con $4 < \Delta_i < 7$ pueden ser tomados en cuenta con menos soporte que el anterior; la ecuación para obtener estas diferencias se muestra como:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}, \quad (11)$$

Donde, AIC_{min} es el modelo candidato con el valor más bajo de AIC y AIC_i son los otros modelos candidatos ($i=2$).

Finalmente, para cuantificar la evidencia a favor que tiene el modelo seleccionado como el mejor, sobre los otros modelos candidatos, se estimaron las ponderaciones de Akaike (W_i); cuya ecuación se muestra como:

$$W_i = (\exp(0.05\Delta_i)) / \left(\sum_{k=1}^3 \exp(0.05\Delta_k) \right), \quad (12)$$

5.8 TASA DE CRECIMIENTO

Para el cálculo de la tasa diaria de crecimiento (TDC) (Ricker, 1958), se utilizaron los valores de la LMD, agrupada por intervalos de 5 días, calculada por el modelo seleccionado como el mejor con base en el valor de AIC; la ecuación se muestra como:

$$TDC = \frac{LMD_2 - LMD_1}{t_2 - t_1} \quad (13)$$

Donde, LMD_2 es la longitud de manto dorsal al final de cada intervalo de edad, LMD_1 es la longitud de manto dorsal al inicio de cada intervalo de edad y $t_2 - t_1$ es el intervalo de edad de 5 días.

6. RESULTADOS

6.1 ANÁLISIS DE DATOS

Relación longitud de manto dorsal-peso total (LMD-PT)

Se analizó la estructura de tallas de 120 organismos de calamar gigante *Dosidicus gigas*, 102 juveniles y 18 paralarvas, en el que el intervalo de tallas fue de 2.8 a 67.8 mm de longitud de manto dorsal (LMD) (Fig. 8); de manera general se distingue una moda de 24 a 26 mm LMD.

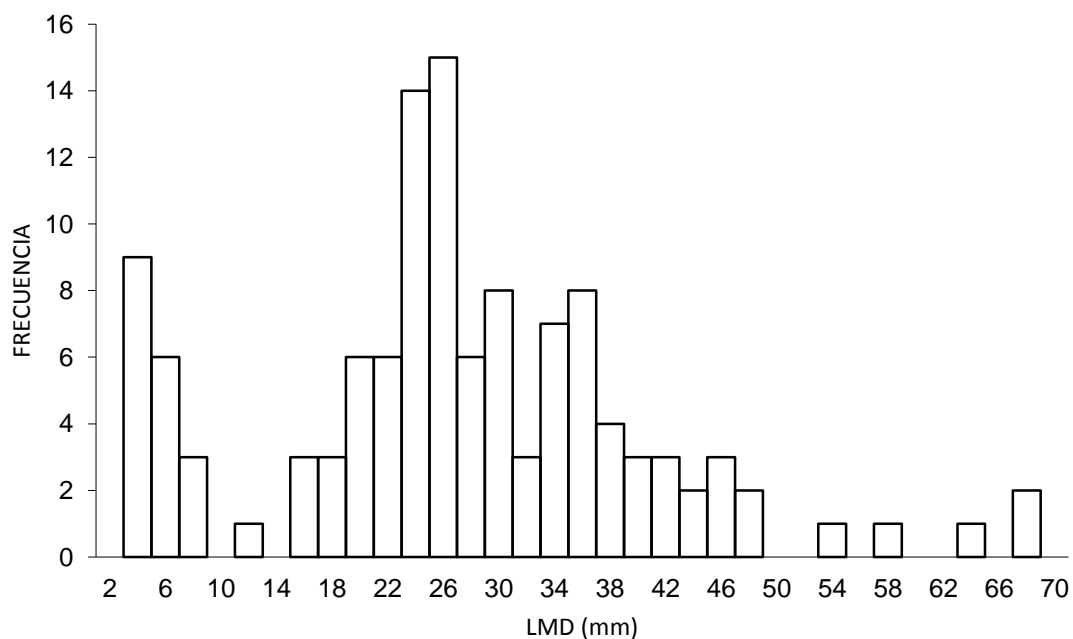


Figura 8. Distribución de frecuencias de talla de paralarvas y juveniles del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

Para el análisis de la relación LMD-PT se utilizaron 101 organismos, todos en estadio juvenil (Fig. 9). El intervalo de peso total varió de 0.1 a 7.2 g. Para ambos años 2006-2007, los resultados mostraron un valor alto de $R^2 = 0.97$, lo cual confirma que ambas variables están estrechamente relacionadas. Al evaluar el coeficiente de alometría por medio de una prueba t de Student, para determinar el tipo de crecimiento, los resultados mostraron que el valor obtenido de 2.41, fue estadísticamente diferente del valor teórico de 3 ($P < 0.05$); por lo que el crecimiento de los estadios tempranos de calamar gigante de la parte central del Golfo de California durante los años de muestreo, fue de tipo alométrico negativo.

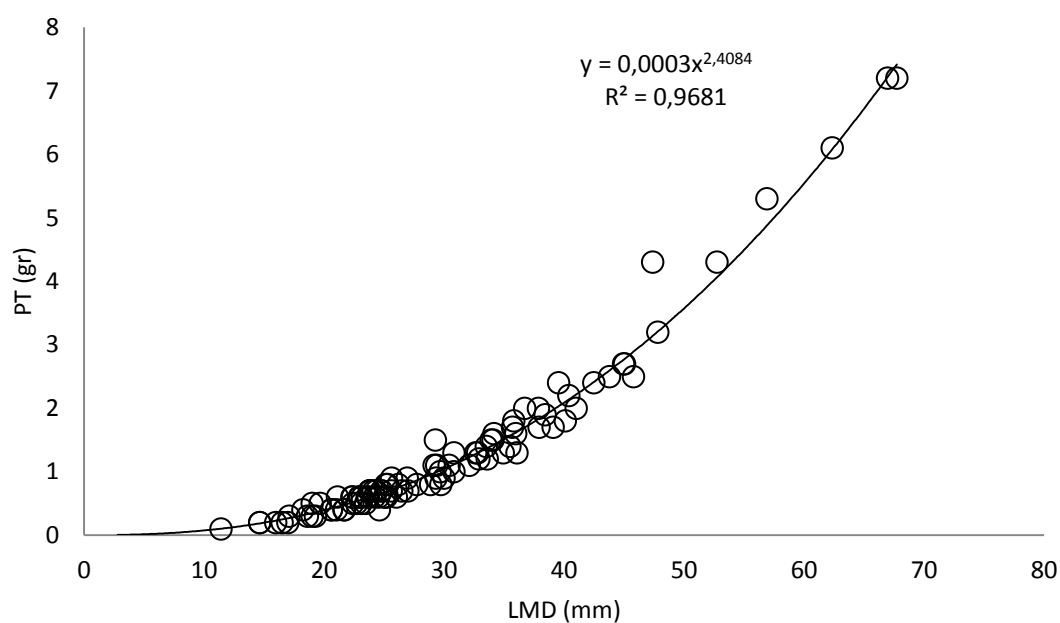


Figura 9. Relación Peso-Talla de juveniles del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

Relación longitud de manto dorsal-longitud del estatolito (LMD-LE)

Se midió la longitud del estatolito desde la parte del domo dorsal hasta la zona donde inicia el rostro (LMD-LE); la comparación se realizó en 102 individuos, 9 paralarvas y 93 juveniles; la longitud del estatolito varió entre 0.09 para una paralarva de 4.1 mm LMD hasta 0.63 perteneciente a un juvenil de 67.8 mm LMD (Fig. 10). Los resultados mostraron que hay una alta correlación entre ambas variables, con un valor de R^2 de 0.85; esto nos indica que existe una proporcionalidad entre el crecimiento somático y el crecimiento del estatolito, durante las etapas de paralarva y juvenil del calamar gigante.

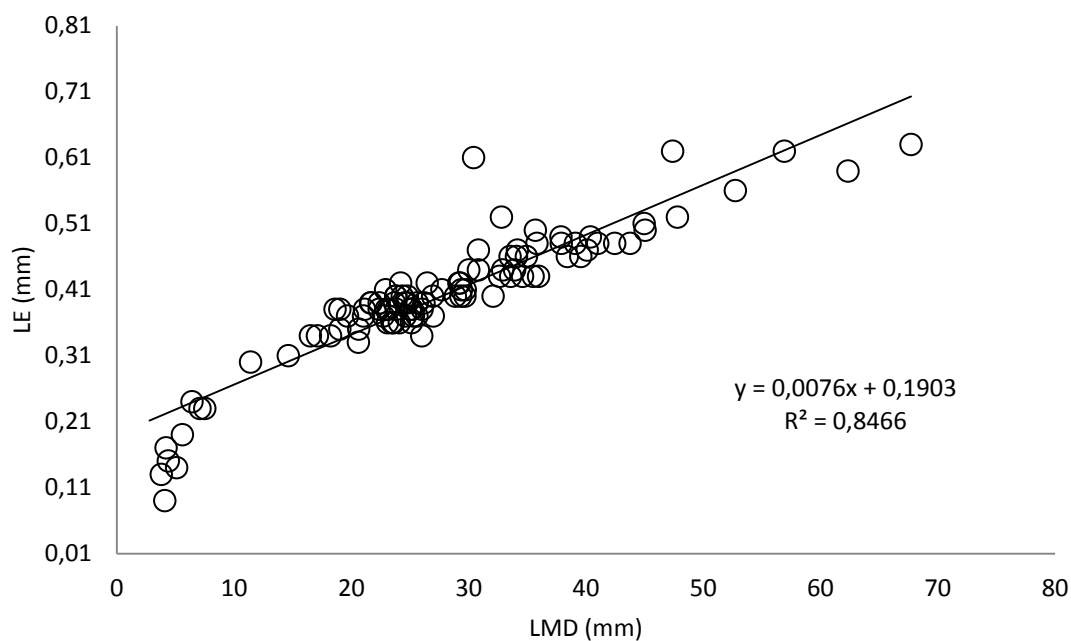


Figura 10. Relación Talla-Longitud estatolito de paralarvas y juveniles del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

Precisión de lecturas entre lectores

El Índice del porcentaje promedio de error (IAPE) y el coeficiente de variación (CV), indicaron que el conteo de los incrementos por ambos lectores tuvo una precisión muy alta con 2.03% y 2.87%, respectivamente sugiriendo que el promedio de ambos lectores del número de marcas de crecimiento de todos los estatolitos podía ser usado, para determinar la edad de los estadios tempranos de calamar gigante.

6.2 EDAD

A 116 organismos se les extrajeron ambos estatolitos, dando un total de 232 estructuras; cabe mencionar que en estudios anteriores se ha evaluado el uso del estatolito derecho e izquierdo y se ha comprobado que no presentan diferencias significativas en el número de incrementos (Mejía-Rebollo *et al.*, 2008); por lo que en el presente estudio se utilizaron indistintamente. Durante el montaje de las muestras, los estatolitos de 108 individuos se colocaron correctamente; para cada organismo se lijó y pulió un solo estatolito, dejando el otro de reserva. Posterior a la preparación de las muestras se procedió a la lectura de los incrementos; lo cual fue posible para un total de 105 estatolitos pertenecientes a 12 paralarvas y 93 juveniles.

Posterior al conteo de los incrementos de todos los estatolitos y con base en el promedio de los conteos por ambos lectores, los resultados mostraron, que bajo la hipótesis de que un incremento corresponde a un día de vida, la edad varió en un intervalo desde 1 hasta 59 días, correspondiendo a una paralarva de 3.4 mm LMD y un juvenil de 34.9 mm LMD, respectivamente.

6.3 ESTIMACIÓN DEL PATRÓN DE CRECIMIENTO

De acuerdo con los resultados obtenidos a partir del ajuste de cada modelo de crecimiento a los datos de Edad-LMD, se muestra que en los tres casos la curva es similar, observándose un crecimiento lento durante los primeros días de vida de los organismos, precedido de una fase de crecimiento muy acelerado. La principal diferencia entre las curvas, se presentó en la talla inicial estimada, ya que para el caso del crecimiento exponencial (Fig. 11), se observa una $t=0$ estimada de 1.48 mm LMD, a diferencia de las otras curvas de crecimiento (Fig. 12 y Fig. 13), que por el contrario estimaron un valor superior para $t=0$ de 9.96 mm LMD para el modelo de Schnute y de 9.99 mm LMD para el modelo de Tanaka. En la tabla I se presentan los valores de los parámetros de los modelos de crecimiento seleccionados así como sus correspondientes intervalos de confianza ($P<0.05$) mostrados en la tabla II.

Tabla I. Parámetros estimados de los diferentes modelos de crecimiento.

	Modelo					
	Exponencial		Schnute		Tanaka	
Parámetros	Y0	1.378	b	-0.466	a	0.506
	b	0.068	Y1	9.959	c	50.738
			Y2	46.678	d	54.966
					f	0.01

Tabla II. Intervalos de confianza obtenidos a partir de los perfiles de verosimilitud para los parámetros de los diferentes modelos de crecimiento.

Parámetros	Modelo					
		Exponencial		Schnute		Tanaka
	Y0	1.29 - 1.48	b	-0.19 - -0.72	a	0.47 - 0.56
	B	0.066 - 0.069	Y1	9.2 - 10.6	c	48.9 - 52.5
			Y2	41.8 - 52.3	d	54.2 - 55.9
					f	0.0101 - 0.0109

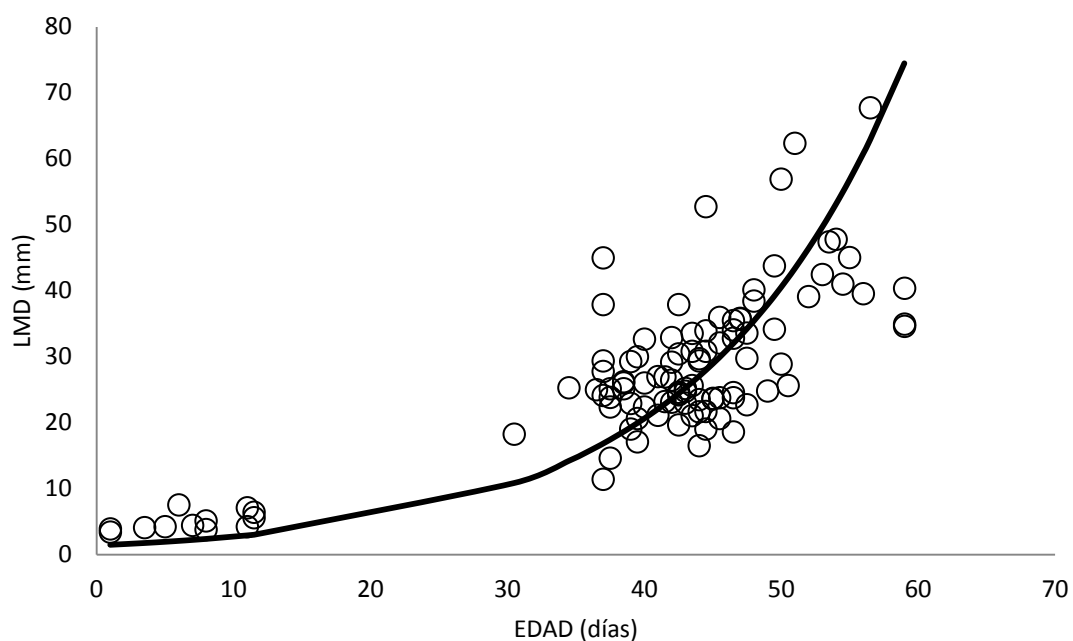


Figura 11. Ajuste del modelo de crecimiento exponencial (Karkach, 2006) a los datos de edad en días del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

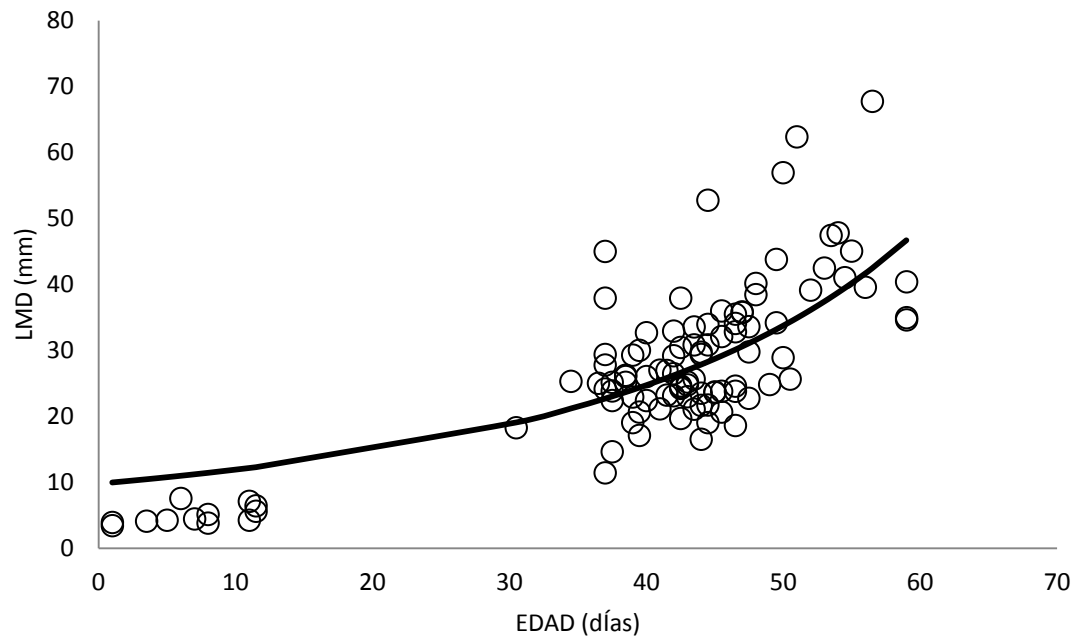


Figura 12. Ajuste del modelo de crecimiento generalizado (Schnute, 1981) a los datos de edad en días del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

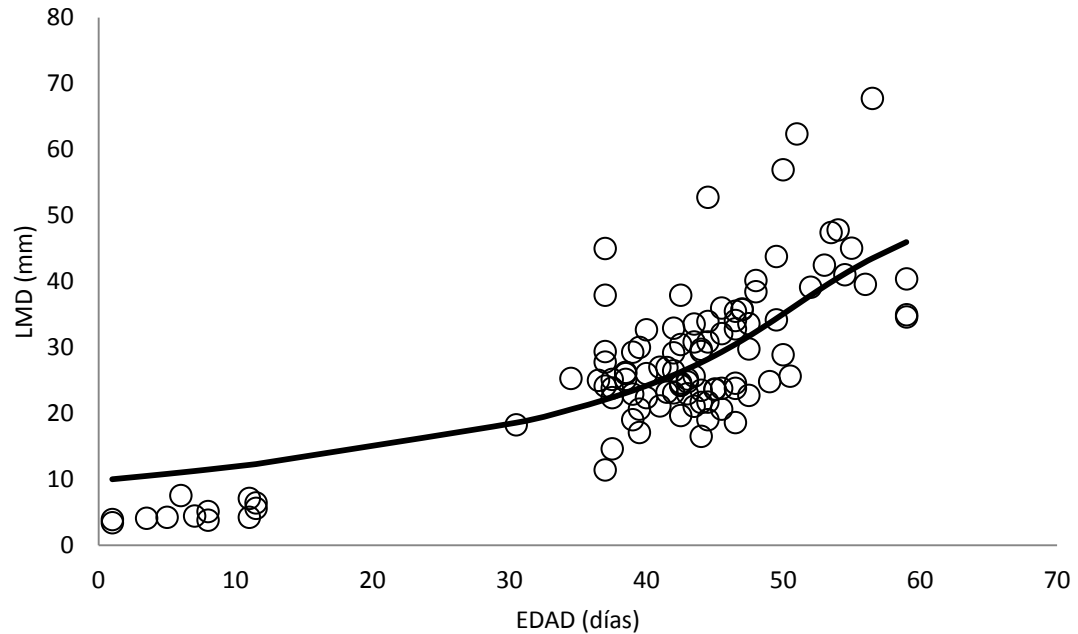


Figura 13. Ajuste del modelo de crecimiento indeterminado (Tanaka, 1982) a los datos de edad en días del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

6.4 SELECCIÓN DEL MODELO DE CRECIMIENTO

Los resultados para la selección del mejor modelo que describe el crecimiento de paralarvas y juveniles por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC), se presentan en la tabla III, en donde se muestran los valores de AIC, las diferencias AIC y las ponderaciones de AIC.

Tabla III. Selección del mejor modelo de crecimiento a partir de los valores de AIC, Δ_i y W_i .

Modelo	θ	AIC	Δ_i	W_i	$W_i\%$
Schnute	3	112.84	0	0.65134929	65.1349
Tanaka	4	114.09	1.25	0.34864215	34.8642
Exponencial	2	135.32	22.48	8.5574E-06	0.00086

De acuerdo con el AIC, el mejor modelo candidato para describir el crecimiento de las paralarvas y juveniles del Golfo de California durante el 2006 y 2007 fue el de Schnute con un valor de 112.84 y con base en los valores de W_i , se entiende que este modelo tuvo un soporte estadístico del 65% respecto a los otros dos modelos. Sin embargo analizando los valores de Δ_i , se puede observar que además del de Schnute, que resultó ser el mejor modelo, el modelo de crecimiento de Tanaka también es una función muy aceptable, que puede ser tomada en cuenta en estudios de crecimiento de estadios tempranos de calamar gigante *Dosidicus gigas*. El modelo exponencial resultó ser aquel con el más alto valor de AIC (135.32), además de que el valor de Δ_i , indica que no es una función con un buen sustento estadístico, como para describir los datos de las fases tempranas de crecimiento de *Dosidicus gigas*.

6.5 TASA DE CRECIMIENTO

Con base en la figura 14, se pudo observar que la tasa de crecimiento más alta en la fase de paralarva fue de 0.16 mm día^{-1} , esto durante los primeros cinco días de vida, después de este periodo comenzó a decrecer paulatinamente hasta un mínimo de 0.03 mm día^{-1} . Posterior a los 15 días de vida no se contó con los datos de edad hasta la fase juvenil de 35 días, en la que se observa que se incrementó la TDC, continuando así hasta un máximo de 1.17 mm día^{-1} , que correspondió a una edad aproximada de 55 días, en la que se observa un punto de inflexión, el cual indica una disminución en la TDC a los 60 días con un valor de 1.00 mm día^{-1} .

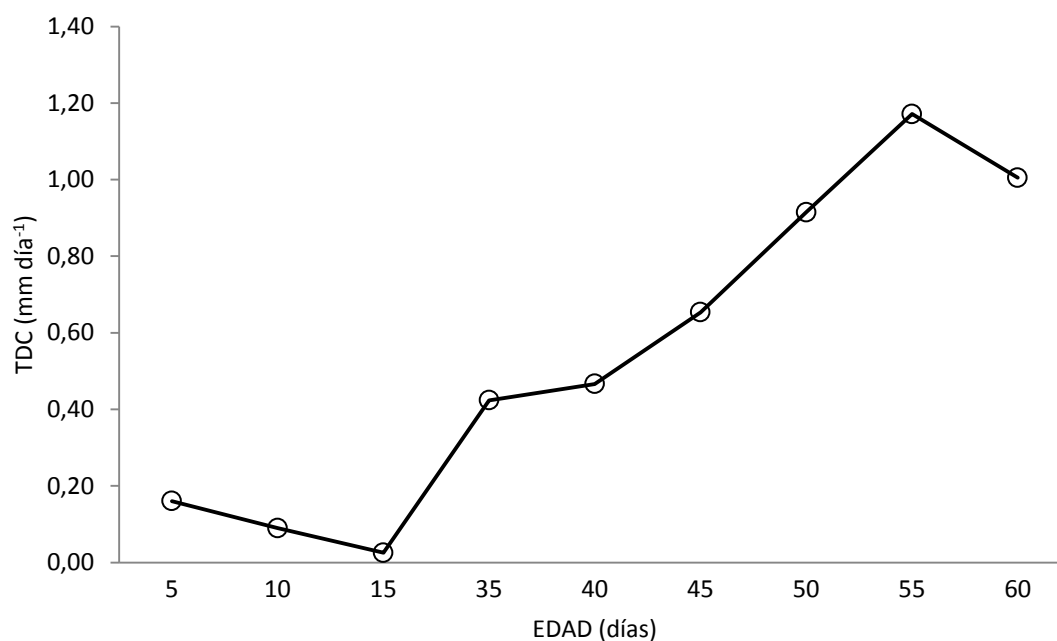


Figura 14. Tasa diaria de crecimiento (TDC) del calamar gigante *Dosidicus gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

7. DISCUSIÓN

Se reconoce a la parte central del Golfo de California, como probable zona de desove de *D. gigas* y la cual ya había sido previamente identificada por Gilly *et al.* (2006a), con base en estudios genéticos realizados a paralarvas recién eclosionadas, recolectadas en la cuenca de San Pedro Mártir. Dicha parte central del Golfo, corresponde también a la principal área de captura comercial de los adultos de esta especie; comprendiendo las costas de Guaymas, Sonora, durante otoño e invierno y Santa Rosalía, B.C.S., en primavera y verano (Markaida *et al.*, 2005; Gilly *et al.*, 2006b); esto coincide también con la presencia de hembras y machos maduros, reportados durante diferentes años y etapas de la pesquería de esta especie en el Golfo de California; tal y como lo encontrado por Klett-Traulsen (1981), quien menciona que en las costas de la Península de Baja California la temporada reproductiva se extiende desde marzo hasta noviembre, durante la cual el mayor pico ocurre en los meses de junio y julio. Ehrhardt *et al.* (1986) realizaron un estudio sobre la madurez sexual del calamar gigante en el Golfo de California durante 1980, encontrando que durante mayo y junio, el mayor porcentaje de hembras capturadas correspondía al estadio de madurez V, es decir desovadas, lo que les permite concluir que en esta época ocurre un evento de desove; además mencionan que durante el verano las zonas de desove se localizan cercanas a Santa Rosalía, coincidiendo con la temporada y área de captura de nuestras muestras. Durante 1981. Ramírez y Klett (1985) encontraron dominancia de hembras desovadas en la costa occidental del Golfo de California a lo largo de los meses de mayo a agosto. Más recientemente, Hernández-Herrera *et al.* (1998) concluyeron que la temporada reproductiva de este organismo va desde febrero a mayo frente a Guaymas,

Sonora. Y aunque la evidencia anterior sugiera periodos reproductivos establecidos, Ehrhardt *et al.* (1986) mencionan que estos ciclos no están bien definidos y varían anualmente debido a las condiciones oceanográficas.

Por otro lado, en el presente trabajo existe una relativa baja abundancia de paralarvas recolectadas; en el 2006 solo se obtuvieron 18, mientras que en 2007 no se obtuvo ningún ejemplar; esto pudiera ser explicado debido a la red utilizada en la recolecta; Camarillo-Coop *et al.* (2010) enfatizan que la baja abundancia de paralarvas recolectadas en la parte central del Golfo de California durante 2008, pudo deberse al tamaño de la red Bongo y que otros artes como la red Neuston y redes superficiales pudieran ser más eficientes para atrapar estos organismos; aunque también sugieren que la abundancia podría estar influenciada tanto por la mortalidad natural asociada durante los estadios tempranos del desarrollo, como por la variabilidad en los picos de desove, que a su vez pueden ser influenciados por los efectos causados por eventos oceanográficos “El Niño”; aunque de acuerdo con datos de la NOAA (www.ncdc.noaa.gov), durante los meses y años de muestreo para el presente estudio, las condiciones oceanográficas que prevalecieron no sugirieron la presencia de condiciones El Niño. De manera contraria, Diekmann y Piatkowski (2002) mencionan que las redes Bongo son efectivas para capturar estadios tempranos de cefalópodos y que las limitantes que tiene el uso de este arte de pesca, están más relacionadas con la propia ocurrencia de paralarvas durante todo el año, haciendo que la recolección de estos organismos sea solo durante el corto periodo de desove. La recolección de juveniles dependió de varios factores relacionados con el instrumento

empleado y con la habilidad del personal que estaba muestreando, ya que se realizó manualmente con red de cuchara.

La relación LMD-PT, indica el tipo de crecimiento que presentan los organismos ya sea para todo su ciclo de vida o para alguna etapa en particular; específicamente el parámetro “b” de la ecuación potencial, es el llamado coeficiente de alometría e indica que si $b=3$ existe un crecimiento de tipo isométrico, si $b>3$, alométrico positivo y si $b<3$, alométrico negativo (O'Dor y Hoar, 2000). De acuerdo con los datos de LMD analizados en este estudio, los resultados indicaron que las paralarvas y juveniles del calamar gigante de la parte central del golfo de California presentaron una alometría negativa ($2.41 < 3$). Un valor similar (2.42), fue encontrado por Laptikhovsky *et al.* (1993), quienes analizaron paralarvas de *Sthenoteuthis pteropus*, miembro de la misma familia Ommastrephidae; de acuerdo a estos autores el valor de b indica que durante el desarrollo temprano las proporciones corporales de talla y peso, están cambiando hacia aumentar su longitud de manera más rápida que su volumen, lo que hace que los organismos se vuelvan más delgados conforme crecen; lo cual se relaciona con el crecimiento de los músculos que como consecuencia favorece a la locomoción larval.

La tasa de crecimiento, representa de manera cuantitativa el aumento de tamaño ya sea en peso o longitud de un organismo y su estimación no sería válida a partir del ancho de los incrementos en los estatolitos, ya que estas estructuras calcáreas son tridimensionales y sus dimensiones cambian conforme avanza el desarrollo ontogénico. Por lo que las proyecciones observadas en un plano de dos dimensiones, no muestran un gradiente de crecimiento real; por lo tanto calcular estas tasas a partir de los datos de talla-edad es lo

conveniente. Altas tasas de crecimiento en calamar gigante ya han sido reportadas con anterioridad (Nigmatullin *et al.*, 2001; Markaida *et al.*, 2004). De acuerdo con Arkhipkin (1989), los estadios tempranos del calamar gigante presentan tasas de crecimiento más altas que el resto de los miembros de la familia Ommastrephidae y conforme crecen esta tasa se va reduciendo desde 5-8% de LMD en la fase de paralarva y juvenil, hasta 0.2-0.4% de LMD en la fase adulta. Estas tasas de crecimiento están influenciadas por diferentes factores, tanto bióticos como abióticos y esto provoca que presenten intensas variaciones durante todo el ciclo de vida del organismo; dentro de estos, los más importantes son la disponibilidad de alimento y la temperatura (Jackson & Moltschaniwskyj, 2001a; Forsythe, 1993). Sin embargo, existe la evidencia que bajo condiciones adecuadas de alimento, la temperatura es el factor de mayor importancia, aún mas, que el proceso de madurez sexual; el cual también ocasiona la plasticidad en la tasa de crecimiento (Forsythe y Van Heukelem, 1987). Forsythe (1993) menciona que especialmente durante las fases tempranas del desarrollo de los cefalópodos, cambios sutiles en la temperatura pueden conllevar a incrementos considerables en su tasa de crecimiento, pero por el contrario, temperaturas bajas ocasionarían prolongar la duración de fase temprana del desarrollo, la cual es planctónica, ocasionando que sean más susceptibles a la depredación y por lo tanto aumentando sus tasas de mortalidad (Bigelow, 1992). La tasa de crecimiento y la duración de los estadios tempranos del desarrollo, relacionados con la edad de madurez, determinará también el tamaño máximo corporal del organismo a nivel específico (Forsythe, 2004).

El proceso de división de la proboscis, se sabe que inicia entre los 5 y 6 mm LMD (Nesis, 1970, 1983) y de acuerdo a los resultados del presente estudio es el momento en el

que se observó que la TDC decae hasta un mínimo de 0.03 mm día^{-1} , momento en el cual los organismos se encontraban en fase de paralarva y por observaciones en el estereoscopio, se encontró que esta estructura efectivamente se estaba separando; por lo tanto, esta depleción en la TDC puede ser explicada debido a que, durante el tiempo en el cual la proboscis sufre dicha transformación para formar los tentáculos, las paralarvas no se alimentan, aunado a que las reservas del saco vitelino disminuyen, para dar paso al proceso activo de alimentación exógena (Balch *et al.*, 1985; Vecchione, 1991; Laptikhovsky *et al.*, 1993). Una explicación alterna al decremento observado en la TDC es que podría estar asociado al bajo número de muestras de entre 8 y 18 mm LMD; las paralarvas de *D. gigas* se distribuyen principalmente entre los 0 y 100 m (Nigmatullin *et al.*, 2001), conforme crecen comienzan a realizar migraciones verticales hacia aguas más profundas hasta los 500 m de profundidad (Nesis, 1970, 1983), por lo que probablemente durante el muestreo, los organismos de estas tallas se encontraban por debajo del alcance de la red.

Posterior al periodo de disminución de la TDC, inició un periodo de aumento exponencial, fase en la cual está reportado que ocurren las mayores tasas de crecimiento en los cefalópodos y que se asocia también, a una dieta en la que los crustáceos (eufásidos) son la principal fuente de alimento durante la etapa juvenil, la cual posteriormente cambia, consumiendo principalmente peces (Arkhipkin y Pérez, 1998). Después de este periodo, ocurrió un punto de inflexión donde la TDC disminuyó; los cambios en la disponibilidad de alimento, temperatura y en general cambios en el medio, favorecen la alta variabilidad de la tasa de crecimiento durante todo el ciclo de vida de los calamares.

La determinación de la edad en estadios tempranos de calamar gigante se llevó a cabo asumiendo que los incrementos de crecimiento presentes en los estatolitos son de carácter diario, lo anterior con el sustento de que tanto en miembros de la familia Ommastrephidae como en otros calamares ya ha sido validado (Boyle y Rodhouse, 2005). Existen dos métodos para determinar la periodicidad de las marcas de crecimiento, uno de ellos se basa en obtener organismos por eclosión artificial y posterior a un determinado momento, sacrificar organismos y contar el número de incrementos de crecimiento presentes en el estatolito; el segundo método consiste en mantener los organismo en cautiverio y por medio de trazadores químicos (e.g. tetraciclina), añadidos en el alimento o disueltos en el medio de cultivo, marcar los estatolitos, posteriormente se cuentan los incrementos de crecimiento depositados después de la marca (Arkhipkin y Pérez, 1998; Boyle y Rodhouse, 2005). De acuerdo con la revisión de Boyle y Rodhouse (2005), la hipótesis de un incremento por día ya ha sido aceptada para once especies de calamares pertenecientes a las familias Loliginidae, Idiosepiidae y Ommastrephidae, de esta última y de la cual el calamar gigante *Dosidicus gigas* es miembro, solo en las especies *Illex illecebrosus* y *Todarodes pacificus*, se ha comprobado la deposición diaria de los incrementos.

Los incrementos de crecimiento en el presente estudio fueron claramente visibles y bien diferenciados tanto en paralarvas como en juveniles; sin embargo la validación de la periodicidad de las marcas de crecimiento sería de gran utilidad para fortalecer los resultados, debido principalmente a las discrepancias existentes en relación a la existencia de incrementos de crecimiento sub-diarios, como se ha reportado en estatolitos

pertenecientes a otros miembros de la familia Ommastrephidae, como es el caso de *Ommastrephes bartramii* (Bigelow y Landgraf, 1993) e *Illex argentinus* (Sakai *et al.*, 2004). De acuerdo al número de incrementos de crecimiento, Arkhipkin y Murzov (1986) identificaron entre 28 y 32 incrementos en organismos de calamar gigante de 9 a 10 mm LMD, Yatsu *et al.* (1999a), no distinguieron ningún incremento de crecimiento en paralarvas cultivadas de *D. gigas*, sugiriendo que fue debido a las condiciones de cautiverio. Sin embargo, Dawe *et al.* (1985) mencionan que en organismos de la especie *Illex illecebrosus* marcados químicamente, se formaron incrementos de crecimiento, aún en condiciones de inanición, sin regulación de la temperatura y sin movimientos verticales diurnos; lo que parece estar indicando que la deposición de las marcas en los estatolitos no está regida por fluctuaciones en el ambiente, sino regulada internamente por los fluidos del estatocisto.

Aunque las investigaciones tanto biológicas como de manejo realizadas en cefalópodos avanzan rápidamente, describir el crecimiento individual en estos organismos aun conlleva a muchas dificultades, debido principalmente a la plasticidad que presentan sus curvas de crecimiento, lo que no facilita el ajuste de curvas de crecimiento a los datos biológicos (Jackson, 2004). Comúnmente el crecimiento en cefalópodos se describe mediante la ecuación de von Bertalanffy (Caddy, 1983); probablemente porque es una de las funciones más utilizadas para describir el crecimiento individual y en el calamar gigante, no ha sido la excepción (Ehrhardt *et al.*, 1982, 1986; Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Sin embargo, la aplicación de este modelo ha mostrado no ser útil para cefalópodos (Forsythe y Van Heukelem, 1987), debido a que en calamares aun no está comprobado que

estos presenten un límite final en su crecimiento (Boyle y Rodhouse, 2005). Establecer una sola ecuación de crecimiento durante todo el ciclo de vida de los organismos puede ocasionar que la descripción del crecimiento no sea correcta en etapas tempranas o muy tardías del desarrollo. Por lo general, se ha determinado que los cefalópodos presentan dos fases de crecimiento, la primera exponencial en la cual el crecimiento es acelerado y la segunda en la que la tasa de crecimiento sufre un declive pero sin mostrar una asíntota (Forsythe y Van Heukelem, 1987). Por esta razón en el presente estudio, se propuso que los modelos candidatos no estuvieran regidos por curvas asintóticas, por un lado no se ha comprobado un límite en el crecimiento y por otro lado y más específicamente, es que la investigación se basó en estadios tempranos de desarrollo, los cuales suponen un crecimiento acelerado y de forma exponencial. El primer modelo analizado fue el exponencial (Karkach, 2006); este es un modelo empírico, en el que sus parámetros no tienen un significado biológico real y que es utilizado para describir el crecimiento en etapas larvales. Argüelles *et al.* (2001) utilizaron esta función en calamar gigante adulto de aguas peruanas, aunque no hacen referencia con bases teóricas del porque decidieron utilizarla. En nuestro caso, la razón de incluir un modelo empírico al análisis del crecimiento individual para estadios tempranos, fue para hacer inferencias más confiables basadas en un conjunto relativamente amplio de modelos candidatos con diferente número de parámetros y de sus supuestos biológicos. El uso de un modelo general como es el caso del Schnute (Schnute, 1981), que por sus características puede mostrar crecimiento asintótico o no, lineal o exponencial dependiendo de los valores que tomen sus parámetros estimados; es precisamente que esta versatilidad no limita a elegir un ajuste único *a priori* y permite que a partir de datos reales observados y el cálculo de sus parámetros, se muestre la

función y el tipo de curva que mejor describa el crecimiento del organismo. La elección de un tercer modelo se basó en la característica de crecimiento indeterminado en los calamares, el modelo propuesto por Tanaka (1982) respondió a esta hipótesis, pero a diferencia del modelo exponencial esta función de crecimiento si tiene sustentos teóricos y sus parámetros tienen sentido biológico; siendo este el primer modelo que se ajusta a un crecimiento de tipo indeterminado (Karkach, 2006). Su principal característica es presentar en una primera fase un crecimiento lento, seguido por uno exponencial para terminar en una tercera fase de incremento lento pero sin límite final (Grosjean, 2001).

En anteriores estudios hechos con adultos de calamar gigante, los modelos de crecimiento fueron seleccionados arbitrariamente, como el von Bertalanffy (Ehrhardt *et al.*, 1982, 1986; Hernández-Herrera *et al.*, 1998), el modelo lineal (Yatsu, 2000), de tipo exponencial (Argüelles *et al.*, 2001), de acuerdo al ajuste deseado o únicamente en supuestos biológicos y la estimación por tanto de sus parámetros estaba basada únicamente en el modelo escogido; posteriormente en otros análisis, se incorporó el uso de la confrontación de diferentes modelos de crecimiento, en los que el criterio de selección fueron el coeficiente de determinación (R^2) y el coeficiente de variación (CV) (Markaida *et al.*, 2004; Mejía-Rebollo *et al.*, 2008), en estos estudios el modelo logístico integral fue el que de acuerdo con sus resultados describió mejor el tipo de crecimiento del calamar gigante. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), la principal fuente de incertidumbre en las investigaciones ocurre cuando se selecciona un modelo; ya que es asumida como cero y como consecuencia se puede subestimar la precisión y estimación de los parámetros, así como sus intervalos de confianza. El uso de R^2 ha demostrado ser útil en la estadística

descriptiva, mas no así en la elección de modelos como criterio de decisión (Burnham y Anderson, 2002); por lo que se considera inadecuada para los análisis de datos no lineales (Spiess y Neumeyer, 2010). En recientes investigaciones se han adoptado metodologías basadas en la teoría de la información que confrontan un grupo de modelos pero con un criterio más apropiado y que ofrece resultados estadísticamente más robustos que los enfoques anteriores (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008). En el presente estudio se selecciono el Criterio de Información de Akaike (AIC); es bien sabido que añadiendo más parámetros o variables a un modelo, este se aproximará a un ajuste casi perfecto a los datos; sin embargo dicho modelo será irreal ya que éstos son simplemente simplificaciones de la realidad, por lo tanto, el modelo perfecto no existe; por esta razón, siempre será más adecuado ajustar modelos basados en el principio de parsimonia; además el AIC es una medida de contraste que permite seleccionar el modelo el cual tenga el mayor ajuste y con la menor cantidad de parámetros, ya que los modelos menos complejos serán más estables y con menor posibilidad a estar sesgados. De acuerdo con nuestros resultados el modelo de crecimiento que mejor describió el crecimiento durante los estadios tempranos de paralarvas y juveniles de *D. gigas*, fue el de Schnute (1981), el cual también ha sido probado en otras especies de calamar, como en adultos de *Loliolus noctiluca* (Jackson y Moltshaniwskyj, 2001b) y en juveniles y adultos de *Illex argentinus* (Schwarz y Álvarez-Pérez, 2010); el primero utilizó este único modelo y el segundo confronta por medio de AIC cuatro funciones, exponencial, potencial, Schnute y Gompertz, en este estudio concluyeron que el Gompertz se ajustó mejor a los datos de hembras, mientras que el Schnute fue el que mejor describió el crecimiento para machos; sugiriendo que ambos modelos hicieron notar la existencia de las dos fases de crecimiento,

un inicial crecimiento acelerado y el posterior desaceleramiento en crecimiento, pero continuo. En este estudio la curva obtenida a partir del ajuste del modelo de Schnute (1981) a los datos de edad y de LMD, es del tipo en la que el crecimiento es acelerado sin presentar un límite; aquí no es posible calcular una edad teórica que corresponda a una talla cero, es decir no cruza el eje “x”; sin embargo si es posible estimar una talla mínima teórica. Este tipo de curva presenta un crecimiento tan acelerado, que el organismo solo alcanza un tamaño teóricamente infinito por la edad teórica límite. De acuerdo con Schnute (1981), este tipo de curvas se ajustan al crecimiento de los estadios larvales de los organismos, describiendo un desarrollo inicial lento, tal vez debido a que en este periodo particularmente las paralarvas de calamares obtienen su fuente de energía principalmente de las reservas de vitelo; posterior a esta fase la curva representa un crecimiento más rápido coincidiendo en nuestro estudio con la etapa juvenil del calamar gigante; la cual asocia las tasas más altas de crecimiento debido al consumo de presas como eufásidos. Los parámetros estimados por el modelo de Schnute, indican que la talla calculada del organismo más joven correspondió a 9.96 mm LMD y de 46.68 mm LMD para el más viejo; el hecho de que el parámetro b tuviera un valor negativo (-0.47), indicó que la curva está tendiendo a mostrar una asíntota sobre el eje “x”, representando la fase inicial de crecimiento lento.

Al analizar las diferencias de Akaike (Δ_i), el modelo de Tanaka (1982) también fue una función que describió el crecimiento temprano del calamar gigante y que muestra que la tasa de crecimiento máxima ($\theta-c$), también se presentó en el estadio juvenil de *D. gigas* a aproximadamente los 51 días de vida. Finalmente se demuestra que el modelo generalizado

de Schnute (1981), es adecuado para describir el crecimiento en los estadios tempranos del calamar gigante *D. gigas* y que por su característica de ser una función muy versátil también podría aplicarse a todo el desarrollo del organismo; por lo que sería interesante que en las futuras investigaciones se incluyeran tanto adultos como estadios tempranos, para de esta manera seleccionar el modelo más apropiado, que servirá como primer paso hacia la correcta estimación de la tasa de crecimiento de la especie y sus futuras interpretaciones biológicas, en el proceso de evaluación del recurso, para la adecuada administración de la pesquería.

8. CONCLUSIONES

El crecimiento durante los estadios tempranos de calamar gigante *Dosidicus gigas* fue de tipo alométrico negativo, indicando que el incremento de talla (LMD) y peso (PT) no es proporcional.

La edad determinada varió entre 1 y 59 días para una paralarva de 3.4 mm LMD y un juvenil de 34.9 mm LMD.

De acuerdo con el Criterio de Información de Akaike, el modelo generalizado de Schnute, fue aquel que mejor describió la relación entre la edad y la LMD, durante los estadios tempranos de calamar gigante *Dosidicus gigas*. Con base en las diferencias de Akaike, el modelo de crecimiento de Tanaka, también fue adecuado para describir el crecimiento durante los estadios tempranos de calamar gigante *Dosidicus gigas*, presentándose la mayor tasa de crecimiento a los 51 días de vida.

La tasa de crecimiento mínima fue de 0.03 mm día^{-1} , encontrada en la fase de paralarva y máximo de 1.17 mm día^{-1} , durante la fase juvenil a los 55 días de vida del calamar gigante *Dosidicus gigas*.

9. LITERATURA CITADA

- Alarcón-Muñoz, R., L. Cubillos y C. Gatica. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). *CalCOFI Rep.* 48: 157-166.
- Alejo-Plata, M.C., G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara y J. Herrera-Galindo. 2001. Cefalópodos loliginidos la fauna de acompañamiento del camarón. *Ciencia y Mar.* 13: 43-48.
- Álvarez-Borrogo, S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. En: Brusca, R.C. (Ed.). *The Gulf of California: Biodiversity and conservation.* The University of Arizona Press. Tucson, AR. 24-48.
- Argüelles, J., P.G. Rodhouse, P. Villegas y G. Castillo. 2001. Age, growth and population structure of the Jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fish. Res.* 54: 51-61.
- Arkhipkin, A.I. 1989. Age and growth of squids of family Ommastrephidae. Ph. D. Thesis Abstract. Shirshov Institute of Oceanology, Moscow. 132 p. (En ruso)
- Arkhipkin, A.I. 1991. Methods for cephalopod age and growth studies with emphasis on statolith ageing techniques. En: Jereb, P., S. Ragonese y S.V. Boletzky (Eds.). *Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia.* 11-17.
- Arkhipkin, A.I. 1996. Age and growth of the squid *Abraliopsis pfefferi* (Oegopsida: Enoploteuthidae) from the Central-East Atlantic based on statolith microstructure. *Sci. Mar.* 60 (2-3): 325-330.
- Arkhipkin, A.I. y S.A. Murzov. 1986. Age and growth of the jumbo squid *Dosidicus gigas*. En: Ivanov, B.G. (Ed.). *Resources and fishery perspectives of squid of the world ocean.* VNIRO Press. Moscow. 107-123. (En ruso, resumen en inglés)

- Arkhipkin, A.I. y J.A.A. Pérez. 1998. Life-history reconstruction. En: Rodhouse, P.G., E.G. Dawe y R.K. O'Dor (Eds.). Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. FAO Fish. Tech. Paper. 376: 157-180.
- Arkhipkin, A.I., V.V. Laptikhovsky, Ch.M. Nigmatullin, A.V. Bespyatykh y S.A. Murzov. 1998. Growth, reproduction and feeding of the tropical squid *Ornithoteuthis antillarum* (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the central-east Atlantic. Sci. Mar. 62 (3): 273-288.
- Badan-Dangon, A., C.E. Dorman, M.A. Merrifield y C.D. Winant. 1991. The lower atmosphere over the Gulf of California. J. Geophys. Res. 96: 16877-16896.
- Balch, N., R.K. O'Dor y P. Helm. 1985. Laboratory rearing of rhynchoteuthions of the ommastrephid squid *Illex illecebrosus* (Mollusca: Cephalopoda). Vie. Milieu. 35: 243-246.
- Bazzino, G. 2008. Estructura poblacional, movimientos horizontales y migraciones verticales del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la península de Baja California. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S. México. 127 p.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 982-983.
- Bigelow, K.A. 1992. Age and growth in paralarvae of the mesopelagic squid *Abralia trigonura* based on daily growth increments in statoliths. Mar. Ecol. Prog. Ser. 82: 31-40.
- Bigelow, K.A. y K.C. Landgraf. 1993. Hatch dates and growth of *Ommastrephes bartramii* paralarvae from Hawaiian waters as determined from statolith analysis. En: Okutani, T., R.K. O'Dor y T. Kubodera (Eds.). Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokai University Press. Tokio. 15-24.

- Bray, N.A. y J.M. Robles. 1991. Physical oceanography of the Gulf of California. En: Dauphin, J.P. y B.R.T. Simoneit (Eds.). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 47: 511-533.
- Boyle, P.R. y P. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and fisheries. Blackwell Pub. 1st Ed. Oxford, U.K. 452 p.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach. Springer. 2nd Ed. New York, N.Y. 488 p.
- Caddy, J.F. 1983. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. En: Advance in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Paper. 231: 416-457.
- Caddy, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? En: Jereb, P., S. Ragonese y S.V. Boletzky (Eds.). Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 53-66.
- Camarillo-Coop, S., C.A. Salinas-Zavala, M. Manzano-Sarabia y E.A. Aragón-Noriega. 2010. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1-8.
- Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1208-1210.
- Clarke, M.R. 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. Adv. Mar. Biol. 4: 91-300.
- CONAPESCA. 2004. Cadena productiva de La pesquería de calamar gigante. Segunda etapa: "Aseguramiento de la materia prima y determinación de preferencias de consumo en México y en el mundo". Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S., México. 123 p.

- Cosgrove, J.A. 2005. The first specimens of Humboldt squid in British Columbia. PICES Press 13 (2): 30–31.
- Dawe, E.G. y Y. Natsukari. 1991. Light microscopy. En Jereb, P., S. Ragonese y S.V. Boletzky (Eds.). Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 83-95.
- Dawe, E.G., R.K. O'Dor, P.H. Odense y G.V. Hurley. 1985. Validation and application of an ageing technique for short-finned squid (*Illex illecebrosus*). J. Northw. Atl. Fish. Sci. 6: 107-116.
- Diekmann, R. y U. Piatkowski. 2002. Early life stages of cephalopods in the Sargasso Sea: Distribution and diversity relative to hydrographic conditions. Mar. Biol. 141 (1): 123-130.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, A. Solís, F. García, G. González, J. Ortiz y P. Ulloa. 1982. Crecimiento del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. Ciencia Pesquera. 3: 33-40.
- Ehrhardt, N.M., A. Solís, P.S. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, G. González y F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. Ciencia Pesquera. 5: 63-76.
- Field J.C., K. Baltz, A.J. Phillips y W.A. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. CalCOFI Rep. 48: 131–146.
- Filauri, V.N. 2005. Patrón de crecimiento y estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) en la región central del Golfo de California. Tesis de Maestría. UNAM. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Mazatlán, Sin., México. 59 p.

- Forsythe, J.W. 1993. A working hypothesis on how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods. En: Okutani, T., R.K. O'Dor y T. Kubodera (Eds.). Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokai University Press, Tokio. 133-143.
- Forsythe, J.W. 2004. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Mar. Freshwater Res.* 55: 331-339.
- Forsythe, J.W. y W.F. Van Heukelem. 1987. Growth. En: Boyle, P.R. (Ed.). Cephalopod life cycles. Vol. II. Comparative reviews. Academic Press, London. 135-156.
- Gilly, W.F., C.A. Elliger, C.A. Salinas-Zavala, S. Camarillo-Coop, G. Bazzino y M. Beman. 2006a. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313: 125-133.
- Gilly, W.F., U. Markaida, C.H. Baxter, B.A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robison, G. Bazzino y C.A. Salinas-Zavala. 2006b. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 324: 1-17.
- Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Doctoral Thesis. Universite Libre de Bruxelles. Faculte des Sciences. Bruselas, Bélgica. 271 p.
- Haddon, M. 2001. Modeling and Quantitative Methods in Fisheries. Chapman and Hall/CRC. 1st Ed. Boca Ratón, FL. 406 p.
- Hernández-Herrera, A., E.M. Morales-Bojórquez, A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez y G.I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI Rep.* 39: 212-218.
- Hilborn, R. y M. Mangel. 1997. The Ecological Detective: confronting models with data. Princeton University Press. Princeton, N.J. 315 p.
- <http://www.itis.gov/>
- <http://www.ncdc.noaa.gov>

- Jackson, G.D. 2004. Cephalopod growth. Historical context and future directions. *Mar. Freshwater Res.* 55: 327-329.
- Jackson, G.D. y N.A. Moltschaniwskyj. 2001a. The influence of ration level on growth and statolith increment width of the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): an experimental approach. *Mar. Biol.* 138: 819–825.
- Jackson, G.D. y N.A. Moltschaniwskyj. 2001b. Temporal variation in growth rates and reproductive parameters in the small near-shore tropical squid *Loliolus noctiluca*; is cooler better? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218: 167-177.
- Jackson, G.D., R.A. Alford y J.H. Choat. 2000. Can length frequency analysis be used to determine squid growth? – An assessment of ELEFAN. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 948-954.
- Karkach, A.S. 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research.* 15 (12): 347-400.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fish. Res.* 81: 229-235.
- Katsanevakis, S. y D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to *a priori* using von Bertalanffy equation. *Fish Fish.* 9: 178-187.
- Klett-Traulsen, A. 1981. Estado actual de la pesquería del calamar gigante en el estado de Baja California Sur. *Depto. Pesca México. Serie Científica.* 21: 1-28.
- Klett-Traulsen, A. 1996. Pesquería del calamar gigante. En: Casas-Valdez, M.C. y D.G. Ponce (Eds.). *Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. Vol. I. CIB-CICIMAR-UABCS.* 127-149.
- Kristensen, T.K. 1980. Periodical growth rings in cephalopod statoliths. *Dana.* 1: 39-51.
- Laptikhovsky, V.V., A.I. Arkhipkin y A.A. Golub. 1993. Larval age, growth and mortality in the oceanic squid *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the eastern tropical Atlantic. *J. Plankton Res.* 15 (4): 375-384.

- Ledesma-Vázquez, J. y A.L. Carreño. 2010. Origin, age and geological evolution of the Gulf of California. En: Brusca, R.C. (Ed.). The Gulf of California: Biodiversity and conservation. The University of Arizona Press. Tucson, AR. 7-23.
- Lluch-Cota, S.E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*. 23: 731-740.
- Lluch-Cota, S.E., E.A. Aragón-Noriega, F. Arreguín-Sánchez, D. Auriol-Gamboa, J.J. Bautista-Romero, R.C. Brusca, R. Cervantes-Duarte, R. Cortés-Altamirano, P. Del-Monte-Luna, A. Esquivel-Herrera, G. Fernández, M.E. Hendrickx, S. Hernández-Vázquez, H. Herrera-Cervantes, M. Kahru, M. Lavín, D. Lluch-Belda, D.B. Lluch-Cota, J. López-Martínez, S.G. Marinone, M.O. Nevárez-Martínez, S. Ortega-García, E. Palacios-Castro, A. Parés-Sierra, G. Ponce-Díaz, M. Ramírez-Rodríguez, C.A. Salinas-Zavala, R.A. Schwartzlose y A.P. Sierra-Beltrán. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.* 73: 1-26.
- Marinone, S.G. y P. Ripa. 1988. Geostrophic flow in the Guaymas Basin, central Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 8 (2): 159–166.
- Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 83: 507-522.
- Markaida, U., C. Quiñonez-Velázquez y O. Sosa-Nishizaki. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 66: 31–47.
- Markaida U., J.C. Rosenthal y W.F. Gilly. 2005 Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Fish. B. NOAA.* 103: 219–226.
- Mejía-Rebollo, A., C.A. Salinas-Zavala, C. Quiñonez-Velázquez y U. Markaida. 2008. Age, growth and maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) off the western coast of the Baja California Peninsula. *CalCOFI Rep.* 49: 256-262.

- Morales-Bojórquez, E. y M.O. Nevárez-Martínez. 2005. Spawner-recruit patterns and investigation of Allee effect in Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California, Mexico. CalCOFI Rep. 46: 161-174.
- Morales-Nin, B. 1992. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. FAO Doc. Tec. Pesca. 322: 58 p.
- Nakamura, Y. y Y. Sakurai. 1991. Validation of daily growth increments in statolith of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Nippon Suisan Gakk. 57 (11): 2007-2011.
- Nesis, K.N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. Oceanology. 10: 108-118.
- Nesis, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. En: Boyle, P.R. (Ed.). Cephalopod Life Cycles. Vol. I. Species Accounts. Academic Press, London. 215-231.
- Nigmatullin, Ch.M., K.N. Nesis y A.I. Arkhipkin. 2001. Biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fish. Res. 54: 9-19.
- O'Dor, R.K. y J.A. Hoar. 2000. Does geometry limit squid growth? ICES J. Mar. Sci. 57: 8-14.
- Piatkowski, U., G.J. Pierce y M. Morais da Cunha. 2001. Impact of cephalopods in the food chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. Fish. Res. 52: 5-10.
- Ramírez, R.M. y A. Klett. 1985. Composición de la captura del calamar gigante en el Golfo de California durante 1981. Trans. CIBCASIO. X: 124-137.
- Ramos-Castillejos, J.E., C.A. Salinas-Zavala, S. Camarillo-Coop y L.M. Enríquez-Paredes. 2010. Paralarvae of the jumbo squid *Dosidicus gigas*. Invertebr. Biol. 129 (2): 172-183.
- Ricker, W.E. 1958. Handbook of Computation for Biological Statistics of Fish Populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 119: 300 p.
- Rodhouse, P.G. y E.M.C. Hatfield. 1990. Age determination in squid using statolith growth increments. Fish. Res. 8: 323-334.

- Roper, C.F.E. y L.G. Voss. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species. *Memoirs of the National Museum Victoria*. 44: 49-63.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney y C.E. Nauen. 1984. Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.* 125 (3): 277 p.
- Rosas-Luis, R. 2005. Importancia del calamar gigante *Dosidicus gigas* Orbigny, 1835, en la estructura trófica del ecosistema pelágico de la porción central del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Área Interdisciplinaria de Ciencias del Mar, La Paz, B.C.S., México. 60 p.
- SAGARPA. 2007. Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2007. CONAPESCA, México. 223 p.
- Salinas-Zavala. C.A., S. Sánchez-Hernández, E.A. Aragón-Noriega, C. Sánchez-Verdugo, G. Soria-Martínez, G. Escoto-González, T. Moctezuma-Cano, S. Camarillo-Coop, A. Mejía-Rebollo y G. Bazzino. 2005. Programa Maestro de la pesquería de calamar gigante. Comité Sistema Producto de la pesquería de calamar gigante en el Estado de Sonora. CIBNOR. 81 p.
- Sakai, M., N. Brunetti, M. Ivanovic, B. Elena y Y. Nakamura. 2004. Interpretation of statolith microstructure in reared hatchling paralarvae of the squid *Illex argentinus*. *Mar. Freshwater Res.* 55: 403–413.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1128-1140.
- Schwarz, R. y J.A. Álvarez-Pérez. 2010. Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fish. Res.* 106: 177-184.
- Spiess, A.N. y N. Neumeyer. 2010. An evaluation of R^2 as an inadequate measure for nonlinear models in pharmacological and biochemical research: a Monte-Carlo approach. *BMC Pharmacology*. 10: 6.

- Tanaka, M. (1982). A new growth curve which expresses infinitive increase. Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. 6 (2): 167–177.
- Vecchione, M. 1991. A method for examining the structure and contents of the digestive tract in paralarval squids. B. Mar. Sci. 49: 300-308.
- Wejnert, K.E., C.J. Pride y R.C. Thunell. 2010. The oxygen isotope composition of planktonic foraminifera from Guaymas Basin, Gulf of California: Seasonal, annual and interspecies variability. Mar. Microplaeontol. 74: 29-37.
- Wing, B.L. 2006. Unusual invertebrates and fish observed in the Gulf of Alaska, 2004–2005. PICES Press. 14 (2): 26–28.
- Wormuth, J.H., R.K. O’Dor, N. Balch, M.C. Dunning, E.C. Forch, R.F. Harman y T.W. Rowell. 1992. Family Ommastrephidae Steenstrup, 1857. En: Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke y S.V. Boletzky (Eds.). “Larval” and juvenile cephalopods: a manual for their identification. Smith. Contrib. Zool. 513: 105-119.
- Yatsu, A. 2000. Age estimation of four oceanic squids, *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, and *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) based on statolith microstructure. JARQ. 34 (1): 75-80.
- Yatsu, A., S. Midorikawa, T. Shimada y Y. Uozumi. 1997. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean. Fish. Res. 29: 257-270.
- Yatsu, A., R. Tafur y C. Maravi. 1999a. Embryos and rhynchoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. Fish. Sci. 65 (6): 904-908.
- Yatsu, A., K. Yamanaka y C. Yamashiro. 1999b. Tracking experiments of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. 36: 55-60.
- Young, R.E. y R.F. Harman. 1988. “Larva”, “Paralarva” and “Subadult” in cephalopod terminology. Malacologia. 29 (1): 201-207.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. 4th Ed. Upper Saddle River, N.J. 663 p.