



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DEL CALAMAR DARDO *Loliguncula diomedea* (CEPHALOPODA: LOLIGINIDAE) EN EL PACÍFICO SUR DE MÉXICO

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biol. Mar. Sairi Sarai León Guzmán

DIRECTORA

Dra. María del Carmen Alejo Plata

Puerto Ángel, Oaxaca, México


Agosto, 2019

Puerto Ángel, Oaxaca, a 1 de julio de 2019


Dr. Miguel Ángel Ahumada Sempoal
Jefe de la División de Estudios de Posgrado
Universidad del Mar
Presente

Después de haber analizado y evaluado la tesis titulada: **Estrategia reproductiva del calamar dardo *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) en el Pacífico sur de México** que presenta la Biol. Mar. Sairi Sarai León Guzmán, le comunicamos que SI cumple con los requisitos académicos para ser defendida públicamente en el examen de grado correspondiente.


ATENTAMENTE



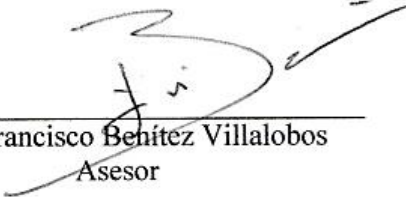
Dra. María del Carmen Alejo Plata
Directora




M. en C. Ana María Torres Huerta
Asesora



Dr. Miguel Ángel Ahumada Sempoal
Asesor



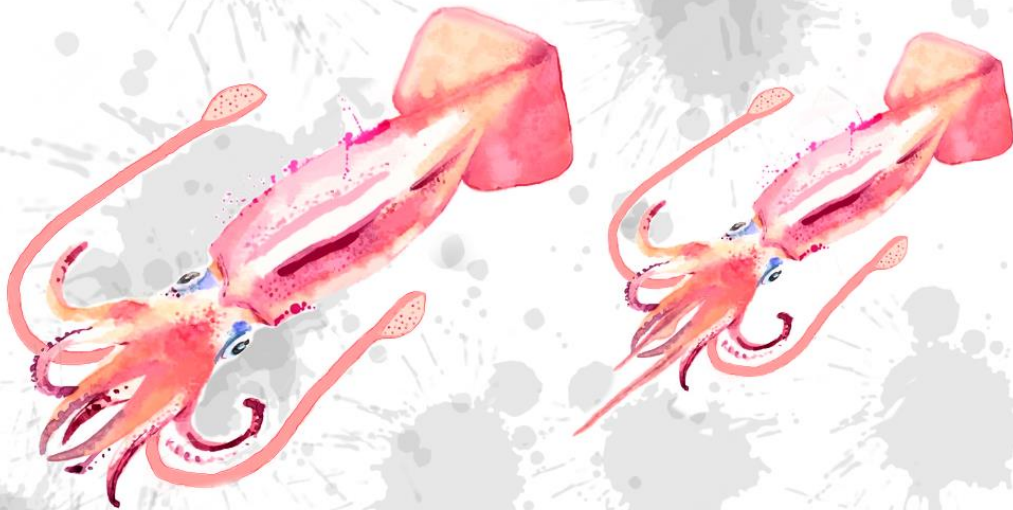
Dr. Francisco Benítez Villalobos
Asesor



Dr. José Luis Gómez Márquez
Asesor

*"Soy de las que piensan que la ciencia tiene una gran
belleza. Un científico en su laboratorio no es solo
un técnico: es también un niño colocado ante fenómenos
naturales que impresionan como un cuento de hadas"*

-Marie Curie-



Este trabajo se realizó gracias al Proyecto CONACyT Convocatoria problemas Nacionales 2015-01-1740 “Calamares: recurso pesquero alternativo para la costa de Oaxaca”, al Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera de Salina Cruz (CRIAP) y a los pescadores de Puerto Ángel, Oaxaca a partir de los cuales se generaron las muestras y datos involucrados en el desarrollo de esta tesis. También, al apoyo económico recibido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ecología Marina de la Universidad del Mar *Campus Puerto Ángel* y a los investigadores por brindarme su apoyo y las facilidades en el desarrollo de este trabajo.

A los técnicos y laboratorios de Histología y Oceanografía Biológica de la Universidad del Mar por haberme prestado el equipo y espacio necesario para el desarrollo de este estudio.

A mi directora de tesis Dra. María del Carmen Alejo Plata por siempre guiarme en el medio de mi interés (cefalópodos), confiar en mí, apoyarme incondicionalmente, compartir sus conocimientos y por su amistad que me ha brindado.

A mis revisores: M. en C. Ana María Torres Huerta, Dr. Miguel Ángel Ahumada Sempool, Dr. Francisco Benítez Villalobos y Dr. José Luis Gómez Márquez, gracias por aceptar revisar la tesis, por el apoyo, paciencia y por las sugerencias para que este trabajo se mejorara.

Al M. en C. Jorge Eduardo Herrera Galindo de la Universidad de Mar por sus enseñanzas en microscopía y préstamo de filtros los cuales ayudaron a mejorar las fotografías de este trabajo.

Al Dr. Enrique Morales Bojórquez del CIBNOR quien tuve el gusto en conocer gracias por sus enseñanzas y conocimientos sobre la estructura de tallas.

Al Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado de la UNAM por sus correcciones en el protocolo al inicio de este trabajo.

Al equipo de cefalópodos por darme la oportunidad de conocerlos y pasar buenos momentos en el laboratorio y campo lo que hizo más amenas las horas de trabajo.

A la Biol. Mar. Margarita Mejía Gutiérrez gracias por enseñarme a utilizar los programas de ImageJ y recordarme unas funciones del ZEN core 2011, también por compañía en horas extras a la hora de tomar fotografías al igual que la Biol. Mar. María Fernanda Aguirre Guzmán.

A Karina Marisol Lugo Trejo por ayudarme a la hora de procesar muestras en el laboratorio y hacer más ligero el trabajo.

ÍNDICE

RESUMEN	i
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	2
3. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	4
3.1. Posición taxonómica de la especie	4
3.2. Distribución geográfica	4
3.3. Biología	5
3.4. Pesca.....	7
4. ANTECEDENTES	8
5. JUSTIFICACIÓN	9
6. HIPÓTESIS	10
7. OBJETIVOS	11
7.1. Objetivo general	11
7.2. Objetivos particulares	11
8. ÁREA DE ESTUDIO	12
9. MATERIALES Y MÉTODOS	14
9.1. Trabajo en campo	14
9.2. Trabajo de laboratorio y gabinete.....	14
9.3. Análisis de datos.....	18
9.3.1. Estructura de tallas	18
9.3.2. Relación Peso total-Longitud dorsal del manto	19
9.3.3. Proporción de sexos	20
9.4. Biología reproductiva	20
9.4.1. Análisis macroscópico	20
9.4.2. Preparación de muestras para el análisis histológico.....	20
9.4.3. Desarrollo gonadal.....	21
9.4.4. Índice gonadosomático (IGS)	21
9.4.5. Talla de primera madurez poblacional.....	22
9.4.5.1. Hembras	22
9.4.5.2. Machos.....	23
9.4.6. Fecundidad.....	23
10. RESULTADOS	24
10.1. Estructura de tallas	24
10.2. Relación Peso total-Longitud dorsal del manto	28
10.3. Proporción de sexos	29
10.4. Estados macroscópicos de madurez	30
10.5. Análisis histológico.....	38
10.6. Estadio gonádico.....	45
10.7. Índice gonadosomático	46
10.8. Desarrollo de ovocitos	47
10.9. Talla de primera madurez	51
10.10. Fecundidad.....	52

11. DISCUSIONES	55
11.1. Estructura de tallas	55
11.2. Relación Peso total-Longitud dorsal del manto	56
11.3. Proporción de sexos.....	56
11.4. Estados macroscópicos de madurez	57
11.5. Análisis histológico	58
11.6. Estadio gonádico	58
11.7. Índice gonadosomático.....	59
11.8. Desarrollo de ovocitos.....	59
11.9. Talla de primera madurez.....	60
11.10. Fecundidad.....	61
11.11. Desove y agregación	61
11.12. Estrategia reproductiva	63
12. CONCLUSIONES	65
13. REFERENCIAS	66
14. ANEXOS	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica para <i>Lolliguncula diomedea</i> (Tomada de Cardoso <i>et al.</i> 1989).....	5
Figura 2. Calamar dardo <i>L. diomedea</i> : A) hembra; B) macho; C) pluma; Ed) estatolito derecho; Ei) estatolito izquierdo; Ps) pico superior y Pi) pico inferior	6
Figura 3. Pesca de <i>L. diomedea</i> en la costa de Oaxaca: a) fauna de acompañamiento en la pesca del camarón y b) pesca artesanal	7
Figura 4. Ubicación geográfica del área de estudio;● sitios de muestreo,● áreas de capturas de <i>L. diomedea</i>	12
Figura 5. Esquema de <i>L. diomedea</i> en el cual se indica la longitud dorsal de manto (LDM) y la longitud ventral del manto (LVM); A) Hembra y B) Macho	16
Figura 6. Anatomía de <i>L. diomedea</i> : A) hembra y B) macho; Br) branquia; Ga) ganglio cerebral; Gn) glándula nidamental; Go) gónada; Gv) glándula oviductal; He) hepatopáncreas; Mb) masa bucal; Ov) oviducto; Pe) pene; Se) saco espermatoforico; St) saco de tinta Te) testículo.....	17
Figura 7. Distribución de frecuencia de tallas en <i>L. diomedea</i> en el Pacífico sur de México de 2017 a 2018.....	24
Figura 8. Grupos modales de la distribución de tallas por sexo de <i>L. diomedea</i> , A) hembras y B) machos de 2017 a 2018	25
Figura 9. Distribución de frecuencia de tallas por sexo (A: hembras y B: machos) y mes de <i>L. diomedea</i> en el Pacífico sur de México para el periodo 2017-2018.....	27
Figura 10. Relación peso total – longitud dorsal del manto por sexos <i>L. diomedea</i> ; A) hembras y B) machos.	29
Figura 11. Estadios de madurez de las hembras de <i>L. diomedea</i> en el Pacífico sur de México. A) Organismo fijado en formol al 10%; B) Organismo fresco; a) gónada sin divisiones de ovocitos (etapa II); b) parche espermatoforico y espermatangias con espiral; c) gónada con divisiones de ovocitos (etapa III); d) espermatangias depositadas en el oviducto; e) gónada con ovocitos formados posibles de separarse (estadio IV); f) ovocitos en racimo (IV); g) espermatangias sin espiral y h) ovocitos separados y de color blanco (estadio V)..	31

Figura 12. Pe) pene, Se) saco espermatoforico y Es) espermátóforos en diferentes etapas y Te) testículo33

Figura 13. Distribución de frecuencias de tallas y estadios de madurez por sexos de *L. diomedae*: A) hembras y B) machos. 35

Figura 14. Estadios ováricos y tipos de ovocitos en hembras del *L. diomedae* en Pacífico sur de México. I Inmaduro (Previtelogénesis): ovogonia (Op0), crecimiento primario: ovocito previtelogénico temprano (Op1) y ovocito previtelogénico tardío (Op2); II (Vitelogénesis) crecimiento secundario: ovocito vitelogénico temprano (Ov1) y ovocito vitelogénico tardío (Ov2); III (Postvitelogénesis) crecimiento terciario: ovocito postvitelogénico (Opv); IV (Postdesove) y atresias (A); n, núcleo; cf, células foliculares; y il, inclusiones lipídicas. 40

Figura 15. Etapas de madurez de machos *L. diomedae* en Pacífico sur de México. Cdd) conducto deferente distal; Ce II) cordón espermatóforico etapa II; Ce III) cordón espermatoforico etapa III; Cs conductos espermatoforicos con esperma; Em) espermátocitos; Eg) epitelio germinativo, Ep) espermátogonia; Er) epitelio de revestimiento; Et) espermátidas; Ez) espermátocitos; Fps I) folículos seminíferos poligonales (Etapa I); Fps II) folículos seminíferos semi-poligonales (Etapa II); Fps III) folículos seminíferos irregulares (Etapa III); Gm) glándula mucilaginoso; Gsc) glándula secretora; Lu) lumen; Sm) masa de esperma; Ts) testículo en estadio I. 43

Figura 16. Variación del desarrollo gonadal de *L. diomedae*: A) hembras y B) machos.45

Figura 17. Variación mensual del índice gonadosomático de *L. diomedae* en el Pacífico sur de México: A) hembra y B) macho. 46

Figura 18. Distribución de frecuencias del diámetro de ovocitos en gónadas de *L. diomedae* (Estadio IV); (A-E) etapa IV y (F-H) etapa V..... 48

Figura 19. Talla de primera madurez poblacional (L_{50}) para hembras y machos de *L. diomedae* en el Pacífico sur de México: A) hembras y B) machos. 51

Figura 20. Relación entre el número de ovocitos y la longitud dorsal del manto (A) y con el peso total (B) para las hembras de *L. diomedae*. 53

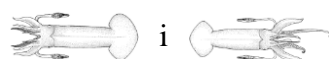
Figura 21. Relación entre el número de espermátóforos y la longitud dorsal del manto (A) y con el peso total (B) para los machos de *L. diomedae*..... 54

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de grupos estimados para <i>L. diomedea</i> en el Pacífico sur de México.	26
Tabla 2. Relación Peso total – Longitud dorsal del manto de machos y hembras de <i>L. diomedea</i> para el estadio de madurez y sexo.....	29
Tabla 3. Proporción sexual del calamar dardo <i>L. diomedea</i> por mes de muestreo.....	30
Tabla 4. Descripción de estadios de madurez en hembras de <i>L. diomedea</i> (Obs. Pers.)	36
Tabla 5. Descripción de estadios de madurez en machos de <i>L. diomedea</i> (Obs. Pers.)	37
Tabla 6. Descripción de estadios ováricos y tipos de ovocitos de las hembras calamar dedal <i>L. diomedea</i>	38
Tabla 7. Descripción de estadios del complejo espermatofórico de los machos del calamar dedal <i>L. diomedea</i>	39
Tabla 8. Etapas del desarrollo ovárico de <i>L. diomedea</i> según la ovogénesis (modificada de Nigmatullin y Markaida 2009).	47

RESUMEN

Los loliginidos son calamares de pequeño tamaño que forman cardúmenes y se encuentran en regiones costeras; tienen un delicado sabor y niveles nutricionales elevados. En México su captura es principalmente incidental en la pesquería de arrastre del camarón; en el Golfo de Tehuantepec la especie más abundante es *Lolliguncula diomedea* y en los últimos dos años en diferentes localidades de la costa de Oaxaca se ha observado esta especie en los “comederos” del barrilete *Euthynus linneatus*. El objetivo de este estudio fue caracterizar la estrategia reproductiva de *L. diomedea* en el Pacífico sur de México. Las muestras se obtuvieron de febrero 2017 a mayo 2018, durante la pesca artesanal de Puerto Ángel y en la revisión de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en el Golfo de Tehuantepec. La actividad reproductiva se evaluó mediante tres técnicas: 1) ovogénesis 2) desarrollo de la gónada (cambios histológicos en el ovario durante su crecimiento y maduración) y 3) maduración del sistema reproductivo. Se recolectaron 1,351 hembras con una longitud total de 19 a 90.3 mm; peso total de 0.1 a 27 g y 171 machos cuyo peso total fue de 0.9 a 10 g con una longitud total de 29.2 a 63.1 mm. La proporción sexual fue de 1:7.7 M:H en la cual predominaron las hembras todo el año, las cuales fueron más grandes y robustas. Las mayores abundancias de organismos inmaduros en ambos sexos se presentaron en la zona de Puerto Ángel y en estadio de madurez incipiente a desovados en la zona del Golfo de Tehuantepec. Se detectaron diferencias en la relación peso-talla por sexos, las hembras presentaron un crecimiento alométrico positivo ($b=3.16$) y los machos un crecimiento alométrico negativo ($b=2.26$). El índice gonadosomático y los análisis histológicos indicaron que el calamar dardo desova más de una vez en su vida reproductiva caracterizándose histológicamente por cinco estadios de madurez, seis etapas de desarrollo gonadal y estadios de ovocitos, en cambio, los machos solo presentaron tres estadios de madurez. En las hembras la presencia de folículos postovulatorios, atresias y ovocitos de diferente tamaño, indican que el calamar dardo presenta un desarrollo de la gónada sincrónico por grupos de desoves durante el periodo reproductivo. La L_{50} indica que las hembras (68.28 mm LDM) maduran a longitudes mayores que los machos (40.79 mm LDM). Los resultados de la estrategia reproductiva de *L. diomedea* muestran al Pacífico sur de México como área importante para el desove y reproducción de la especie.



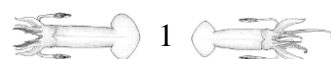
1. INTRODUCCIÓN

Los calamares de la familia Loliginidae se encuentran representados por 50 especies agrupadas en 10 géneros (Jereb *et al.* 2010), las cuales se distribuyen en todos los mares y océanos, a excepción de las zonas polares por lo que son considerados organismos cosmopolitas. Son habitantes demersales o semi-pelagicos encontrándose tanto en aguas costeras como sobre la plataforma continental y la parte superior del talud, hasta los 400 m de profundidad (Roper *et al.* 1995). Estos organismos se caracterizan por ser eurihalinos, nadadores activos y depredadores voraces (Díaz *et al.* 2000; Rocha *et al.* 2001).

La pesca de cefalópodos ha atraído interés mundial debido a la reducción de las capturas de muchas pesquerías tradicionales, lo que ha inducido a incrementar el esfuerzo para desarrollar el potencial de especies no tradicionales, como los cefalópodos (Voss 1973; Clarke 1983); debido al aumento de las poblaciones de calamares en regiones donde ha habido sobrepesca de las poblaciones de peces de fondo principalmente (Caddy y Rodhouse 1998).

Actualmente los calamares constituyen un recurso pesquero cuya explotación ha ido incrementado debido a su abundancia, rápido crecimiento y calidad nutricional (Luna-Raya *et al.* 2006). Los loligínidos representan aproximadamente el 10% de la captura mundial de cefalópodos (Roper *et al.* 1995); un arrastre camaronero puede contener varios kilos de calamares bento-pelágicos, a pesar de su talla reducida tienen buena aceptación por parte de los consumidores (Hendrickx 1985) o bien son utilizados como carnada para otras pesquerías no obstante una gran proporción es devuelta al mar (Alejo-Plata *et al.* 2001).

La abundancia de loligínidos en la pesca y a los escasos estudios sobre su ecología y biología en México, surgió el interés de realizar este trabajo de tesis que tiene como principal objetivo caracterizar la estrategia reproductiva del calamar dardo *Lolliguncula diomedea* en el Pacífico sur de México; con la finalidad de aportar información que contribuya en la evaluación del recurso como potencial pesquero para la zona de estudio.

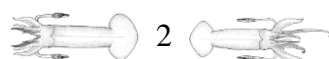


2. MARCO TEÓRICO

La clase Cephalopoda está conformada por nautilus, jibias, calamares y pulpos (Rocha 2003), los cuales dentro de los ecosistemas marinos juegan un rol de depredadores subdominantes y oportunistas (Nixon 1987). El 70% de las especies son de importancia comercial y corresponden a tres familias: Sepiidae, Ommastrephidae y Loliginidae (Voss 1973; Amaratunga 1983; Roper *et al.* 1995). Las principales pesquerías de los loliginidos se encuentran en Asia Suroriental y en países mediterráneos; sin embargo, también se llegan a capturar como fauna de acompañamiento en numerosas pesquerías costeras de arrastre, dirigidas a camarones y peces (Roper *et al.* 1984).

Los calamares a lo largo de su ciclo de vida presentan cambios respecto a su tasa de crecimiento, espectro alimenticio y distribución horizontal y vertical; el éxito de este grupo está relacionado con su capacidad de adaptación lo que le ha permitido establecerse en todos los ambientes marinos (Guerra y Pérez-Gándaras 1984). Sin embargo, Bazzino-Ferreri (2009) menciona que en un futuro los mecanismos fisiológicos adaptativos de los calamares no serán suficientes para hacer frente a los cambios ambientales asociados a la variabilidad climática. La temperatura y la salinidad del océano son factores importantes que influyen en el desarrollo embrionario y la supervivencia; por lo tanto, afectan las fases embrionarias y juveniles de los calamares (Cinti *et al.* 2004). El pH del agua marina es otro factor que influye en el crecimiento y reproducción de los calamares debido a que perjudica el transporte de oxígeno y limita el alcance de la actividad energética (Seibel y Fabry 2003).

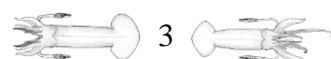
Los loliginidos crecen aceleradamente en los primeros estadios de vida (paralarva y juvenil) (Forsythe y Hanlon 1989; Hatfield 2000) y posteriormente, en la etapa adulta su crecimiento es lento (Jackson 1994; Arkhipkin 1995). Sin embargo, algunas especies a lo largo de su ciclo de vida llegan a presentar plasticidad en la forma de su cuerpo y crecimiento (Shaw *et al.* 1999) debido a los distintos papeles ecológicos, tipos de respuesta a las mismas presiones de selección y procesos de crecimiento, y morfogénesis (Zelditch *et al.* 2004). Por lo cual, para la identificación de las poblaciones y cohortes, se requiere analizar el proceso de maduración sexual, edad y crecimiento de la especie (Ehrhardt *et al.* 1986).



Para el análisis del proceso de maduración sexual en cefalópodos actualmente existen tres técnicas (Laptikhovski y Arkhikin 2001): ovogénesis (distribución del tamaño de ovocitos); 2) desarrollo de la gónada (cambios histológicos en el ovario durante su crecimiento y maduración) y 3) maduración del sistema reproductivo (cambios en todo el sistema reproductivo incluidas las glándulas accesorias y nidamentales). De los cuales este último es el más utilizado (Díaz-Uribe *et al.* 2006) ya que ofrece una estimación subjetiva y de rápida interpretación para conocer el estado de madurez; sin embargo, no puede ser usado de manera directa para detallar el proceso de desarrollo gonadal (Hernández-Muñoz 2015). Por lo cual es importante realizar un análisis histológico y de ovogénesis, los cuales permiten obtener con mayor exactitud información sobre su comportamiento reproductivo (Dávila-Robles 2009), logrando observar las diferentes fases del ciclo gonádico con la descripción del desarrollo ovárico y tipos de ovocito (Arizmendi- Rodríguez 2010).

Para la determinación de la edad se han utilizado las marcas de crecimiento en los estatolitos, ya que se ha observado la formación diaria de marcas (Jackson 2004; Pecl 2004). Una manera indirecta de validar este análisis es con la estimación de la distribución de frecuencias de las fechas de nacimiento y con la comparación de la época reproductiva; con lo cual es posible identificar los periodos favorables de supervivencia de las paralarvas (Arizmendi- Rodríguez 2010).

Actualmente se conoce muy poco sobre la biología de *Lolliguncula diomedea* a pesar de que es sugerido como un recurso con potencial pesquero que puede ser complementario a la pesca del camarón y escama (Alejo-Plata *et al.* 2014), por lo cual el presente trabajo tiene como finalidad contribuir al conocimiento sobre la estrategia reproductiva de *Lolliguncula diomedea* y con ello aportar información sobre su historia de vida, aspecto fundamental si se quiere determinar el potencial pesquero de la especie y en última instancia realizar una pesca dirigida.



3. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

3.1 Posición taxonómica de la especie

Clase Cephalopoda

Subclase Coleoidea

Superorden Decapodiformes

Orden Myopsida

Familia Loliginidae

Género Lolliguncula

Subgénero *Lolliguncula (Loliolopsis)* Berry 1929

Especie *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* Hoyle, 1904

3.2 Distribución geográfica

El género *Lolliguncula* (Steenstrup 1881) está conformado por siete especies las cuales cohabitan en el Pacífico Mexicano: *Doryteuthis opalescens* (Berry 1911); *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911); *Lolliguncula argus* (Brakoniecki y Roper 1985); *Lolliguncula diomedae* (Hoyle 1904); *Lolliguncula sp. 1* y *Lolliguncula sp. 2* (Granados-Amores *et al.* 2014); y *Pickfordiateuthis vossi* (Brakoniecki 1996). De las cuales *Lolliguncula diomedae* que es la especie en estudio se distribuye a lo largo del Pacífico Tropical Oriental y frecuentemente forma grandes cardúmenes en el Golfo de Panamá, su hábitat abarca desde la costa oeste de Baja California y Golfo de California, México hasta Ático, Perú (Cardoso *et al.* 1989, Jereb *et al.* 2010) (Fig. 1).



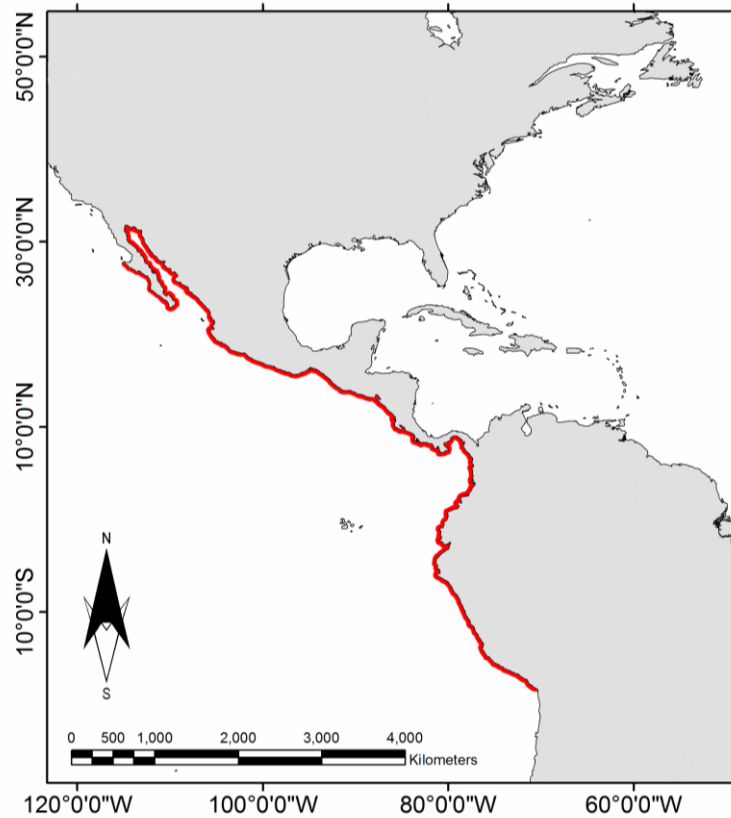


Figura 1. Distribución geográfica para *L. diomedae* (Tomada de Cardoso *et al.* 1989).

3.3 Biología

Lolliguncula diomedae es un organismo nectobentónico que habita en profundidades entre los 0 y 200 metros, siendo más abundantes entre 50 a 200 metros (Sánchez 2003); y llega a vivir a temperaturas de 21 a 28°C (Cardoso *et al.* 1989). Las masas de huevos de esta especie están unidas al sustrato por una gelatina fijante en forma de cápsulas alargadas. Cuando son paralarvas se encuentran en el plancton y se caracterizan por presentar una cabeza más estrecha que el manto y por llevar los primordios de los pares de brazos I-IV y los tentáculos; aletas bien desarrolladas, elípticas y separadas en la parte subterminal del manto (Fernández-Álvarez *et al.* 2017). En cambio, cuando son adultos tienen un manto largo y estrecho con terminaciones en punta roma; aletas en forma subromboidal con una longitud aproximada de 1/3 de la longitud del manto. Se presenta dimorfismo sexual, en el que la hembra es más grande, con brazos relativamente cortos y aletas grandes en comparación al macho, el cual es más pequeño y presenta el cuarto par de brazos hectocotilizados (Roper *et al.* 1995) (Fig. 2).

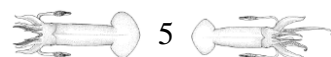




Figura 2. Calamar dardo *L. diomedea*: A) hembra; B) macho; C) pluma; Ed) estatolito derecho; Ei) estatolito izquierdo; Ps) pico superior y Pi) pico inferior.

3.4 Pesca

En México, actualmente no existe una pesquería establecida para las especies de loliginidos, sin embargo, son organismos sujetos a explotación de manera directa o incidental. La captura de calmares loliginidos ocurre principalmente como fauna de acompañamiento en la pesca de camarón y muchas veces sus montos de captura son reportados como calamar (Alejo-Plata *et al.* 2001), de las especies de loliginidos presentes en el Pacífico Mexicano, *L. diomedae* comúnmente conocido como calamar dardo es el más abundante y es capturado entre los 12 y 135 m de profundidad (Jereb *et al.* 2010; Cardoso & Hochberg 2013), generalmente esta especie es utilizada como carnada para otras pesquerías y en algunas ocasiones llega a mercados locales en pequeñas cantidades (Alejo-Plata *et al.* 2001) (Fig. 3).



Figura 3. Pesca de *L. diomedae* en la costa de Oaxaca: a) fauna de acompañamiento en la pesca del camarón y b) pesca artesanal.

4. ANTECEDENTES

Actualmente los trabajos sobre calamares de la familia loliginidae han aumentado debido al papel ecológico que desempeñan como depredadores y presa de una variedad de taxa (FAO 2010) y ante la necesidad de establecer pesquerías alternas (Voss 1973; Clarke 1983).

Algunos estudios a nivel mundial que se han realizado para los calamares loliginidos relacionados con la reproducción y edad incluyen los de Barragán (1977) para *Lolliguncula panamensis*; Sauer y Lipinski (1990) y Sauer y Melo (1999) para *Lolilo vulgaris reynauddi*; Brodziak y Macy (1996) para *Loligo pealei*; Hatfield (2000) y Laptikhovsky y Arkhipkin (2001) para *Loligo gahi*; Macewizs *et al.* (2003) para *Loligo opalescens*. Sin embargo, para el Golfo de California y las costas del Pacífico Mexicano se han realizado escasos estudios sobre la biología y ecología de los calamares loliginidos dentro de los que se encuentran: Arizmendi-Rodríguez *et al.* (2012) para *L. panamensis* en el Golfo de California; Granados-Amores (2013) para la familia Loliginidae en el Pacífico mexicano; Granados-Amores *et al.* (2013) para *L. argus* en el Golfo de California; Santana-Iturrios (2014) para la familia Loliginidae en las costas de Tamaulipas y Alejo-Plata *et al.* (2016) para *L. argus* en el Golfo de Tehuantepec.

Respecto a *L. diomedea*, se encuentran los estudios realizados en el Golfo de Tehuantepec por Alejo Plata *et al.* (2001) quienes reportaron a esta especie dentro de la fauna de acompañamiento del camarón con una representación del 2 al 4% de las capturas y un segundo estudio de Alejo Plata *et al.* (2014) quienes analizaron las tallas, sexos y madurez para la misma especie. Para el Golfo de California, Fernández-Álvarez *et al.* (2017) describieron la morfología de las masas de huevos y paralarvas de *L. diomedea* a partir de individuos eclosionados en el laboratorio.

5. JUSTIFICACIÓN

La reducción de las capturas de muchas pesquerías tradicionales ha inducido a incrementar el esfuerzo para desarrollar el potencial pesquero de especies no tradicionales como los cefalópodos, dentro de los cuales se encuentran los calamares loliginidos que representan aproximadamente el 10% de la captura mundial de cefalópodos. En el Pacífico mexicano se han reportado especies de loliginidos en la captura incidental de la pesquería de arrastre del camarón, sin embargo, el calamar gigante *Dosidicus gigas* es la única especie reconocida como objetivo de explotación comercial.

De las especies de loliginidos que se han reportado para el Pacífico mexicano en la costa de Oaxaca *Lolliguncula diomedea* es la más abundante, se presenta en las capturas incidentales de la pesca artesanal y en la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón. Actualmente no existe una pesquería formal para este calamar en la zona, pero se comercializa en fresco en los mercados locales y es utilizado como carnada para otras pesquerías. Sin embargo, existe desconocimiento total sobre su biología, por ello en este trabajo se estudian aspectos como el proceso de madurez de los órganos reproductivos, la frecuencia de cópula y desove y la talla de madurez, para entender aspectos importantes de la biología de *L. diomedea* afines al manejo apropiado del recurso

6. HIPÓTESIS

Recientemente los estudios en calamares han demostrado que llegan a presentar más de un evento reproductivo a lo largo de su ciclo de vida, por lo que se espera encontrar que *Lolliguncula diomedea* en el Pacífico sur de México sea un desovador múltiple con fecundidad elevada y madurez temprana.

7. OBJETIVOS

7.1 Objetivo general

Caracterizar la estrategia reproductiva del calamar *Lolliguncula diomedea* en el Pacífico sur de México.

7.2 Objetivos particulares

- Analizar la estructura de tallas por sexo.
- Determinar las fases de madurez del ovario mediante el análisis histológico.
- Analizar la estructura de tallas de los ovocitos y la frecuencia del desove.
- Estimar la fecundidad potencial.
- Determinar la talla de primera madurez para machos y hembras.

8. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde al Golfo de Tehuantepec, el cual se sitúa en la región oceanográfica del Pacífico Tropical Oriental. Sus límites son de 13°30' a 16°30' N y 92°30' a 96°00' O, con una extensión aproximada de 125,000 km². De acuerdo a las variaciones de la plataforma continental, el Golfo se ha regionalizado en : 1) porción occidental la cual abarca de la costa chica de Oaxaca de Salina de Márquez hasta los límites con el estado de Guerrero, se caracteriza por pertenecer a la zona montañosa de la costa del Suroeste, frente a la cual la plataforma continental es muy angosta, la costa es rocosa y en escasos sitios se desarrolla una incipiente planicie costera y 2) porción oriental abarca de Salina del Márquez en Oaxaca a Río Suchiate en Chiapas, se caracteriza por presentar una llanura costera en desarrollo, la cual está asociada a una plataforma continental relativamente amplia (Carranza-Edwards *et al.* 1975) (Fig. 4).

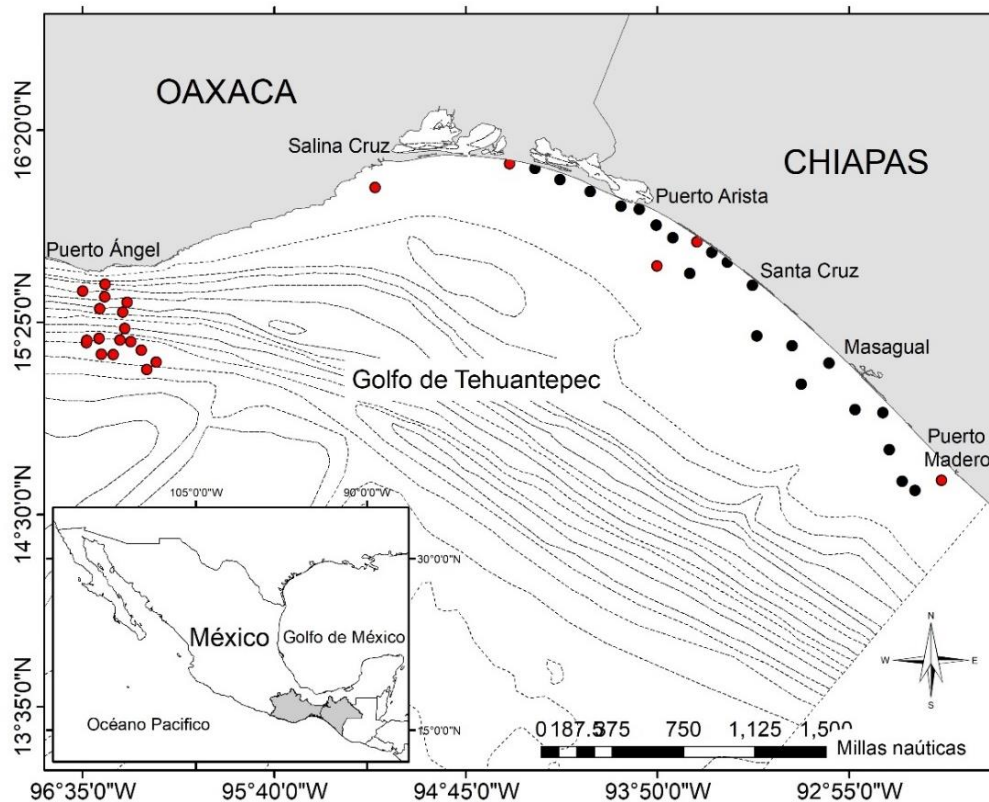


Figura 4. Ubicación geográfica del área de estudio;● sitios de muestreo,● áreas de capturas donde se presentó *L. diomedea*.

La circulación del Golfo de Tehuantepec se encuentra influenciada estacionalmente por la corriente Costera de Costa Rica (CCCR) la cual se presenta a largo de la costa mexicana hasta

Cabo corrientes de junio a julio, dicha corriente es alimentada por la corriente Nor-Ecuatoria (CCNE) que empieza a desarrollarse en mayo/junio alcanzando su máxima intensidad alrededor de noviembre. Sin embargo, de noviembre a enero a medida que la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) se desplaza hacia el sur, las isothermas ecuatoriales se van debilitando y con ello se van disminuyendo la CCNE y la CCCR, por lo tanto, la CCNE se encuentra ausente en la primavera (junio) y la CCCR es ausente en el Golfo de Tehuantepec (Wyrcki 1965).

En la región, los cambios de patrón de vientos marcan dos temporadas climáticas; el periodo de secas (noviembre-abril) y de lluvias (mayo-octubre) (Magaña 1999); durante la época de secas, se presentan los vientos del Norte o Tehuanos (Trasviña y Barton 1997): Estos vientos atraviesan el istmo hacia el Golfo de Tehuantepec y producen un arrastre del agua hacia el sur, lo que ocasiona un descenso de la temperatura superficial en el centro del Golfo, aumento de salinidad y cambios en la circulación. Sin embargo, cuando los vientos disminuyen su fuerza se reinicia el calentamiento progresivo del agua superficial y se restablece la circulación superficial del Golfo de Tehuantepec y de las aguas adyacentes (Robles Jarero y Lara-Lara 1993), también debido a la intensidad de los vientos tehuanos se llegan a generar un par de remolinos de dirección contraria en ambos lados del chorro de viento (Lavín *et al.* 1992): el remolino anticiclónico que se forma al oeste generalmente es más intenso, de menor diámetro y más longevo que el remolino ciclónico que se forma en la zona este y que no siempre es visible (Velázquez-Muñoz *et al.* 2011).

El clima de acuerdo con la escala de Köppen y la modificación de García (1964) es cálido subhúmedo con lluvias en el verano (Aw), con una precipitación media anual de 800 a 1200 mm y evaporación promedio anual de 900 mm. El valor promedio de la temperatura superficial del mar oscila entre 28 a 30°C (Fiedler y Talley 2006); salinidad de 33.5 a 34.5 ups y una profundidad en la termoclina de 60 m la mayor parte del año (Fieldler 1992). Sin embargo, cuando se presenta el evento de “La Niña” las aguas superficiales sufren una disminución de temperatura entre tres y cinco grados centígrados por debajo del promedio, en cambio, en un año “El Niño” se da un aumento de la temperatura que oscila entre uno y tres grados por arriba del promedio (Trasviña *et al.* 1999).

9. MATERIALES Y MÉTODOS

9.1 Trabajo en campo

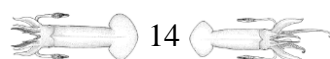
El material biológico se obtuvo a partir de dos fuentes: 1) pesca artesanal en Puerto Ángel y 2) fauna de acompañamiento de la pesca de camarón donde se realizaron 86 arrastres en los meses de noviembre y diciembre de 2017, y mayo de 2018.

La captura de loliginidos provenientes de la pesca artesanal se realizó de muestreos diarios en los lugares de desembarque. Se recolectaron todos los organismos que se encontraban dentro de las lanchas, los cuales fueron colocados en bolsas con sus respectivas etiquetas y trasladados en una hielera a la Universidad del Mar-Campus Puerto Ángel, para su procesamiento.

La captura de camarón se realizó con una red de arrastre (27.4 m en relinga superior con luz de maya de 57.1 mm en el cuerpo y 33.9 mm en el copo; tablas de 25.4 x 152.4 cm) a una profundidad entre 16 y 56 m. Los arrastres se realizaron a una velocidad aproximada de 2 nudos. La captura de cada arrastre se colocó sobre la cubierta del barco, en seguida se tomaba una muestra de 40 a 50 kg. Los organismos fueron colocados en bolsas de plástico y se mantuvieron en congelación para su posterior procesamiento.

9.2 Trabajo de laboratorio y gabinete

Los ejemplares de calamar obtenidos fueron identificados hasta el nivel especie, con base en la observación de sus caracteres diagnósticos de acuerdo con Roper *et al.* (1995). A cada organismo se le midió la longitud dorsal del manto (LDM, mm) con un vernier digital *Truper* de una precisión ± 0.1 mm. El peso total (PT, g) se registró con una balanza OHAUS HH320 precisión ± 0.1 g. El sexo se clasificó por la observación de gónadas y el dimorfismo sexual, ya que los machos presentan ambos brazos del cuarto par hectocotilizados; al derecho se le observa un pliegue membranoso en la quilla ventral y sus ventosas son pequeñas; en cambio el izquierdo es extraordinariamente alargado, se asemeja a una fusa y sus ventosas son minúsculas en la zona basal (Fig. 5).



Se realizó un corte longitudinal en la parte ventral del manto para la extracción de las gónadas. En hembras se extrajo el ovario y glándulas nidamentales; mientras que para los machos se obtuvo el complejo espermatofórico. Las estructuras fueron pesadas en una balanza analítica OHAUS CS2000 precisión ± 0.1 g (Fig. 6). Por último, para el análisis histológico las gónadas se fijaron en formol al 10% neutralizado con borato de sodio.

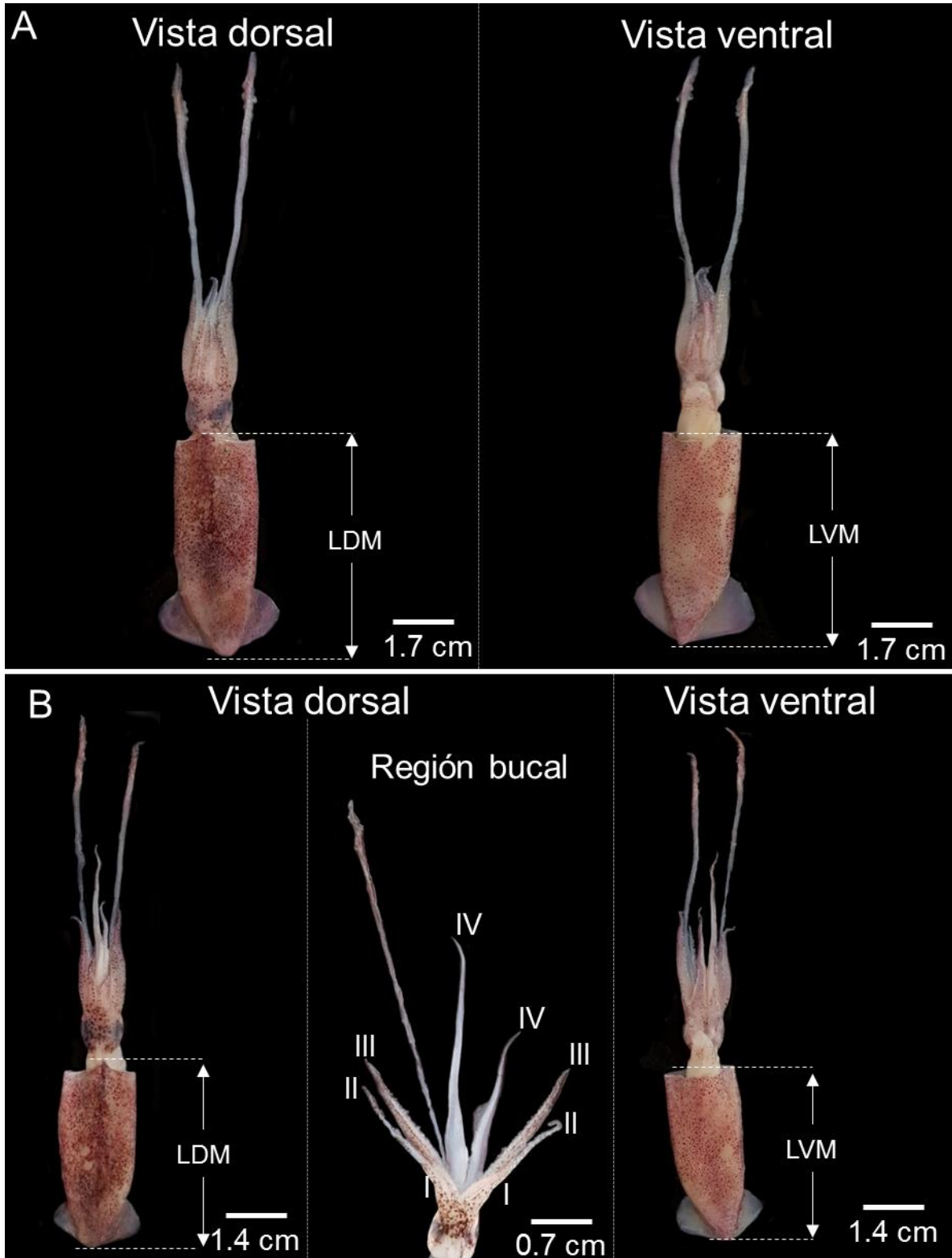


Figura 5. Esquema de *L. diomedea* en el cual se indica la longitud dorsal de manto (LDM) y la longitud ventral del manto (LVM), A) Hembra y B) Macho.

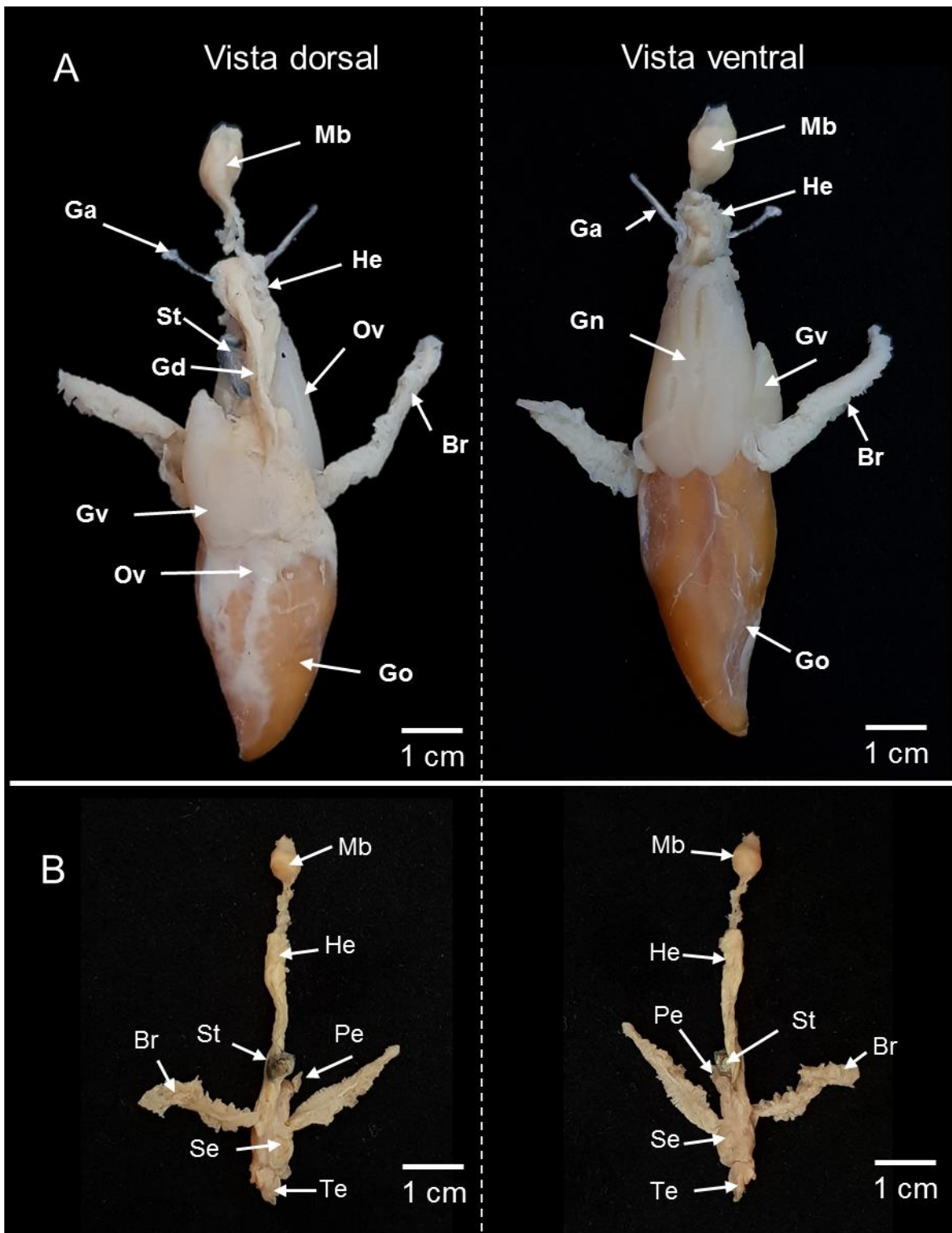


Figura 6. Anatomía de *L. diomedea*: A) hembra y B) macho; Br) branquia; Ga) ganglio cerebral; Gn) glándula nidamental; Go) gónada; Gv) glándula oviductal; He) hepatopáncreas; Mb) masa bucal; Ov) oviducto; Pe) pene; Se) saco espermatoforico; St) saco de tinta Te) testículo.

9.3 Análisis de datos

9.3.1 Estructura de tallas

La estructura de tallas de *L. diomedea* se analizó agrupando a los organismos en intervalos de 2 mm de LM. La estimación de las cohortes observadas de las distribuciones de tallas se determinó utilizando una distribución multinomial de acuerdo con la siguiente función:

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

Donde:

x_i = número de veces que el evento i ocurre en n muestras.

n = tamaño de la muestra.

p_i = probabilidad o proporciones separadas de que cada evento k (# de modas) suceda.

Para la anterior función fue necesario estimar los parámetros del modelo, por lo que se transformó en una ecuación de expresión de verosimilitud:

$$-\ln L\{x_i|n, p_1, p_2, \dots, p_k\} = \sum_{i=1}^n [x_i \ln(p_i)] \quad (2)$$

Siguiendo la condición de que la distribución de las tallas para cada intervalo de longitud puede analizarse como una distribución normal y determinando que cada moda corresponde a una diferente cohorte en la población; las estimaciones de las proporciones relativas esperadas de cada categoría de longitud se describieron a partir de la siguiente función de densidad:

$$p_i = \frac{1}{\sigma LM_n \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(LM - \mu LM)^2}{2\sigma LM_n^2}} \quad (3)$$

Donde:

μLM y σLM = media y desviación estándar de la longitud manto que corresponde a las n medias que están presentes en la distribución de longitudes de cada muestreo.

Los parámetros μLM y σLM fueron estimados mediante una herramienta de optimización solver, minimizando el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996). Por lo que fue necesario contrastar los valores estimados y observados a través de una función

logarítmica de distribución multinomial, con la finalidad de estimar las frecuencias esperadas y parámetros del modelo (Haddon 2001):

$$-\ln L\{L|\mu LM, \sigma LM\} = -\sum_{i=1}^n L_i \ln(\hat{p}_i) = -\sum_{i=1}^k L_i \ln\left(\frac{\hat{L}_i}{\sum \hat{L}_i}\right) \quad (4)$$

Donde:

L_i = frecuencia observada de una talla i .

\hat{L}_i = es la suma de p_i de los k eventos posibles.

Una vez obtenidos los grupos de tallas, se evaluaron de acuerdo con el criterio de Akaike (AIC) el cual menciona que el grupo con el valor más bajo de AIC es el más confiable (Akaike 1973):

$$AIC = (-\ln L * 2) + (2 * \theta_i) \quad (5)$$

Donde:

L = logaritmo natural negativo de verosimilitud estimado por la función logarítmica de verosimilitud.

θ_i = número de parámetros estimados en cada modelo.

9.3.2 Relación peso total-longitud dorsal del manto

A la relación PT y LDM se le ajustó un modelo potencial y sus diferencias se evaluaron con un análisis de covarianza (ANCOVA). Para determinar el tipo de crecimiento se utilizó una prueba de *t-Student*, donde el crecimiento es isométrico si la $b=3$, alométrico positivo si la $b>3$ y alométrico negativo si la $b<3$ (Zar 1999). Para lo cual se utilizó en siguiente modelo:

$$PT = a * LDM^b$$

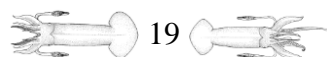
Donde:

PT = Peso total

a = intercepto

LDM = longitud dorsal del manto

b = coeficiente de alometria



9.3.3 Proporción de sexos

La proporción de sexos fue calculada para la captura total. Dicho análisis está basado en la razón hembras/machos (H: M) de la muestra analizada. Se utilizó el análisis de Chi-cuadrada (χ^2) considerando la corrección de Yates (Zar 1996) para determinar si la proporción de sexos se desvía de la relación 1:1.

$$\chi^2 = \frac{(|f_{\sigma} - f_{\varphi}| - 0.5)^2}{N}$$

Donde:

f_{σ} = frecuencia de machos.

f_{φ} = frecuencia de hembras.

N = frecuencia de machos y hembras.

Si el valor calculado de χ^2 es mayor que el valor de tablas ($\chi^2_{0.05, 1}=3.841$), la proporción sexual no es 1:1.

9.4 Biología reproductiva

9.4.1 Análisis macroscópico

La madurez fue determinada mediante la observación de las características morfológicas que presentan los órganos reproductivos de cada sexo y de acuerdo con la escala propuesta por Lipiński y Underhill (1995). En el caso de las hembras se observó el tamaño y color de la gónada, oviducto, glándulas nidamentales y accesorias, también se tomó en cuenta el color y tamaño de ovocitos en la gónada, así como la presencia de paches con o sin espermatangias. En los machos se consideró tamaño y color del testículo y del complejo espermatofórico, la proporción de llenado de espermátóforos dentro del saco de Needham (Hernández-Muñoz 2015).

9.4.2 Preparación de muestras para análisis histológico

Las gónadas que se fijaron en formol al 10% neutralizado con borato de sodio, transcurridas las 24 horas fueron enjuagadas en agua corriente y colocadas en histocassettes, los cuales posteriormente fueron deshidratados en una serie gradual de alcohol etílico (Anexo 1), se transparentaron con Citri-Solv y por último se incluyeron en Paraplast para realizar los



bloques con los cuales se realizaron los cortes de un grosor de 5 μm con ayuda de un micrótomo rotatorio *Leica*.

Los cortes se desparafinaron introduciéndolos en la estufa a una temperatura de 60°C por 48 horas; posteriormente se realizó la tinción, utilizando la técnica de Hematoxilina- Eosina (Humason 1979) modificada por Bancroft y Stevens (1990) (Anexo 2), con las laminillas obtenidas se procedió a la clasificación de las células para determinación del estadio de madurez sexual.

El análisis de las laminillas se realizó con ayuda de un microscopio *Axio Lab. A1* y una cámara *AxioCam ERc5s*. Las laminillas fueron revisadas con diferentes objetivos, a partir de las cuales se clasificarán los distintos tipos de ovocitos con base al proceso de ovogénesis (previtelogénesis, vitelogénesis y postvitelogénesis) de acuerdo con la propuesta de Arizmendi-Rodríguez *et al.* (2012) para *Lolliguncula panamensis*.

9.4.3 Desarrollo gonadal

Fue estimado por sexos en función del porcentaje de organismos por estadio de madurez según la escala de Lipiński y Underhill (1995), como:

$$FR_i = \left(\frac{n_i}{N} \right) * 100$$

Dónde:

FR_i = porcentaje de gónadas en la etapa de madurez i .

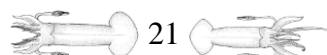
n_i = número de gónadas en la etapa de madurez i .

N = número total de gónadas examinadas.

9.4.4 Índice gonadosomático (IGS)

El índice gonadosomático se calculó para hembras y machos a partir de la relación entre el peso total del ovario y el peso total en las hembras; el peso del complejo de espermatóforos y el peso total en los machos (Sauer *et al.* 1999; Markaida y Sosa-Nishizaki 2001):

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



Dónde:

PTG = peso de la gónada (hembras, peso ovario; machos, peso complejo espermatofórico).

PT = peso total del organismo.

9.4.5 Talla de primera madurez poblacional

9.4.5.1 Hembras

La talla de primera madurez (L_{50}) se estimó con organismos en estadio IV y V, utilizando el modelo logístico binomial (Brouwer y Griffiths 2005), el cual nos muestra la longitud a la que el 50% de los organismos se encuentran maduros.

$$P = \frac{1}{1 + \exp^{-(Lt_i - Lt_{50})/\alpha}}$$

Dónde:

P = proporción de organismos maduros en el intervalo de a clase i .

Lt_i = longitud en el intervalo de la clase i .

Lt_{50} = longitud en la cual el 50% de los organismos están sexualmente maduros.

α = amplitud de la ojiva de madurez.

El ajuste al modelo se realizó minimizando la función objetivo del logaritmo negativo de verosimilitud (Brouwer y Griffiths 2005) con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996).

$$-\ln L = - \sum_{i=1}^n \left[m_i * \ln \left(\frac{p_i}{1 - p_i} \right) + n * \ln(1 - p_i) + \ln \binom{n_i}{m_i} \right]$$

$$\binom{n_i}{m_i} = \frac{n_i!}{([n_i - m_i]! m_i!)}$$

Donde:

n_i = número de organismos de la clase i .

m_i = número de organismos maduros en el intervalo de la clase i .



9.4.5.2 Machos

En el caso de los machos la L_{50} se estimó con organismos en estadio II y III utilizando la función logística (Sparre y Venema 1997):

$$P = \frac{1}{1 + \exp^{-a(L_i - b)}}$$

Donde:

P = fracción de calamares maduros

L_i = longitud del manto

a y b = parámetros estimados aplicando la máxima verosimilitud (Haddon 2001).

a es la pendiente de la curva que describe la tasa de cambio en P , y $b = L_{50}$.

9.4.6 Fecundidad

La fecundidad se estimó en gónadas en estadio IV. Para la separación de los ovocitos las gónadas fueron colocadas en tubos con jabón neutro y una vez separados fueron preservados en alcohol al 70%. De cada gónada se obtuvieron tres submuestras de 0.050 g de ovocitos con una balanza analítica OHAUS CS2000 precisión ± 0.1 g. Posteriormente de cada submuestra se contó el número de ovocitos y se midieron 20 de ellos con ayuda de un micrómetro de platina y estereoscopio *Discovery V8*. La producción de ovocitos se estimó por el cálculo de Love y Johnson (1998):

$$\text{Produccion de ovocitos} = PG * \frac{NHP}{PH}$$

Donde:

PG = peso total de la gónada.

NHP = promedio de ovocitos de la submuestra.

PH = peso de la submuestra.

10. RESULTADOS

10.1 Estructura de tallas

Se analizaron 1,522 organismos capturados de febrero 2017 a mayo 2018 de los cuales 1,351 fueron hembras y 171 machos (Fig. 7).

La estructura de tallas en hembras presentó un intervalo de 19.0 a 90.3 mm LDM y de acuerdo con el criterio de Akaike se determinaron tres modas (moda 1=27.3, moda 2=58.8 y moda 3= 72.6 mm LDM) con un valor de AIC = 8421.5 (Fig. 8A y Tabla 1). Los machos presentaron intervalos de tallas de 29.2 a 63.1 mm LDM y una moda (moda 1= 43.5 mm LDM) con un valor de AIC = 949.3 (Fig. 8B y Tabla 1).

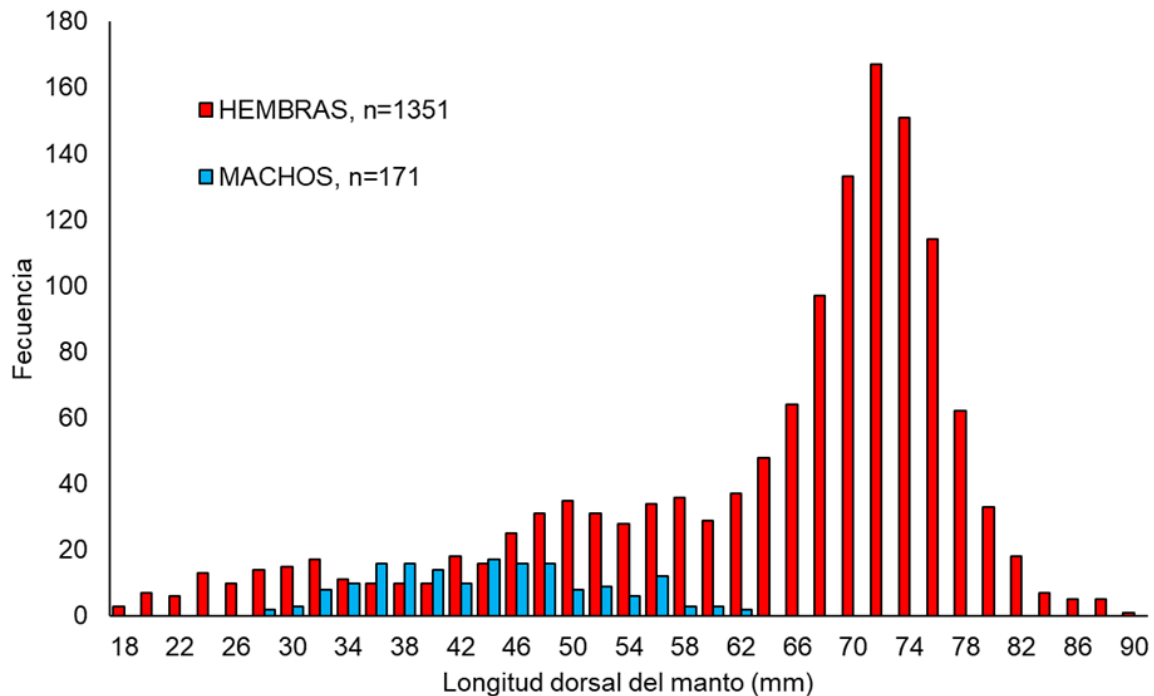


Figura 7. Distribución de frecuencia de tallas en *L. diomedea* en el Pacífico sur de México de 2017 a 2018.

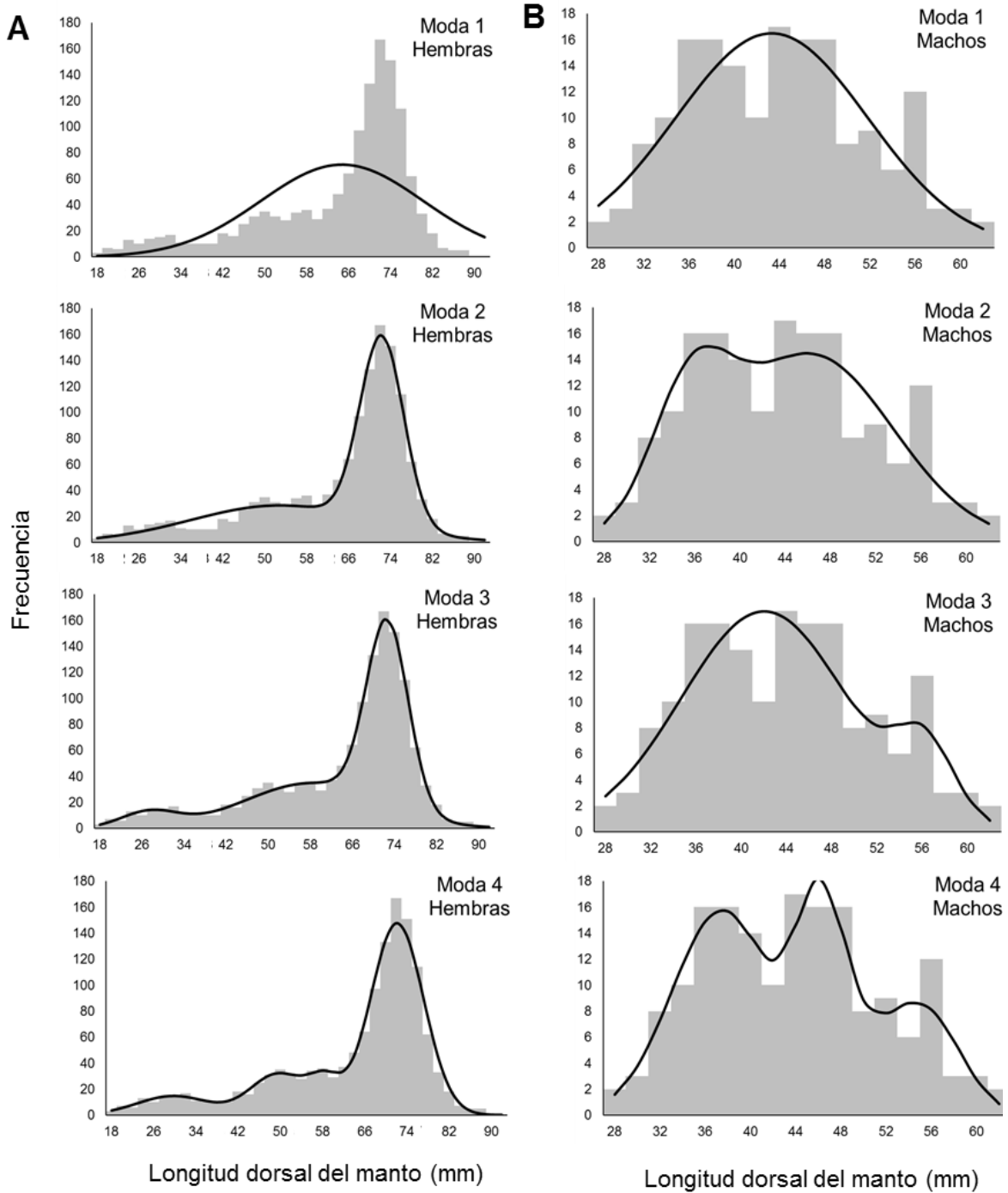


Figura 8. Grupos modales de la distribución de tallas por sexo de *L. diomedae*, A) hembras y B) machos de 2017 a 2018.

Tabla 1. Número de grupos estimados para *L. diomedea* en el Pacífico sur de México.

Sexo	Grupos	FO	θ_i	AIC	
Hembras	Moda 1	4528.79119	3	9063.58238	
	Moda 2	4216.249725	6	8444.499449	
	Moda 3	4201.776345	9	8421.55269	*
	Moda 4	4201.52036	12	8427.040719	
Machos	Moda 1	471.658534	3	949.3170679	*
	Moda 2	469.8411863	6	951.6823726	
	Moda 3	470.5008685	9	959.001737	
	Moda 4	467.577242	12	959.154484	

FO es el valor estimado de la función objetivo, θ_i es el número de parámetros estimados utilizados para la optimización no lineal de FO, (*) muestra el AIC más pequeño.

Al analizar la estructura de tallas por sexo y mes se observó que en las hembras a lo largo del muestreo presentaron una variación de modas de una a tres, con una talla modal mínima de 28.12 (febrero 2017) y una máxima de 76.95 mm de LDM (abril 2018) (Fig. 9A), en cambio los machos de mayo 2017 a mayo 2018 solo presentaron una moda, con una talla modal mínima de 34.04 (diciembre 2017) y máxima de 48.34 mm de LDM (mayo 2018), ya que en febrero y marzo 2017 no hubo presencia de ellos (Fig. 9B).

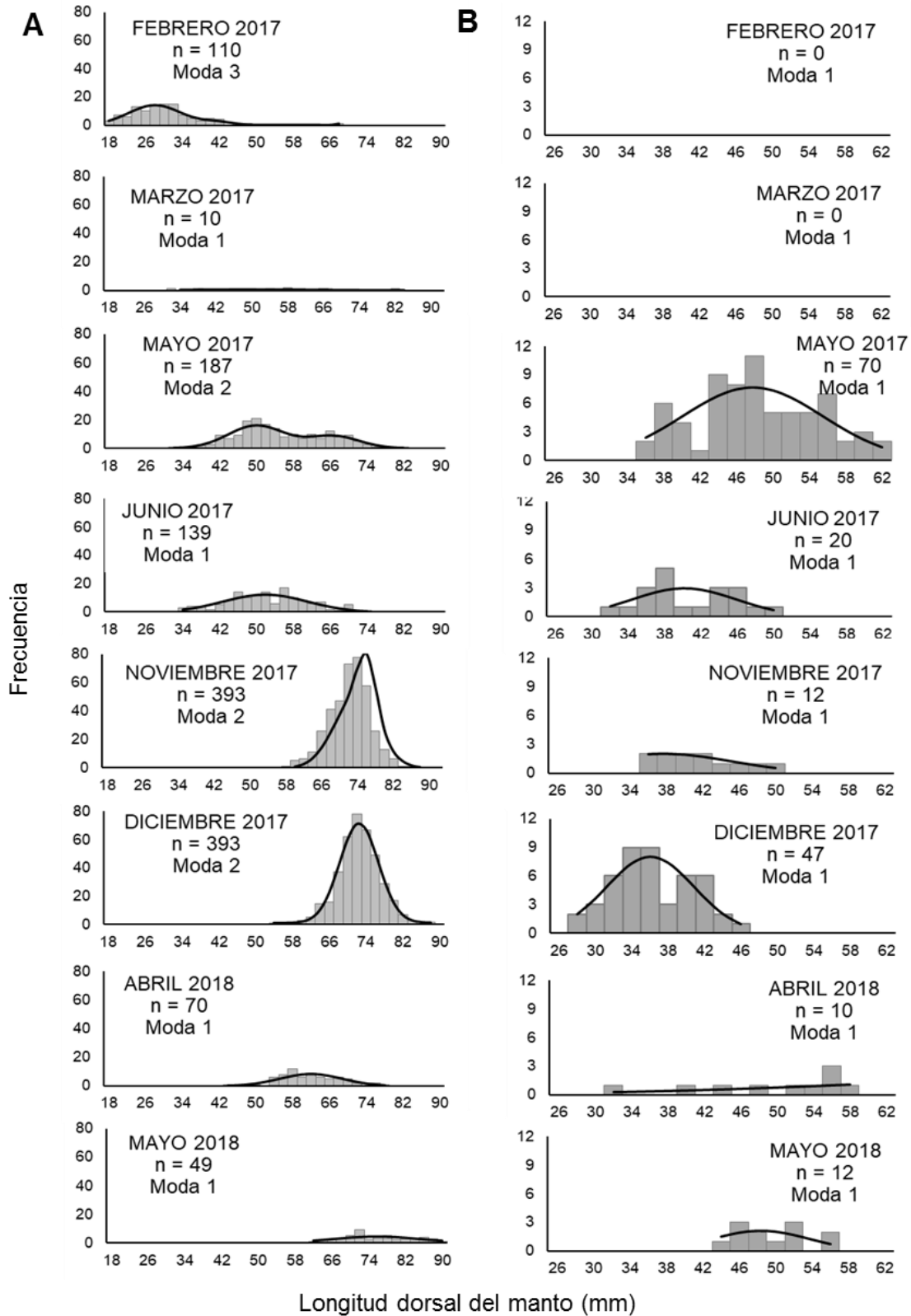


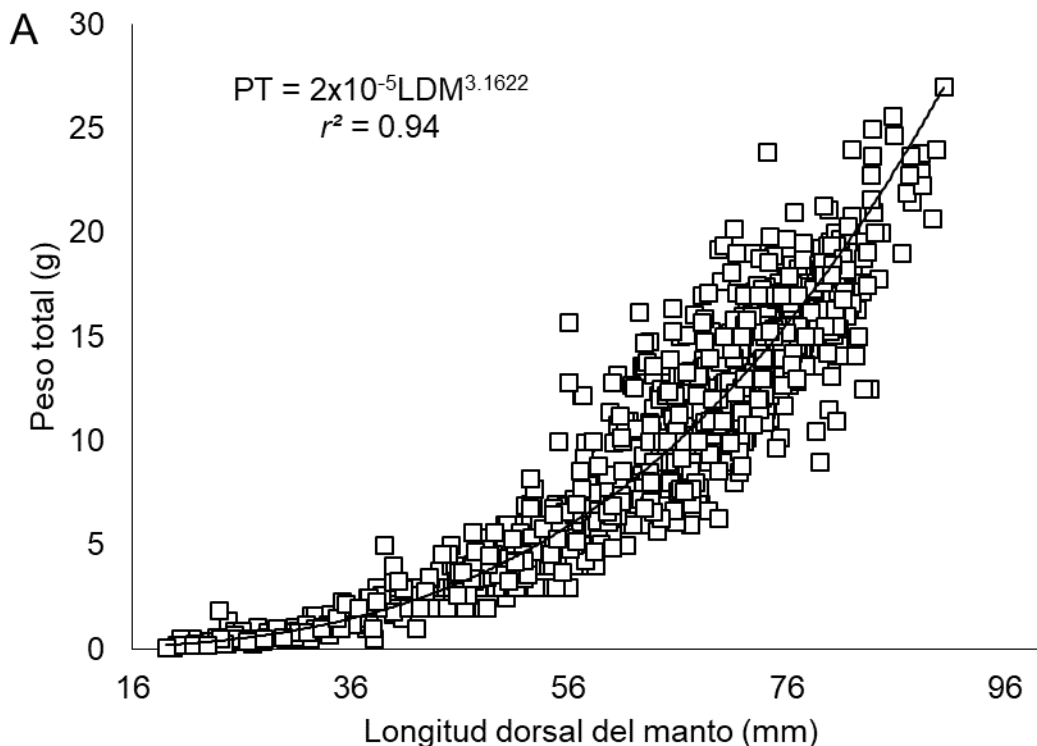
Figura 9. Distribución de frecuencia de tallas por sexo (A: hembras y B: machos) y mes de *L. diomedae* en el Pacífico sur de México, para el periodo 2017-2018.

10.2 Relación peso total-longitud dorsal del manto

La relación Pt-LDM por sexo mostró diferencias significativas ($F_{tablas} = 1.65$, $p < 0.05$), las hembras presentaron una mayor variación en peso (0.1 a 27 g) y más robustez en comparación a los machos que son más pequeños y menos pesados (0.9 a 10g).

Las hembras presentaron un crecimiento alométrico positivo ($b=3.16$; t -Student, $p < 0.05$) lo que indica un mayor crecimiento en peso que longitud del manto (Fig. 10A). En cambio, los machos presentaron una alometría negativa ($b=2.26$; t -Student, $p < 0.05$) por lo que demostraron una mayor longitud en manto que peso total (Fig. 10B).

Al analizar el Pt-LDM por estadios y sexos se observaron diferencias significativas ($F_{tablas} = 1.64$, $p < 0.05$). Las hembras en estadios de madurez I y II presentaron un crecimiento alométrico positivo, en cambio, en estadio III, IV y V su crecimiento fue alométrico negativo. Respecto a los machos en todos sus estadios (I, II y III) presentaron un crecimiento alométrico negativo (Tabla 2).



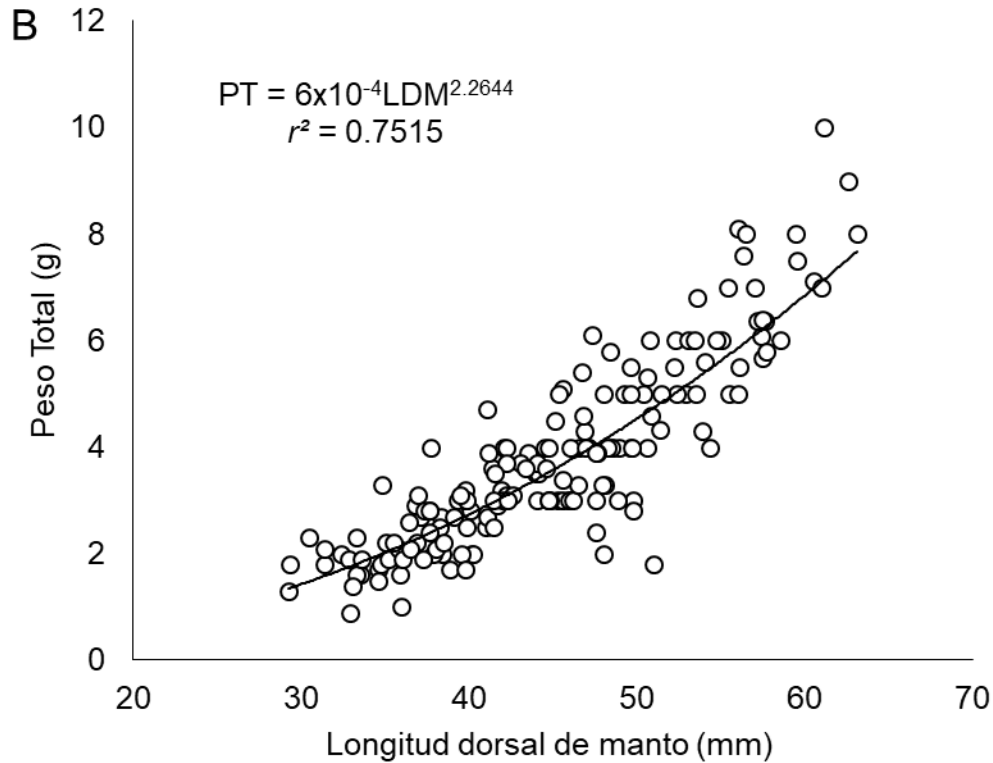


Figura 10. Relación peso total – longitud dorsal del manto por sexos *L. diomedea*: A) hembras y B) machos.

Tabla 2. Relación peso total – longitud dorsal del manto de machos y hembras de *L. diomedea* para el estadio de madurez y sexo.

Estado de madurez	Hembras				Machos				<i>t-Student</i>
	n	a	b	r^2	n	a	b	r^2	
Inmaduro (I)	423	2.0E-05	3.1008	0.9052	94	3.0E-04	2.4699	0.7646	<i>t, p</i> <0.05
Madurez incipiente (II)	22	5.0E-07	4.0105	0.8408					<i>t, p</i> <0.05
En maduración (III) a Desovado (V)	902	2.4E-03	2.0158	0.4572	76	6.0E-04	2.2644	0.7515	<i>t, p</i> <0.05

10.3 Proporción de sexos

A lo largo del periodo de muestreo, se observó una dominancia de hembras 1: 7.7 M:H ($\chi^2=916.9$, $p<0.05$) (Tabla 3). La proporción de sexos varió mensualmente y en noviembre 2017 se presentó el mayor número de hembras resultando en una proporción de sexos 32.7 :1 H:M ($\chi^2=357.4$, $p<0.05$); en febrero y marzo 2017 solo se registraron hembras en las capturas. La mayor cantidad de machos se registraron en mayo 2017; sin embargo, las hembras fueron dominantes todo el año.

Tabla 3. Proporción sexual del calamar dardo *L. diomedea* por mes de muestreo.

Año	Meses	Hembras	Machos	H:M	Estadístico
2017	Febrero	110	0	1:0	$\chi^2=109.0, p<0.05$
	Marzo	13	0	1:0	$\chi^2=12.0, p<0.05$
	Mayo	187	70	2.6:1	$\chi^2=52.8, p<0.05$
	Junio	139	20	7:1	$\chi^2=88.3, p<0.05$
	Noviembre	393	12	32.7:1	$\chi^2=357.4, p<0.05$
	Diciembre	393	47	8.3:1	$\chi^2=271.2, p<0.05$
2018	Abril	70	10	7:1	$\chi^2=44.2, p<0.05$
	Mayo	49	12	2:1	$\chi^2=21.8, p<0.05$

10.4 Estados macroscópicos de madurez

Para hembras (1,354 organismos) de *L. diomedea* se determinaron cinco estadios de madurez: inmadura, madurez incipiente, en maduración, madurez avanzada y desovada (Fig. 11 y Tabla 4). En los machos (171 organismos) se determinaron tres etapas de madurez: inmaduro, maduro y desovado (Fig. 12 y Tabla 5).

Al analizar los estadios de madurez respecto a la longitud dorsal del manto se observó que en las hembras cada estadio presenta un intervalo de tallas (Fig. 13A), en cambio, en los machos no existe un intervalo de tallas determinado para cada estadio (Fig. 13B).

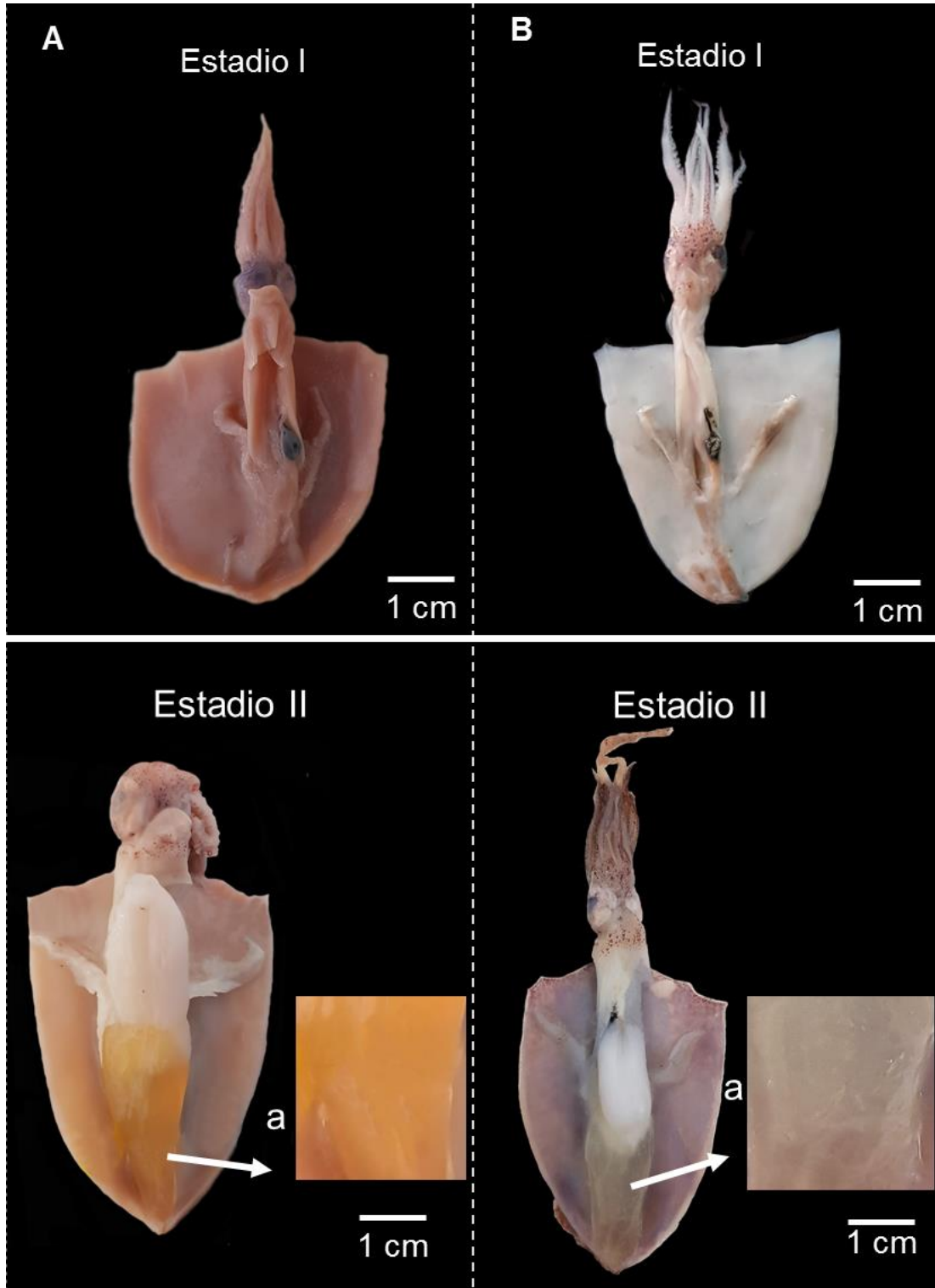


Figura 11. Estadios de madurez de las hembras de *L. diomedea* en el Pacífico sur de México. A) Organismo fijado en formol al 10%; B) Organismo fresco; a) gónada sin divisiones de ovocitos (etapa II); b) parche espermatofórico y espermatangias con espiral; c) gónada con divisiones de ovocitos (etapa III); d) espermatangias depositadas en el oviducto; e) gónada con ovocitos formados posibles de separarse (estadio IV); f) ovocitos en racimo (IV); g) espermatangias sin espiral y h) ovocitos separados y de color blanco (estadio V).

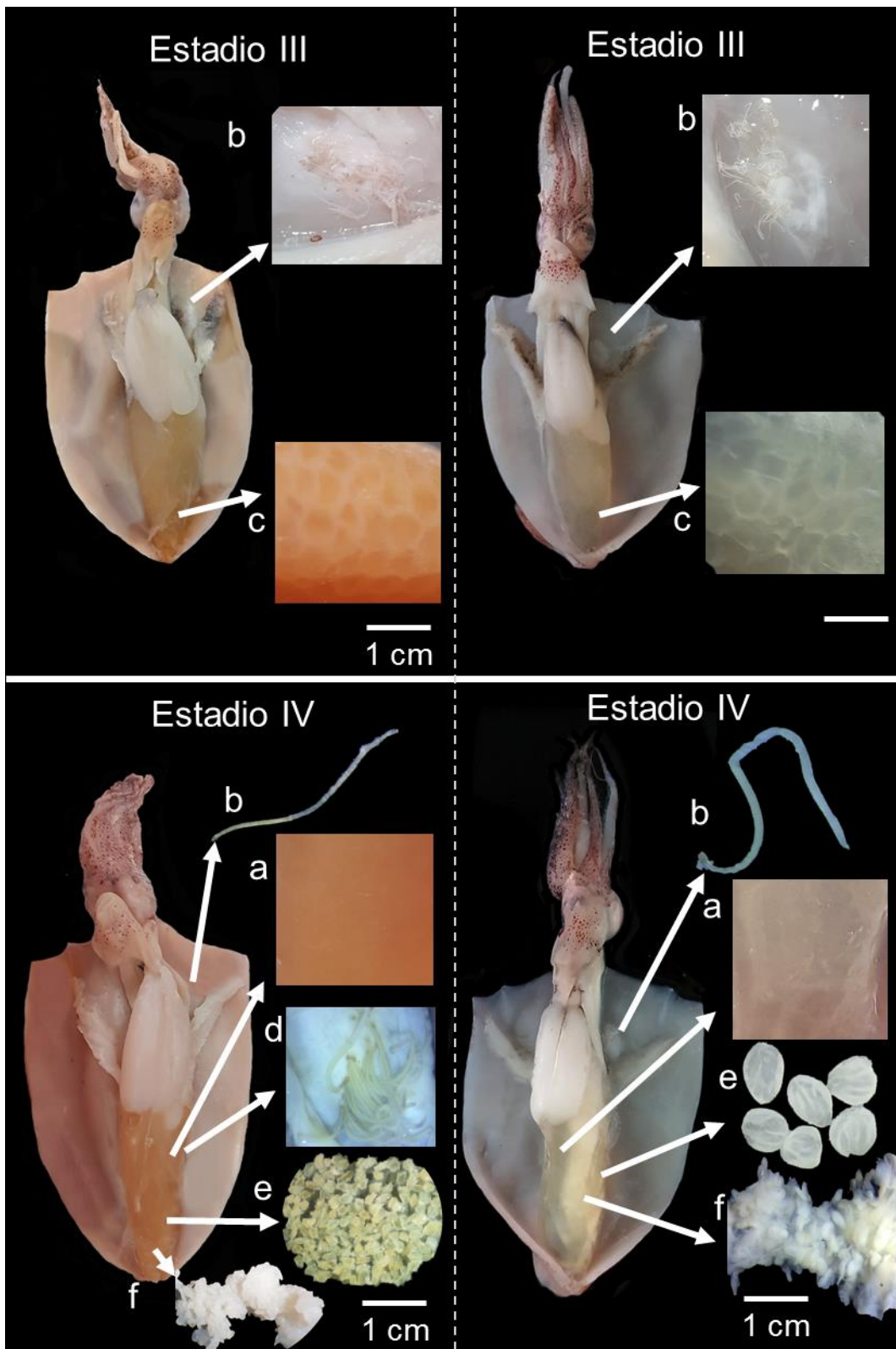


Figura 11. Continuación.

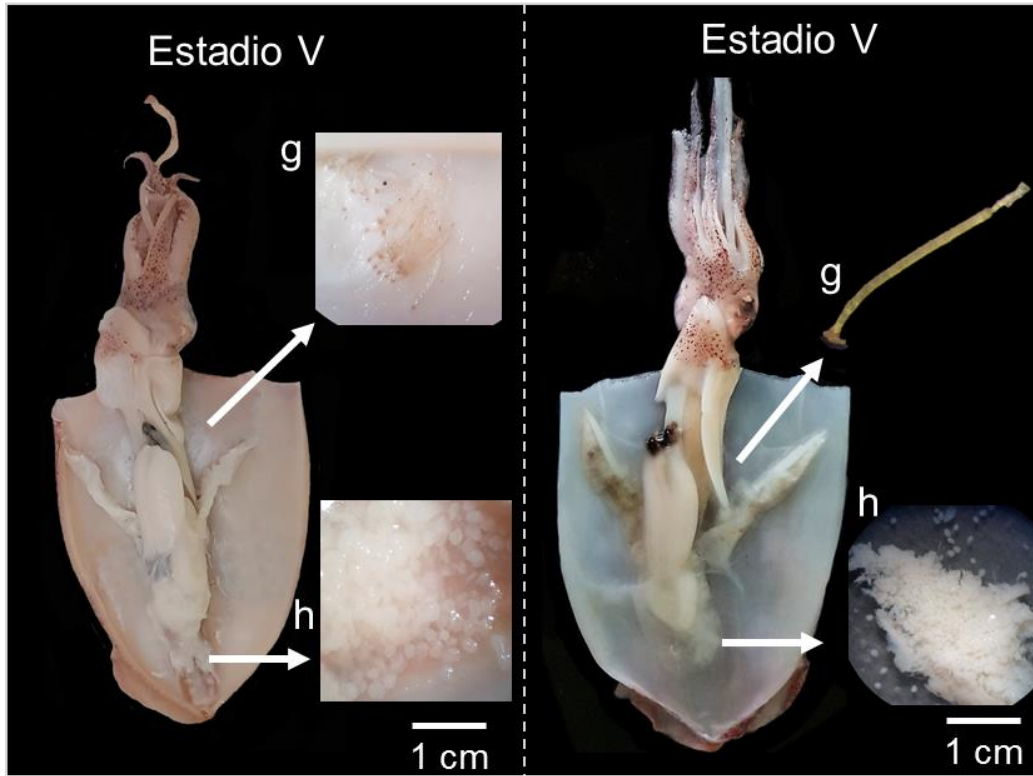


Figura 11. Continuación.

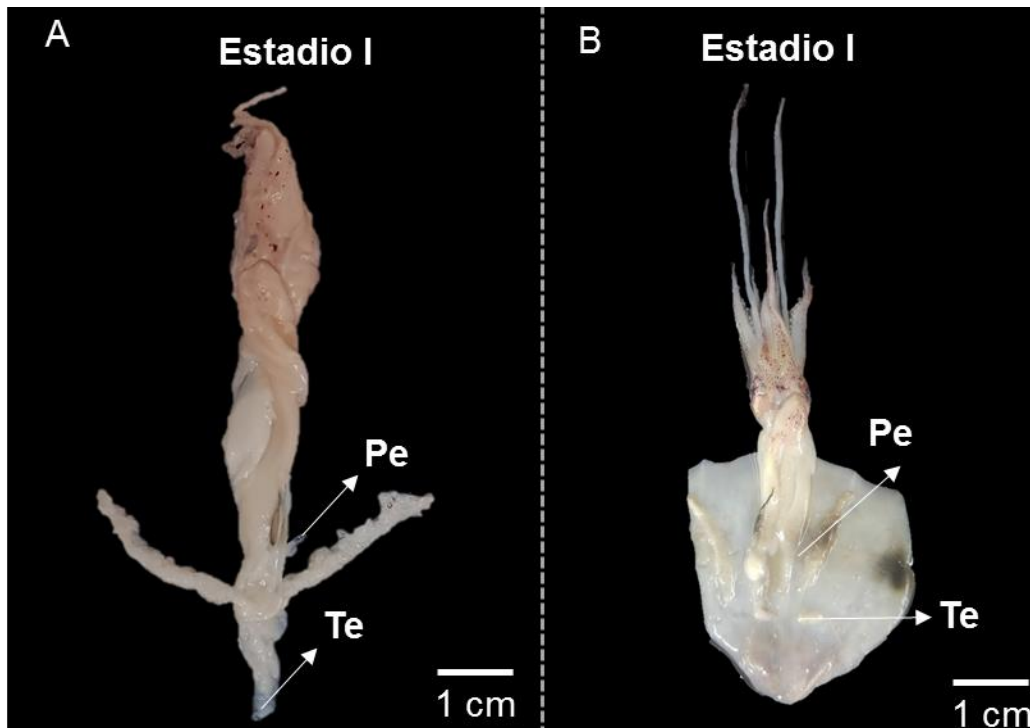


Figura 12. Pe) pene, Se) saco espermatoforico, Es) espermátóforos en diferentes etapas y Te) testículo.

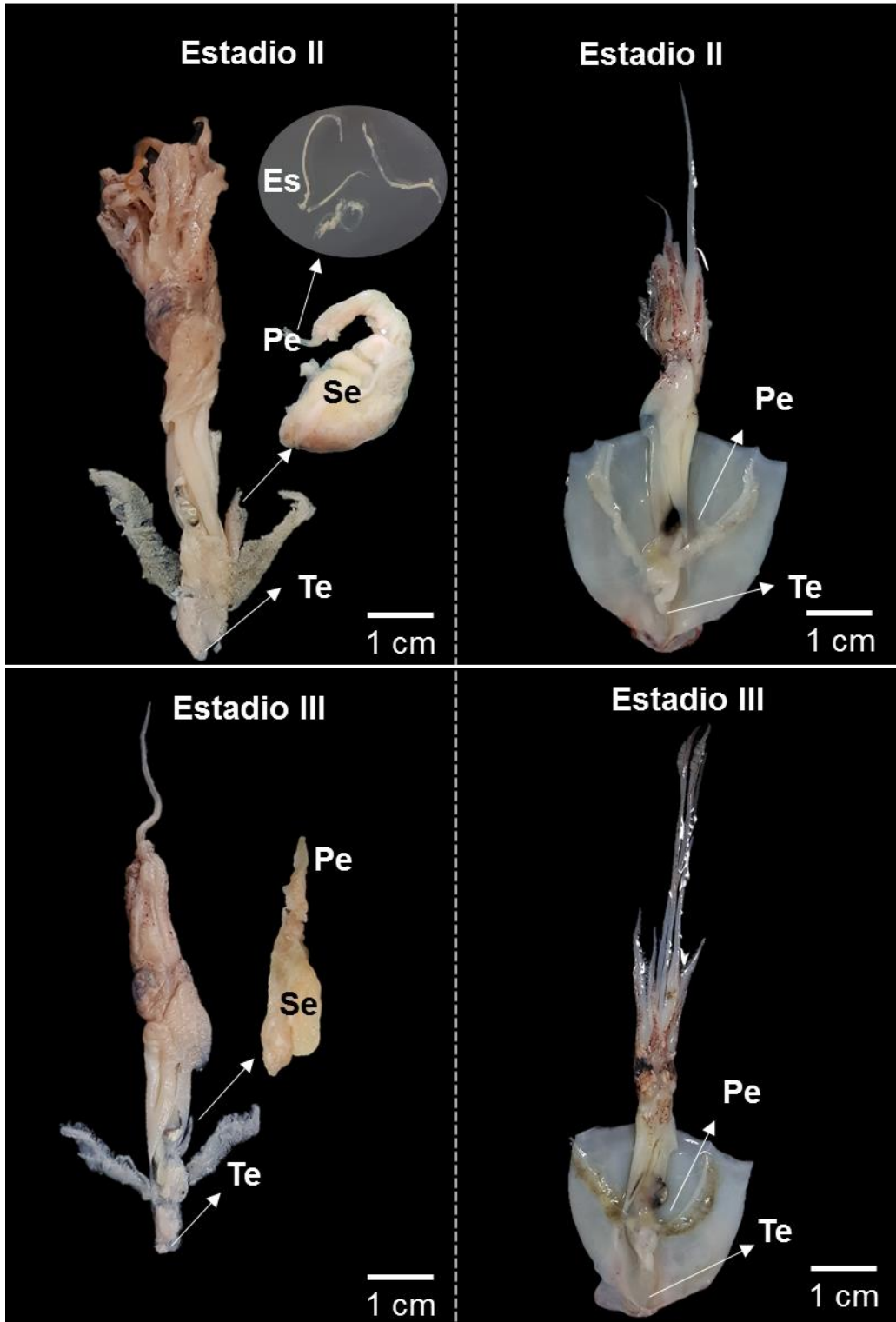


Figura 12. Continuación.

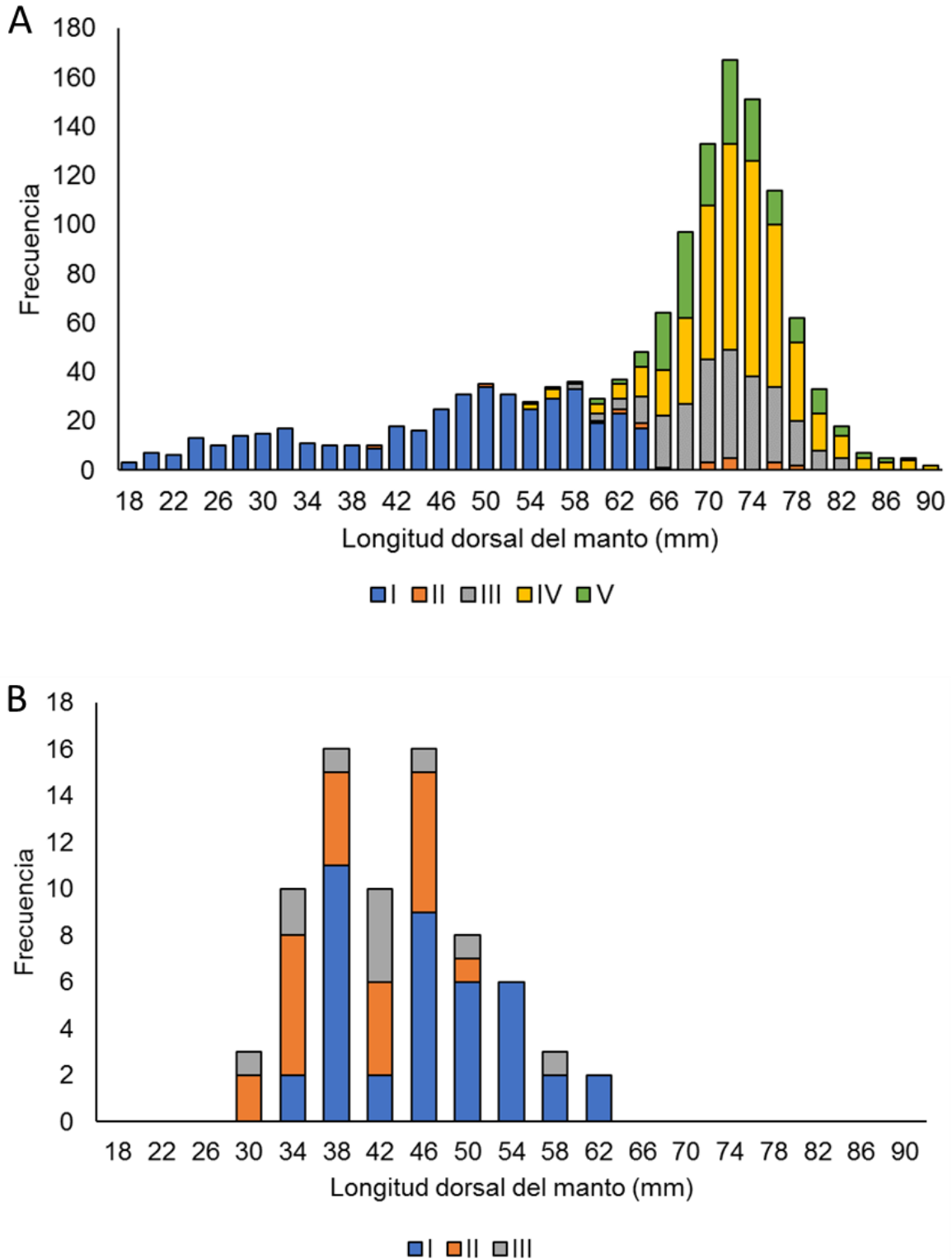


Figura 13. Distribución de frecuencias de tallas y estadios de madurez por sexos de *L. diomedae*: A) hembras y B) machos.

Tabla 4. Descripción de estadios de madurez en hembras de *L. diomedea* (Obs. Pers.).

Estadio de madurez	Descripción	Tallas (mm LDM)	IGS ± D.E. (n)
Inmadura (I)	Glándulas nidamentales (dividida en dos partes) y accesorias semitranslúcidas a blancas, pequeñas o ausentes y sin ocultar las vísceras subyacentes (estomago). Gónada transparente o semitranslúcidas muy fina pegada a la pluma con oviductos invisibles. Organismo fijado: el color de las glándulas es blanco y la gónada es totalmente transparente.	19-64	0.19 ± 0.13 (15)
Madurez incipiente (II)	Glándulas nidamentales y accesorias agrandadas ocultando las vísceras subyacentes y presentan un color blanco cremoso. Gónada visible color amarillo translucido abarcando más de la mitad del manto, con estructura lisa y con divisiones. Los oviductos se encuentran poco visibles por debajo de la gónada. Organismo fijado: El color de las glándulas y oviductos es blanco y la gónada es de color anaranjada.	40-78	21.90 ± 4.76 (8)
En maduración (III)	Glándulas nidamentales y accesorias grandes ocultando las vísceras subyacentes y presentan un color blanco cremoso. Gónada visible color amarillo opaco abarcando más de la mitad del manto, con presencia de fracturas de ovocitos. Los oviductos son visibles por debajo de la gónada. Existe presencia de parches con espermatangias abundantes cerca del ganglio cerebral izquierdo, en algunas ocasiones del lado derecho también se llegan a presentar parches, pero sin espermatangias. Las espermatangias llegan a presentar dos colores la parte anterior es amarilla transparente y la parte posterior es blanca debido a que se llega apreciar el espiral. Organismo fijado: El color de las glándulas y oviductos es blanco y la gónada es de color anaranjado opaco con ovocitos fácil de separar. Las espermatangias son de color blancas con la cabeza color café.	58-82	18.61 ± 4.93 (248)
Madurez avanzada (IV)	Glándulas nidamentales y accesorias grandes ocultando las vísceras subyacentes y presentan un color blanco cremoso. Gónada visible abarcando más de la mitad del manto, presentando tres estructuras diferentes: lado ventral derecho se aprecian ovocitos ya formados y fácil de separar, parte dorsal se aprecian racimos de ovocitos color blancos y lado ventral izquierdo se observa la gónada sin divisiones y lisa como en el estadio II; en algunas ocasiones las características antes mencionadas se observan en toda la gónada y no se logran apreciar las secciones. Los oviductos se encuentran bien definidos por debajo de la gónada. Algunas espermatangias que se encuentran en el parche ya se encuentran sin espiral. Organismo fijado: El color de las glándulas y oviductos es blanco y la gónada es de color anaranjado opaco. Las espermatangias son de color blancas con la cabeza color café y en algunas ocasiones en organismos fijados se llegan apreciar fácilmente espermatangias en los oviductos.	54-90	2.08 ± 5.21 (432)
Desovada (V)	Glándulas nidamentales y accesorias color blanco cremoso, con menor tamaño en comparación a los estadios II-IV. Gónada reducida con presencia de ovocitos blancos y líquido transparente. Las espermatangias presentes en los parches ya se encuentran sin el espiral. Organismo fijado: el color de las glándulas es blanco. Gónada comprimida de color blanca por los ovocitos. Los oviductos son más visibles por la salida de los ovocitos.	54-88	3.01 ± 3.60 (130)

Tabla 5. Descripción de estadios de madurez en machos de *L. diomedae* (Obs. Pers.).

Estadio de madurez	Descripción	Tallas (mm LDM)	IGS ± D.E. (n)
Inmaduro (I)	Testículo translucido. Complejo espermatofórico visible de color blanco cremoso sin espermatangias. Organismo fijado: testículo transparente y saco espermatofórico blanco.	34-62	0.33±0.19 (25)
Maduro (II)	Testículo visible color blanco cremoso. Complejo espermatofórico grande con presencia de espermatóforos (abundante), incluso el pene se ancha por la abundancia de espermatóforos. Organismo fijado: Testículo color blanco. Complejo espermatofórico blanco, pero en algunas ocasiones se llegan apreciar secciones transparentes que incluso se aprecias los espermatóforos.	30-50	1.24±1.83 (50)
Desovado (III)	Testículo pequeño color blanco cremoso. Complejo flácido de color blanco y en algunas ocasiones de color rosa claro. Los espermatóforos son escasos. Organismo fijado: Testículo color blanco. Complejo espermatofórico arrugado color blanco.	30-58	1.07±0.55 (17)

10.5 Análisis histológico

Para el análisis histológico en hembras se analizaron 34 gónadas con oviductos de las cuales en relación con los tipos de ovocitos y la etapa de la gametogénesis que presentan se determinaron cinco estadios ováricos: previtelogénesis (I), vitelogénesis (II), postvitelogénesis (III), desove (IV) y postdesove (V) (Fig. 14 y Tabla 6). En el caso de los machos se analizaron 21 complejos espermatóforicos y testículos con los que se pudo determinar tres estadios: inmaduro (I), maduro (II) y desovado (III) (Fig. 15 y Tabla 7).

Tabla 6. Descripción de estadios ováricos y tipos de ovocitos de las hembras calamar dedal *L. diomedea*.

Estadio de la gónada	Descripción
Ovogonia	Pequeñas ovogonias y ovocitos primarios tempranos en el epitelio germinal se asocian con una célula folicular.
Previtelogenicos	Ovocitos previtelogénicos tempranos: núcleo de células de forma irregular con nucleolos bien definidos y una capa delgada de células foliculares planas. Ovocitos previtelogénicos tardíos: células redondeadas y ovaladas, con núcleos muy bien definidos y una doble capa de células foliculares rodean al ovocito, el epitelio folicular cúbico inicia la inserción del ovocito mediante la multiplicación intensiva de células foliculares formando invaginaciones.
Vitelogénicos	Ovocitos vitelogénicos tempranos: células redondeadas u ovaladas con epitelio cúbico, con invaginaciones más prominentes de células foliculares hacia el interior del ovocito. Los ovocitos vitelogénicos tardíos: células ovaladas que adquieren coloraciones acidófilas debido a una mayor concentración de invaginaciones de células foliculares del vitelo.
Post-vitelogenicos	Células ovaladas, completamente llenas de vitelo, con citoplasma acidófilo, las invaginaciones de las células foliculares se reducen al aumento de vitelo. Esta etapa se caracteriza por un gran aumento del diámetro del ovocito.
Desove	Se produce la degeneración final del sincitio folicular, dejando un ovocito maduro, listo para la ovulación: ovocito con un aspecto translúcido. Reabsorción de ovocitos caracterizada por la pérdida de gránulos de vitelo y el deterioro de las células foliculares (Atresia).
Post-desove	Ovario que contiene folículos post-ovulatorios y ovocitos vitelogénicos con deposición de vitelo. Atresias foliculares.



Tabla 7. Descripción de estadios del complejo espermatofórico de los machos del calamar dedal *L. diomedea*

Estadio	Descripción microscópica
Estadio I: Inmaduro	Folículos seminíferos poligonales con presencia de espermatogonias y la masa de esperma se encuentra agrupada.
Estadio II: Maduro	Folículos seminíferos con forma semi-poligonales, con presencia de espermatocitos y el cordón espermatofórico se empieza a desprender.
Estadio III: Desovado	<p>Los espermatozoides se encuentran agrupados y son transportados a los espermatóforos por lo que se observan áreas vacías. Folículos seminíferos irregulares y cordón espermatóforico desprendido.</p> <p>El testículo se encuentra cubierto por un epitelio, dentro de él se observa tejido conectivo el cual forma trabéculas las cuales dan lugar a los tubos seminíferos, los cuales se encuentran delimitados por el epitelio germinativo, donde se lleva a cabo el proceso de espermatogénesis</p>



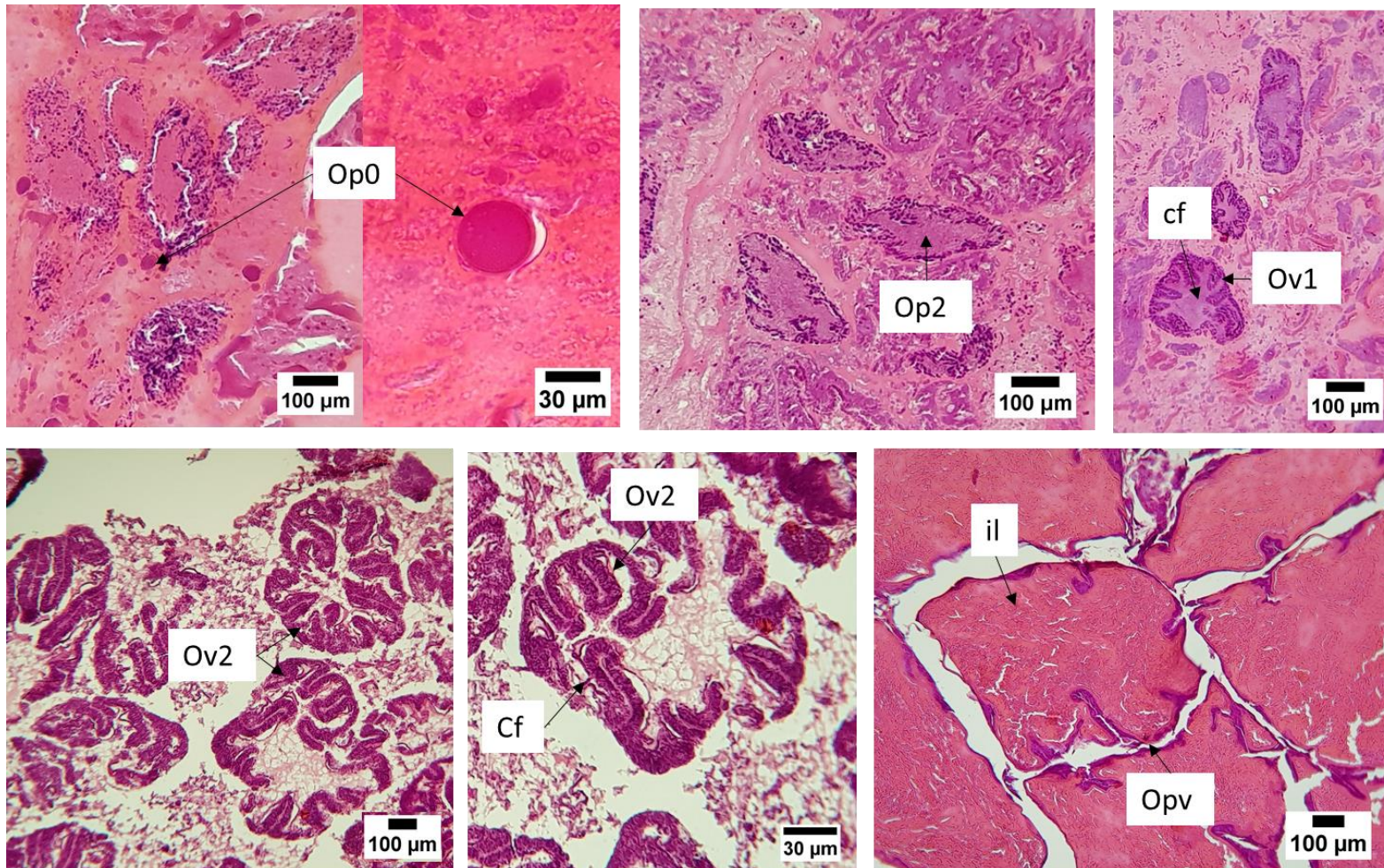


Figura 14. Estadios ováricos y tipos de ovocitos en hembras del *L. diomedea* en Pacífico sur de México. I Inmaduro (Previtelogénesis): ovogonia (Op0), crecimiento primario: ovocito previtelogénico temprano (Op1) y ovocito previtelogénico tardío (Op2); II (Vitelogénesis) crecimiento secundario: ovocito vitelogénico temprano (Ov1) y ovocito vitelogénico tardío (Ov2); III (Postvitelogénesis) crecimiento terciario: ovocito postvitelogénico (Opv); IV (Postdesove) y atresias (A); n, núcleo; cf, células foliculares; y il, inclusiones lipídicas.

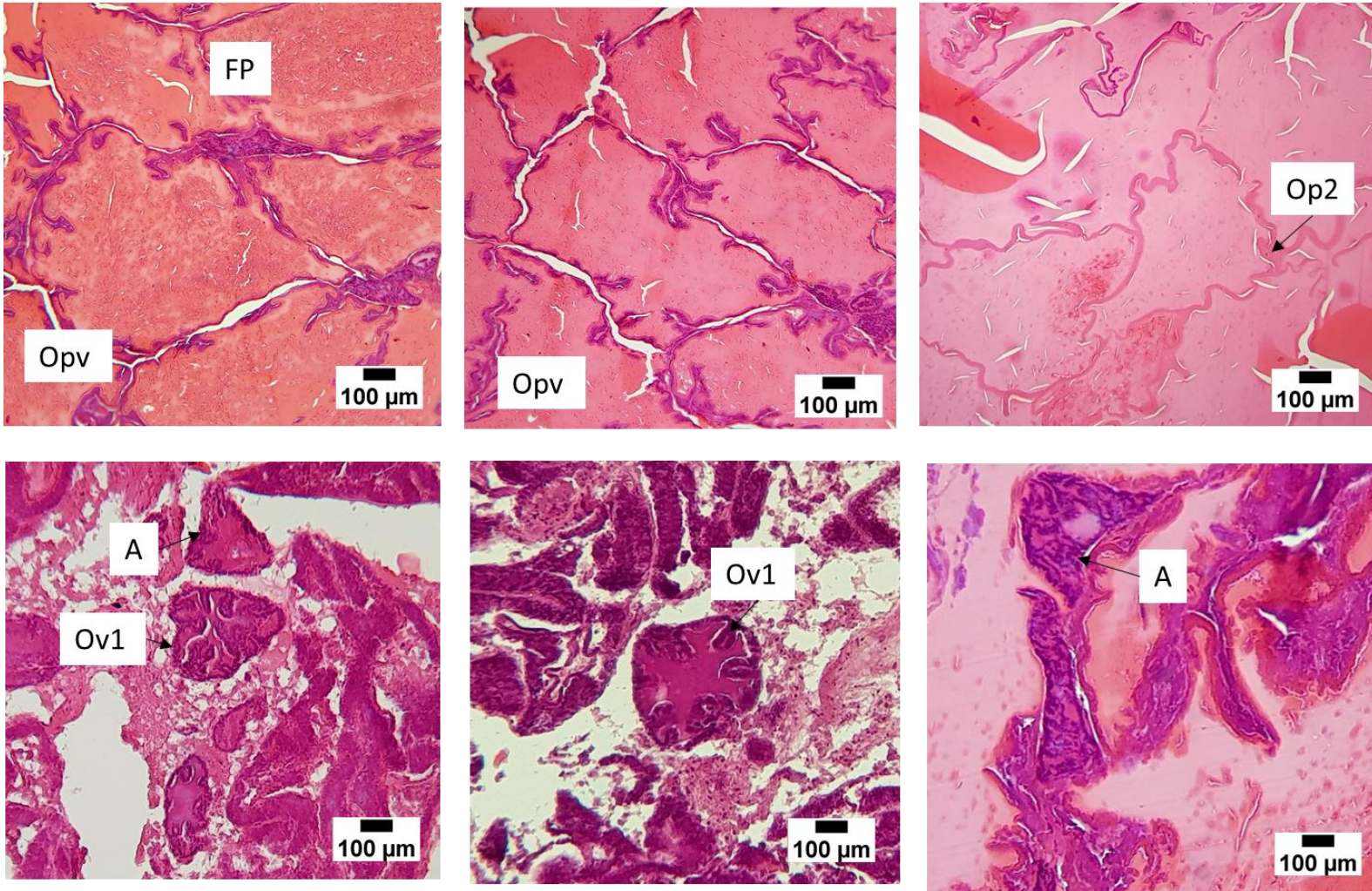


Figura 14. Continuación.

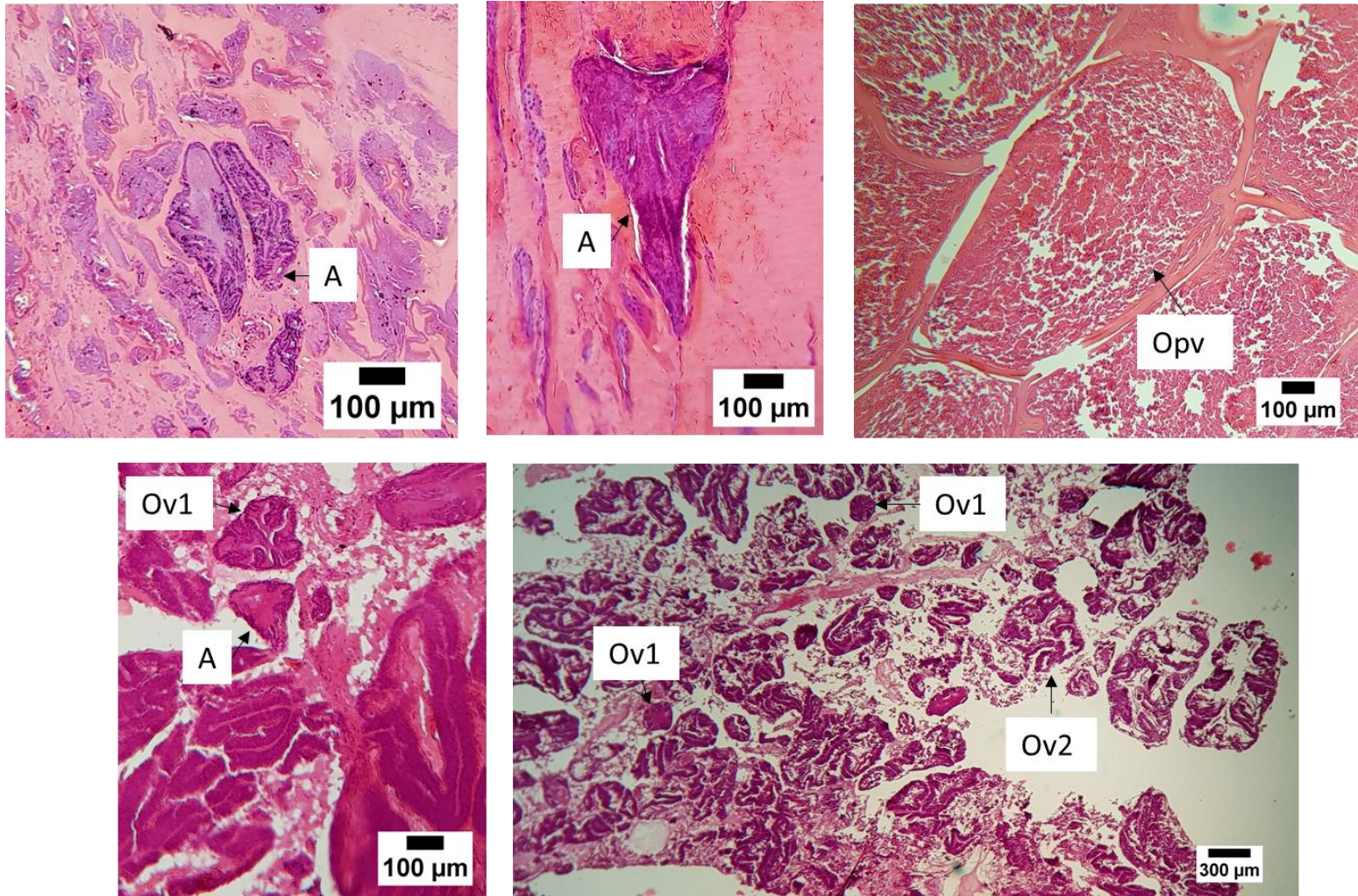


Figura 14. Continuación.

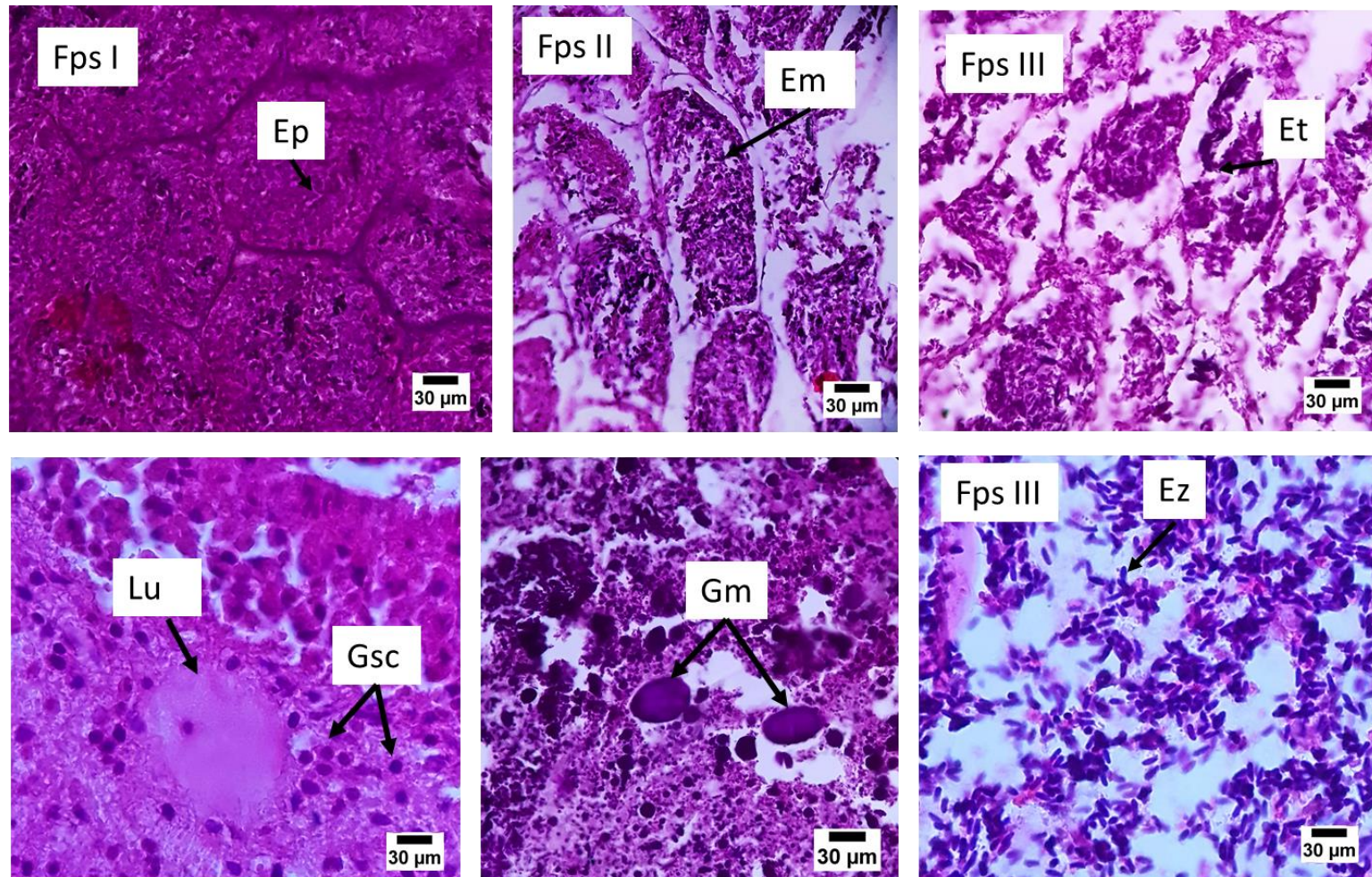


Figura 15. Etapas de madurez de machos *L. diomedea* en Pacífico sur de México. Cdd) conducto deferente distal; Ce II) cordón espermatorfórico etapa II; Ce III) cordón espermatorfórico etapa III; Cs) conductos espermatorfóricos con esperma; Em) espermatorcitos; Eg) epitelio germinativo, Ep) espermatorgonia; Er) epitelio de revestimiento; Et) espermátidas; Ez) espermatorzoides; Fps I) folículos seminíferos poligonales (Etapa I); Fps II) folículos seminíferos semi-poligonales (Etapa II); Fps III) folículos seminíferos irregulares (Etapa III); Gm) glándula mucilaginosa; Gsc) glándula secretora; Lu) lumen; Sm) masa de esperma; Ts) testículo en estadio I.

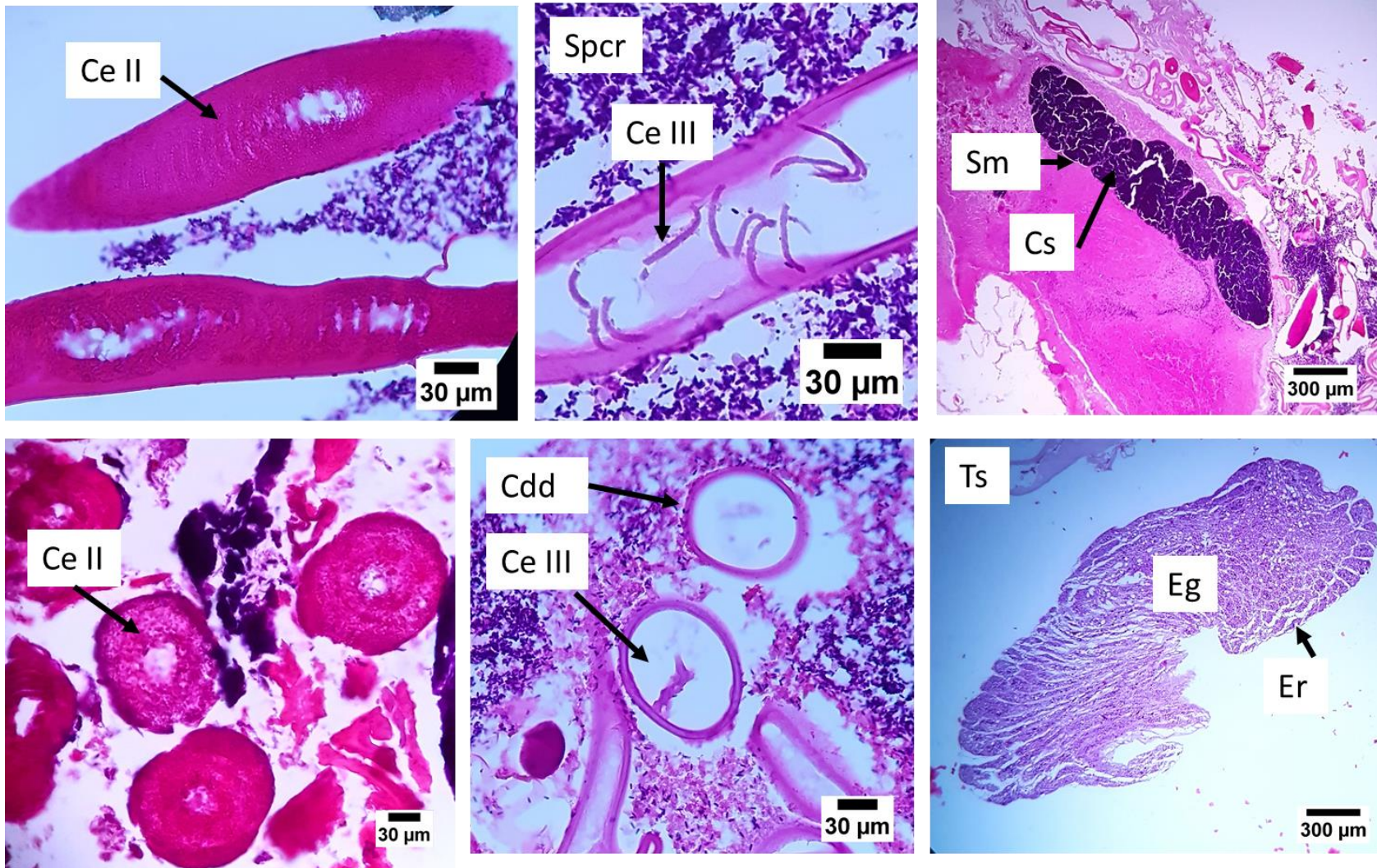


Figura 15. Continuación

10.6 Estadio gonádico

Al analizar el estadio gonádico por sexo, 32% de las hembras fueron inmaduras, 2% en maduración, 19% en madurez avanzada y 15% desovadas; siendo noviembre y diciembre 2017 los de mayor actividad reproductiva, seguidos por un segundo pico de reproducción en mayo 2018 (Fig. 16A). En cambio, los machos presentaron 56% de organismos inmaduros, 33% maduros y 12% desovados; con mayor actividad reproductiva en diciembre 2017, seguido de noviembre 2017 y mayo 2018 (Fig.16B).

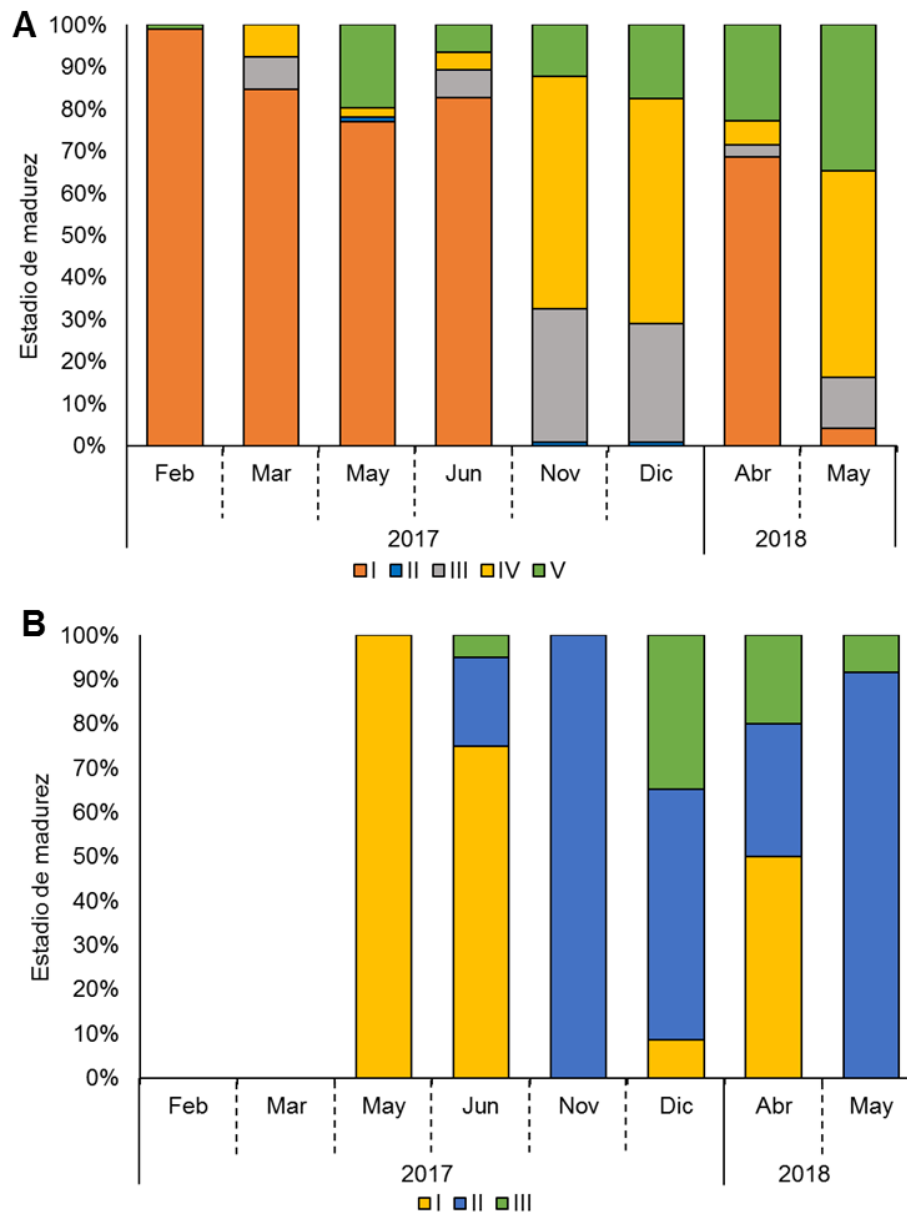


Figura 16. Variación del desarrollo gonadal de *L. diomedea*: A) hembras y B) machos.



10.7 Índice gonadosomático

Las hembras presentaron un índice gonadosomático entre 0.04 y 38.4, mostrando valores más altos de junio a diciembre 2017 y los valores más bajos de marzo a mayo 2017 y abril 2018 (Fig.17A). En comparación los machos tuvieron un índice entre 0.11 y 12.42, teniendo el valor más alto en diciembre 2017 y los valores más bajos de mayo a junio 2017 y abril 2018 (Fig. 17B).

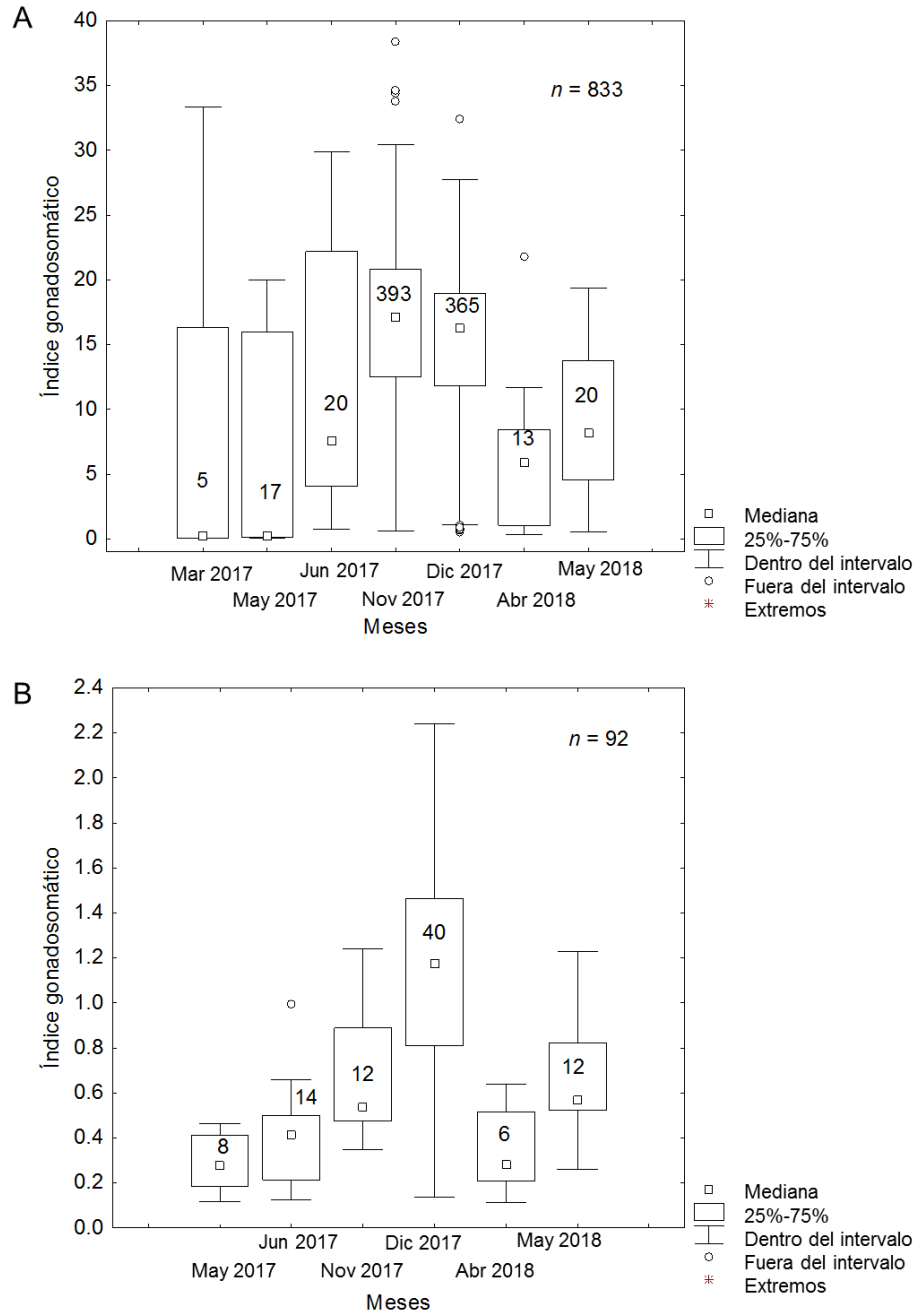


Figura 17. Variación mensual del índice gonadosomático de *L. diomedae* en el Pacífico sur de México: A) hembra y B) macho.



10.8 Desarrollo de Ovocitos

Para determinar las diferentes etapas de los ovocitos se analizaron 22 gónadas en estadio IV. Se midieron 1,320 ovocitos, de los cuales se identificaron seis tipos de ovocitos: ovogonia, previtelogénicos, vitelogénicos, post-vitelogénicos, desove y post-desove (Fig. 18 y Tabla 8).

Tabla 8. Etapas del desarrollo ovárico de *L. diomedea* según la ovogénesis (modificada de Nigmatullin y Markaida 2009).

Grupos de ovocitos	Descripción	Diámetro de ovocitos (mm)
I	Ovocitos poligonales con núcleo central grande y redondo.	0.05 -0.1
II	Ovocitos previtelogénicos tempranos y tardíos con forma ovalada o globular, aumento del citoplasma.	0.1-0.3
III	Ovocito en forma de prisma hexagonal de color amarillo ámbar con numerosos surcos longitudinales poco profundos en la superficie. Núcleo no visible.	0.2-0.7
IV	Forma ovalada con surcos reticulares. Ovocitos con un gran diámetro.	0.4-2
V	Ovocitos redondeados y de color blanco cremoso, los surcos reticulares desaparecidos.	1-2
VI	Ovocito redondos color blanco claro con superficie lisa.	1-1.1

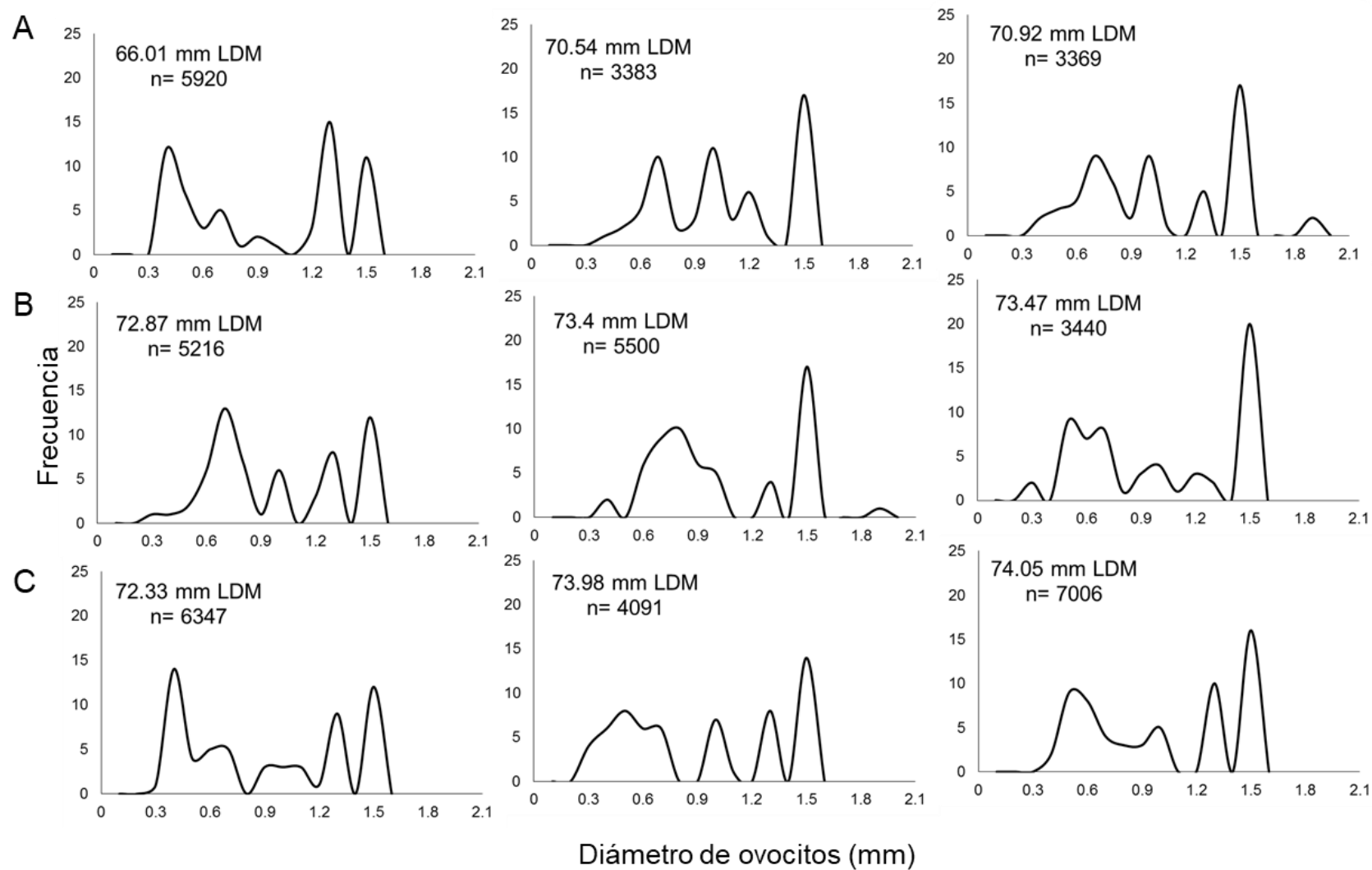


Figura 18. Distribución de frecuencias del diámetro de ovocitos en gónadas de *L. diomedea* (Estadio IV); (A-E) etapa IV y (F-H) etapa V.

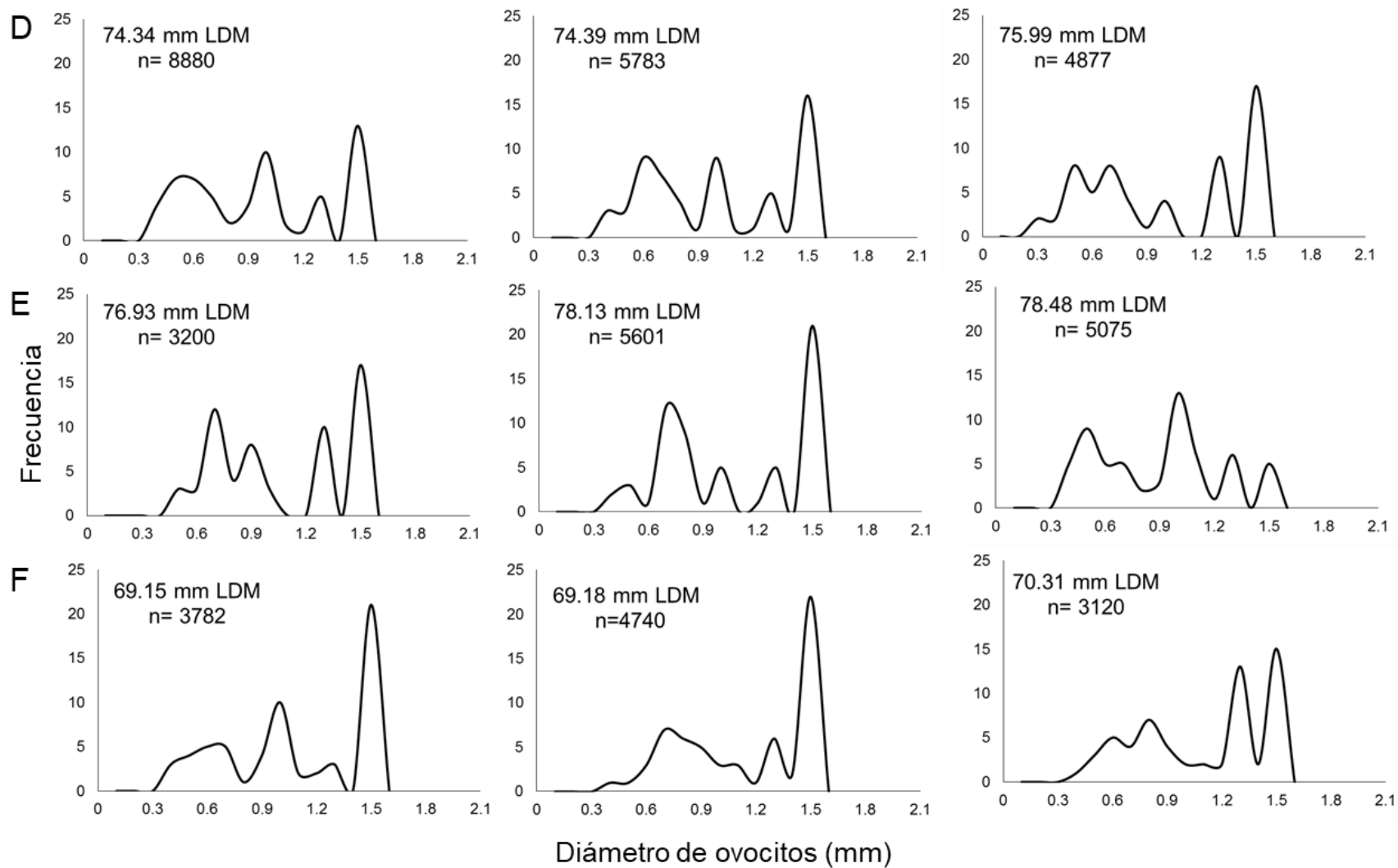


Figura 18. Continuación.

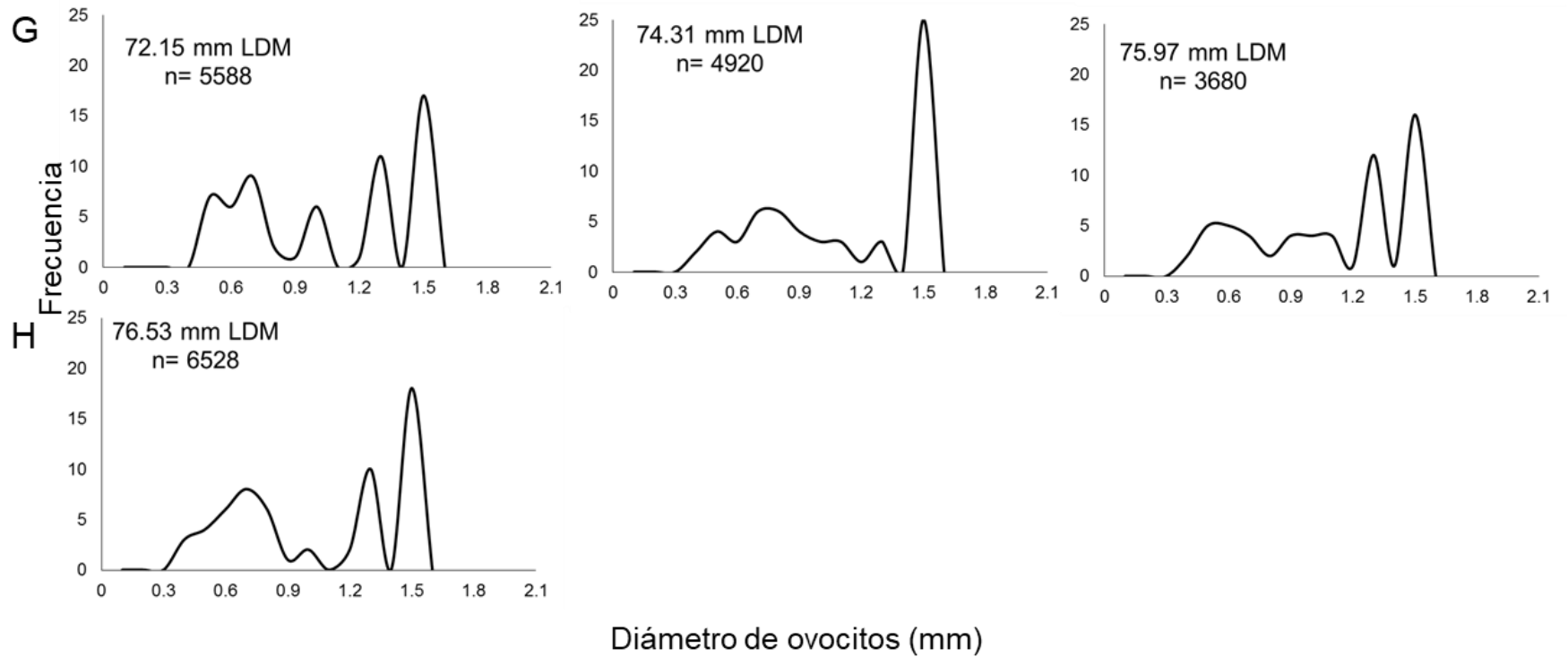


Figura 18. Continuación.

10.9 Talla de primera madurez

Las tallas a la cual se encontraron hembras maduras fue de 54 a 90 mm de LDM y en machos fue de 30 a 58 mm de LDM. En hembras, la talla de primera madurez (L_{50}) fue de 68.54 ± 70.23 (95% IC) mm de LDM, encontrando el 100% de hembras maduras a los 68.28 mm de LDM (Fig. 19A). Para los machos la L_{50} ocurrió a los 40.79 mm de LDM (Fig. 19B); por lo que se pudo observar que las hembras llegan a madurar a mayores tallas que los machos.

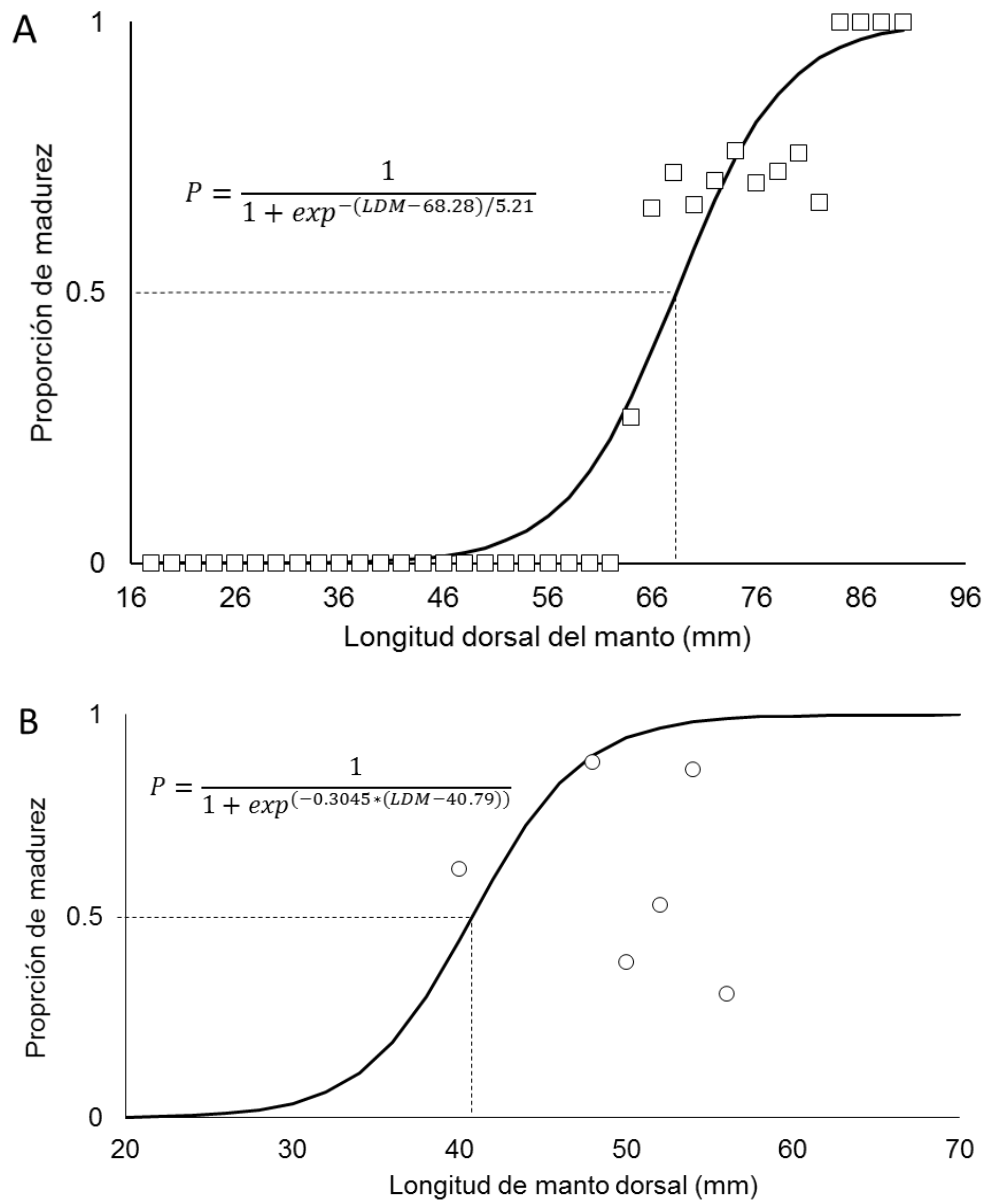
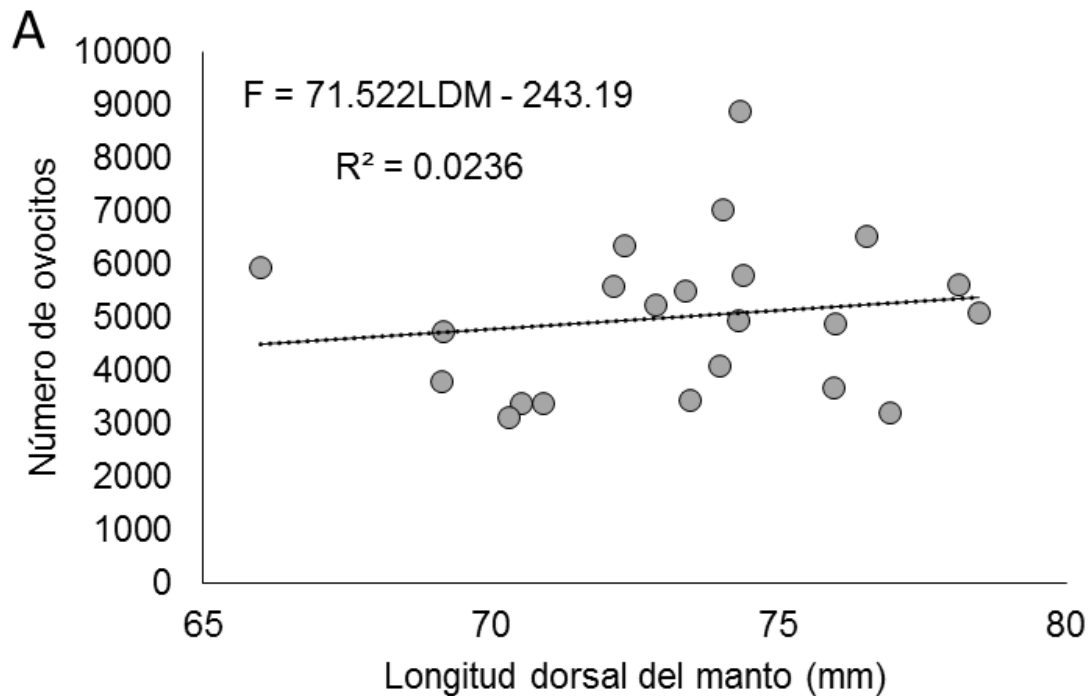


Figura 19. Talla de primera madurez poblacional (L_{50}) para hembras y machos de *L. diomedea* en el Pacífico sur de México: A) hembras y B) machos.

10.10 Fecundidad

La fecundidad se estimó en 22 hembras de *L. diomedea* con intervalos de tallas entre 66.01 a 78.48 mm LDM obteniendo un promedio de número de ovocitos de 3120 a 8880 por hembra (Fig. 20). Para determinar el número de espermatozoides en los machos se analizaron 16 individuos con tallas entre 31.38 a 43.55 mm LDM los cuales presentaron de 66 a 428 espermatozoides por macho (Fig. 21). En ambos sexos tanto el número de ovocitos como de espermatozoides mostró una relación negativa con la longitud dorsal del manto y peso total del organismo, ya que ninguna relación fue significativa y presentaron muy bajo porcentaje de asociación, debido a la dispersión de los valores.



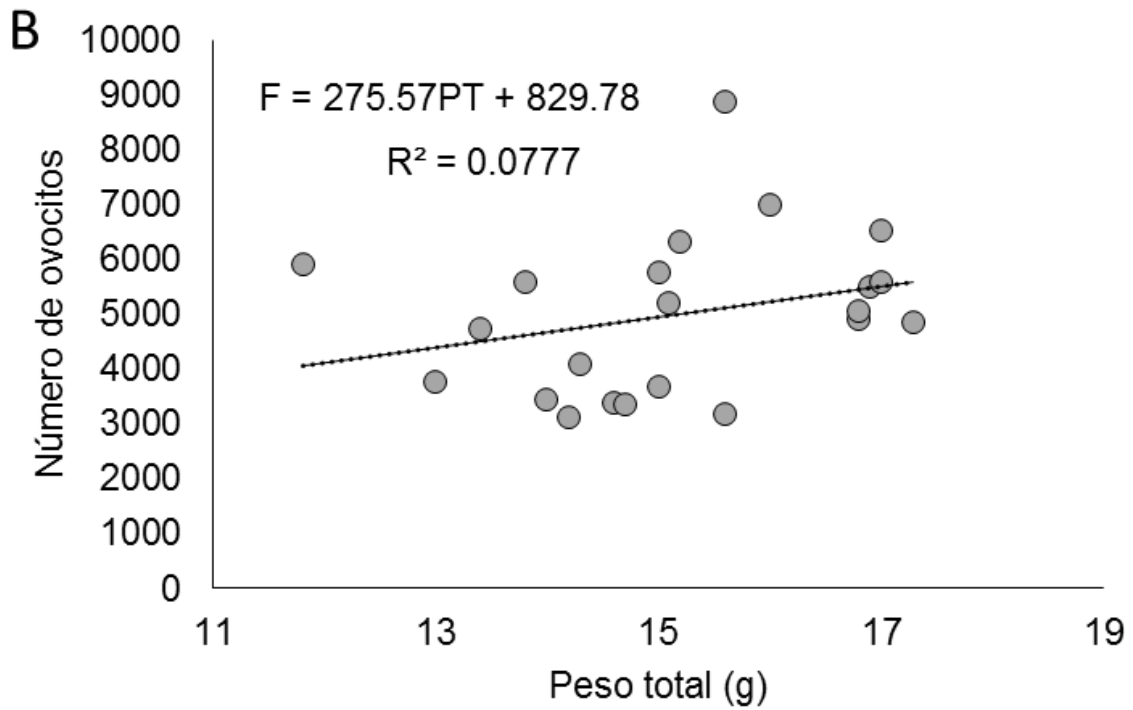
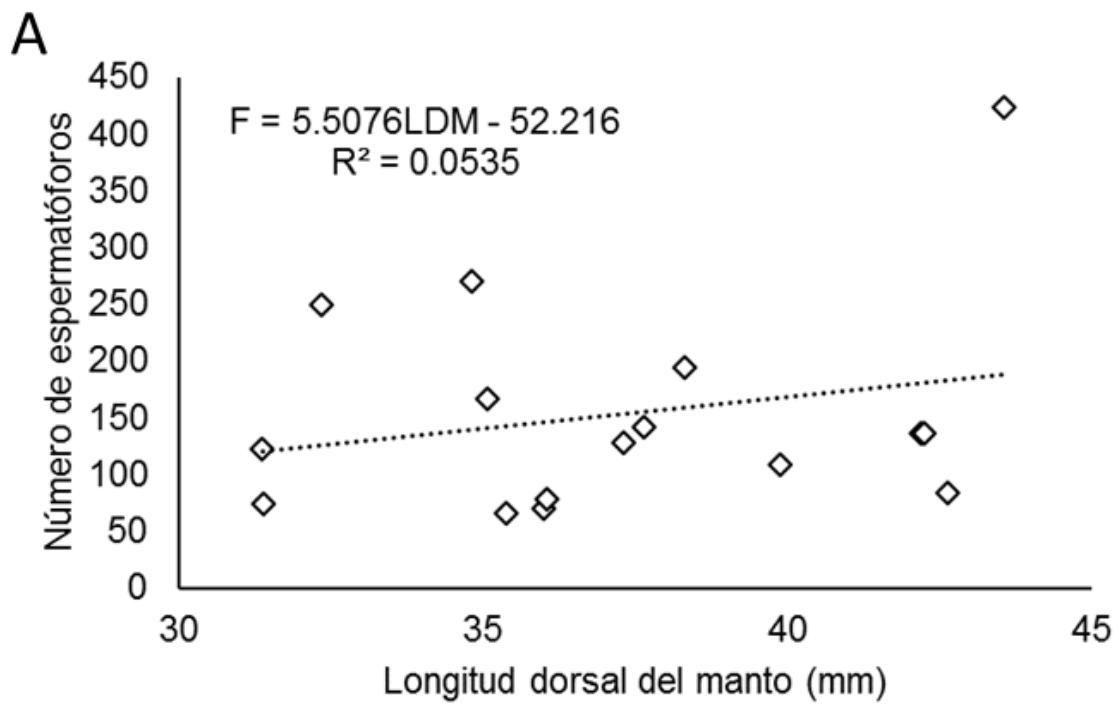


Figura 20. Relación entre el número de ovocitos y la longitud dorsal del manto (A) y con el peso total (B) para las hembras de *L. diomedae*.



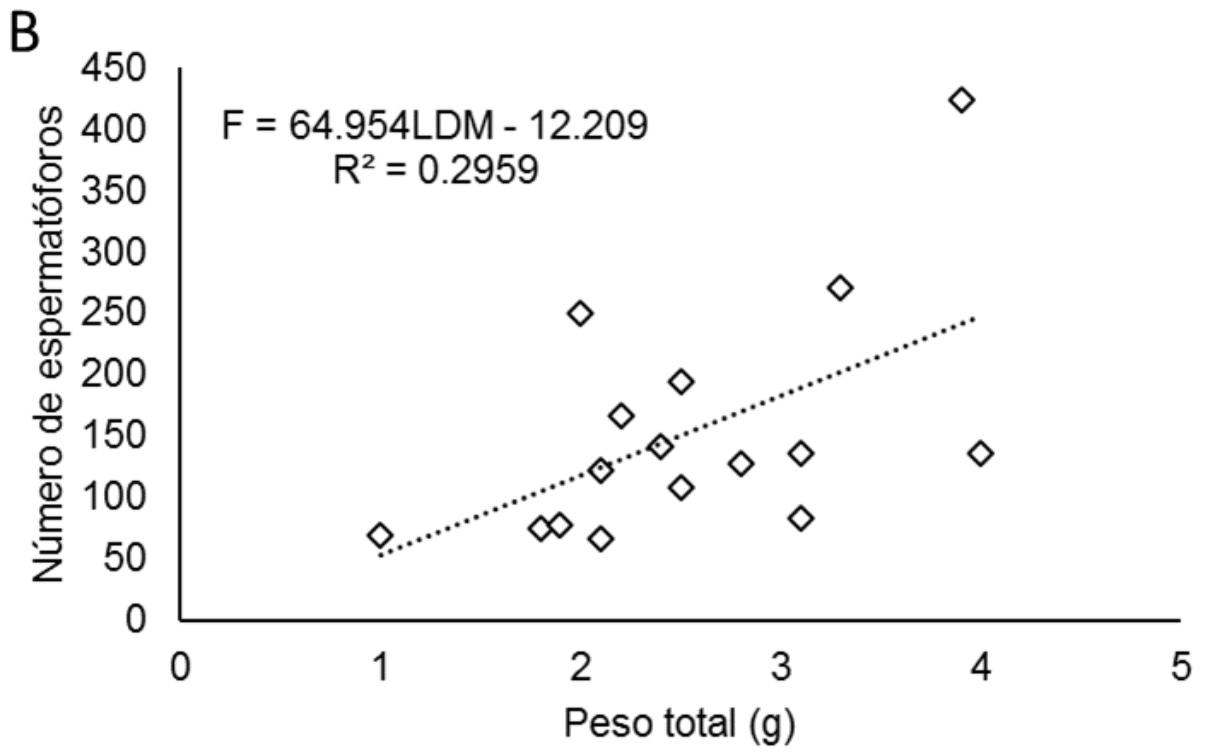


Figura 21. Relación entre el número de espermatozoides y la longitud dorsal del manto (A) y con el peso total (B) para los machos de *L. diomedae*.

11. DISCUSIONES

Lolliguncula diomedea forma parte de la captura incidental en la pesquería de arrastre del camarón en el Golfo de Tehuantepec y en la pesca artesanal de Puerto Ángel ya que se ha observado dentro de los “comederos” del barrilete *Euthynus linneatus* donde llega hacer capturado, lo que coincide con lo reportado por Alejo-Plata *et al.* (2001) quienes mencionan que el calamar dardo es una especie recurrente y abundante para esta zona capturándose de 2 a 4% en peso total de la captura.

11.1 Estructura de tallas

En estructura de tallas del calamar dardo se observaron variaciones por sexo, siendo las hembras las de mayor intervalo de tallas (19.0 a 90.3 mm) y presencia de modas (moda 1=27.3, moda 2=58.8 y moda 3= 72.6 mm LDM) en comparación con los machos que solo presentaron una moda (moda 1= 43.5 mm LDM) con intervalo de tallas menores (29.2 a 63.1 mm LDM). Las tallas registradas en este estudio son similares a los datos reportados por Sánchez (2003) para la costa del pacífico mexicano y Alejo-Plata *et. al* (2014) para el Golfo de Tehuantepec quienes reportan que las hembras suelen ser más grandes y robustas que los machos a lo largo de su ciclo de vida. La presencia de hembras más grandes se puede atribuir a un dimorfismo sexual (hembras 1.4 veces más grandes que los machos) que presenta *L. diomedea* y a los requerimientos somáticos para el desarrollo y crecimiento de los ovocitos como ocurre en *L. pealei* quien en su actividad reproductiva define la longitud que alcanzan los organismos (Wood y O’Dor 2000).

Las variaciones de tallas y modas en el calamar dardo se observan al analizar su estructura por sexo y mes, encontrando mayores tallas, abundancia y modas en hembras durante los meses de febrero 2017 a mayo 2018, en cambio los machos mostraron variaciones en febrero y marzo de 2017 ya que en ese par de meses no se capturaron lo que se puede atribuir al uso de la zona de estudio como área de reproducción, presencia de poblaciones mixtas que presentaron diferentes características de crecimiento (Boyle *et al.* 1995) o bien al tipo de arte de pesca empleada lo que impidió la captura de organismo (principalmente machos) (Bettoso *et al.* 2016).

11.2 Relación peso total-longitud del manto

Los cefalópodos a lo largo de su vida llegan a presentar plasticidad en la forma de su cuerpo y crecimiento (Shaw *et al.* 1999), debido a los distintos papeles ecológicos, tipos de respuesta a las mismas presiones de selección y procesos de crecimiento y morfogénesis (Zelditch *et al.* 2004).

Las hembras de *L. diomedae* son más grandes (1.4 veces más grandes en promedio) que los machos. Esto coincide con lo descrito por Alejo-Plata *et al.* (2014) quienes mencionan que las hembras de *L. diomedae* presentan un cuerpo grande, brazos relativamente cortos y aletas 30% más grandes que los machos. Estas diferencias también han sido observadas en otros loligínidos como *L. panamensis* en el Golfo de California (Arizmendi 2010), *L. forbesi* y *L. vulgaris* en la costa europea (Pierce *et al.* 1994; Moreno *et al.* 1994, 2007; Rocha y Guerra, 1999).

Alejo-Plata *et al.* (2014) reporta que *L. diomedae* en ambos sexos presenta un crecimiento mayor en longitud que en peso, lo que difiere a lo encontrado ya las hembras presentaron un crecimiento alométrico positivo (mayor peso que longitud) y los machos un crecimiento alométrico negativo (mayor longitud que peso), estas diferencias en el crecimiento se puede atribuir a que las hembras invierten más energía en los órganos reproductivos durante la madurez sexual por lo que las hembras llegan a presentar un mayor peso que longitud (crecimiento somático) (Boyle y Rodhouse 2005). Sin embargo, al analizar el PT-LDM por sexos y estadios las hembras presentaron diferentes tipos de crecimiento a lo largo de sus etapas de madurez, en la etapa I y II su crecimiento fue alométrico positivo y de la etapa III a V presentaron un crecimiento alométrico negativo, estas diferencias que presentan las hembras están relacionadas a su proceso de maduración de su sistema reproductivo, en cambio los machos no presentaron diferencias debido a que a medida que ganan talla desarrollan a la par su aparato reproductivo (Pineda *et al.* 1998).

11.3 Proporción de sexos

Durante el periodo de estudio se observó mayor abundancia de hembras, presentando una proporción sexual de 1: 7.7 M:H ($\chi^2=916.14$, $p<0.05$), lo que coincide con lo reportado para



el calmar dardo en el Golfo de Tehuantepec (Alejo-Plata et al. 2014) y en aguas de Perú (Cardoso *et al.* 1989). Estas diferencias que se presentan en la proporción de sexos donde las hembras son más abundantes se podrían deber a diversos factores como la selectividad del arte de pesca, longevidad, distribución (Fields 1965), períodos de pico reproductivo diferencial de los organismos (Rodhouse y Hatfield 1990) y a las agregaciones que presentan las hembras durante su periodo de desove. En cambio, la abundancia de hembras en las poblaciones de los calamares autores como Sauer *et al.* (1992), Pérez *et al.* (2002) y Arizmendi (2010) lo han atribuyen principalmente a las migraciones reproductivas que realiza la especie en la zona de estudio.

11.4 Estados macroscópicos de madurez

Para el análisis macroscópico de los estadios de madurez se utilizó como base la escala de Lipiński y Underhill (1995), la cual se considera una de las más completas y utilizadas para determinar los estadios de *Dosidicus gigas* (Hernández-Herrera *et al.* 1998; Markaida 2001; Díaz-Uribe 2006; González y Chong 2006). Sin embargo, para este estudio se le realizó una modificación debido a que en el estudio histológico las características mencionadas para el sistema reproductivo eran diferentes. En hembras se determinaron cinco estadios (inmadura, madurez incipiente, en maduración, madurez avanzada y desovada) y en machos tres (inmaduro, maduro y desovado).

Al analizar los estadios respecto a las tallas se observó que las hembras presentan intervalos definidos para cada etapa de madurez. En cambio, en los machos no fue posible identificar los intervalos de tallas para cada estadio lo que se puede atribuir a la presencia de dos cohortes de diferente crecimiento en la zona de estudio, como es mencionado por Boyle *et al.* (1995) para otros loliginidos. Además de la estrategia reproductiva que presentan los machos, los cuales al tener una proporción en número mucho menor que las hembras, aseguran organismos siempre maduros para su apareamiento, este rasgo reproductivo ha sido observado por Coelho *et al.* (1994) para *Loligo vulgaris*.

11.5 Análisis histológico

Los diferentes estadios histológicos se determinaron con relación a la escala propuesta por Arizmendi-Rodríguez *et al.* (2012) debido a que se enfocan en las etapas de previtelogénesis, vitelogénesis y postvitelogénesis, con dicha escala se determinaron cinco estadios de madurez en hembras. En cambio, debido a la escasa información que se tiene de los machos no fue posible utilizar una escala de madurez, sin embargo, para este estudio se propone una escala en relación con las estructuras observadas dentro del testículo y complejo espermatofórico determinado tres estadios de madurez para *L. diomedae*.

En las hembras fue posible observar en una misma gónada ovocitos en diferentes etapas de vitelogenesis, folículos postovulatorios y atresias. La presencia de estas estructuras determina a *L. diomedae* como un desovador sincrónico, debido a que los folículos postovulatorios son indicadores directos de desove previos (Hunter y Macewicz 1985) y la presencia de ovocitos atrésicos en las gónadas es un rasgo característico de ovocitos asíncronos en las gónadas.

Por otra parte, el proceso de espermatogénesis en los cefalópodos ha sido poco descrito; por ejemplo, Michel *et al.* (1986) establecen tres estadios para *D. gigas*, Sauer y Lipinski (1990) diferencian cuatro estadios para *Loligo vulgaris reynau* y recientemente Markaida (2001) describe cuatro estadios para *D. gigas* donde incluye espermatogonias, espermatoцитos primarios y secundarios. Con base en esta información fue posible determinar los tres estadios de madurez en los machos y con ello se pudo corroborar la presencia de dos cohortes en el área de estudio tal como lo mencionan Hanlon (1998) y Hanlon *et al.* (2002) para *Loligo sp.* y *Loligo vulgaris reynaldii* en Sudáfrica.

11.6 Estadio gonádico

Al analizar el estadio gonádico por sexo con base a la escala macroscópica de madurez y en relación con los meses de muestreo, se observó una mayor presencia de organismos inmaduros de ambos sexos, esto se podría atribuir a las diferentes zonas de muestreo ya que de febrero 2017 a junio 2017 solo se muestreo en las estaciones de Puerto Ángel, en cambio de noviembre 2017 a mayo 2018 cuando fue posible muestrear en todas las estaciones en

ambos sexos se presentaron mayor cantidad de organismos maduros, lo que coincide con lo reportado por Alejo-Plata *et al.* (2014) para el Golfo de Tehuantepec quienes mencionan que el 80% de las hembras se encontraban en estadio maduro. Otra de las razones por la cual se observó un bajo porcentaje de organismos maduros en las estaciones de Puerto Ángel se puede atribuir a la agregación que presentan las hembras durante el desove como es el caso de *L. forbesi* (Collins *et al.* 1999) y *Alloteuthis subulata* (Hastie *et al.* 2009).

En relación con la abundancia y estadio de madurez por sexo se observó que no se presentaron machos en febrero 2017 y mayo 2017, sin embargo, se presentaron hembras en los diferentes estadios y lo cual podría atribuir a que el desarrollo gonadal en los calamares no tiene que estar sincronizado para la cópula o desove, debido a que los machos pueden depositar paquetes de espermátóforos en las hembras inmaduras (Hanlon y Messenger 1996).

11.7 Índice gonadosomático

Al analizar el índice gonadosomático se observó una variación entre sexos, las hembras presentaron un IGS entre 0.04 a 38.4 y los machos de 0.11 a 12.42, estas variaciones se deben a que el sistema reproductor de las hembras es más grande y pesado que el complejo espermatoforico de los machos (Arizmendi 2010).

El IGS es considerado un indicador corporal de la actividad reproductiva (Saborido 2004), los valores obtenidos para *L. diomedea* muestran que las hembras se reprodujeron en los meses de junio a diciembre 2017 y los machos en diciembre 2017, los meses de reproducción coincidieron con los reportados por Alejo-Plata *et al.* (2014) para *L. diomedea* en el Golfo de Tehuantepec. No obstante, la presencia de ovocitos en diferentes etapas en una misma gónada y machos maduros pequeños y grandes pueden indicar que es posible que el calamar dardo se reproduzca a través del año en diferentes meses y presente un largo periodo de desove.

11.8 Desarrollo de Ovocitos

Un factor importante para la determinación de la estrategia reproductiva en los cefalópodos es el desarrollo de los ovocitos, ya que en relación al patrón de desove (Kirkendall y Stenseth

1985), crecimiento y desarrollo de los ovocitos en el ovario (Wallace y Selman 1981) y la presencia y ausencia de crecimiento somático entre la producción de lotes de huevos se puede determinar la estrategia reproductiva que llegan a presentar; Rocha (2001) tomando en cuenta las características ya mencionadas realiza una nueva clasificación de las dos estrategias ya conocidas en cefalópodos: 1) Desove una vez (antes semelparidad); a) desovador simultaneo y 2) Desovador más de una vez (anteriormente iteroparidad); a) desovador policíclico, b) desovador múltiple, c) desovador terminal y d) desove continuo.

El calamar dardo presento seis tipos de ovocitos en una misma gónada en estadio IV, lo que indica que pueden llegar a desovar más de una vez durante su periodo reproductivo. La presencia de ovocitos en diferentes estados de desarrollo también ya se ha reportado para otros cefalópodos por ejemplo *Thysanoteuthis rhombus troschel* (Nigmatullin *et al.* 1995), *L. vulagaris reynaudii* (Melo y Sauer 1999), *D. gigas* (Nigmatullin y Markaida 2009 y Hernández-Muñoz *et al.* 2015) y *L. panamensis* (Squires y Barragán 1979; Arizmendi 2010).

Boyle *et al.* (1995) mencionan que cuando se presentan al menos dos modas de ovocitos en las gónadas es un indicador de desove intermitente. De acuerdo con Rocha (2001) la presencia de varias modas y distintos tamaños de ovocitos en el ovario maduro es indicativo que *L. diomedea* es un desovador múltiple, el cual presenta un desove monocíclico con lotes de puestas de huevos por separado y sin evidencia de crecimiento somático entre eventos de desove.

11.9 Talla de primera madurez

Se observó que las hembras (68.28 mm de LDM) alcanzan la madurez sexual a mayores tallas en comparación a los machos (40.79 mm de LDM), lo que es similar a lo reportado por Alejo-Plata (2014) para *L. diomedea* en el Golfo de Tehuantepec y para *L. panamensis* en el Golfo de California (Arizmendi 2010). La razón por la cual las hembras llegan a madurar a mayores tallas que los machos puede atribuirse a la táctica de la especie para optimizar su actividad reproductiva, ya que en las hembras la longitud es el factor que determina la capacidad para desarrollar y acumular los ovocitos en la gónada, en cambio los machos invierten su energía en crecer más rápido para alcanzar la talla de madurez y poder fecundar



a la hembra (evento de parchado) (Arizmendi 2010), lo que puede ser una estrategia de supervivencia para ambos sexos.

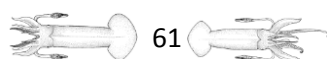
Además, los calamares loliginidos pueden adaptarse rápidamente a los cambios ambientales y del ecosistema locales al alcanzar la madurez completa en diferentes tamaños y edades, según la productividad del medio ambiente (Pelc y Jackson 2008; Hoying *et al.* 2013; Schwarz y Perez 2013 y Arkhipkin *et al.* 2015). En general, hay evidencias de que el ritmo de vida en las especies de cefalópodos se asocia fuertemente con el medio ambiente (Rodhouse *et al.* 2014), principalmente con la temperatura y la producción de la concentración de *Cl-a* la cuales llegan a determinar su estructura poblacional de la especie en estudio (Wei *et al.* 2009).

11.10 Fecundidad

La fecundidad en *L. diomedea* presentó una correlación negativa con la longitud dorsal del manto y el peso total del organismo, el número de ovocitos osciló entre 3,120 y 8,880 en hembras de estadio IV y de 66 a 428 espermátóforos en machos en estadio II y III. Esto difiere con lo reportado para *L. forbesi* (Collins *et al.* 1995; Boyle *et al.* 1995) y *L. vularis* (Coelho *et al.* 1994; Laptikhovsky 2000) quienes presentan mayor cantidad de ovocitos y espermátóforos. La variación que se presenta entre los diferentes organismos puede estar relacionada con la alimentación, crecimiento, temperatura, tamaño de la población y estructura de la edad (Lowerre-Barbieri *et al.* 1998), sin embargo, en la zona de estudio otro de los factores que puede influenciar en las diferencias son las características oceanográficas de la zona ya que existe una disminución en la temperatura superficial del mar y la capa de mezcla se profundiza lo que provoca un incremento en la abundancia de fitoplancton y la concentración de *Cl-a* esto en consecuencia de los vientos Tehuanos anualmente (Fäber-Lorda *et al.* 2003).

11.11 Desove y agregación

La distribución de *L. diomedea* presentó variaciones en relación con los sexos, estadios de madurez, temperatura y profundidad en cada estación. En las estaciones de Puerto Ángel se presentó una mayor cantidad de organismos inmaduros (99% en hembras y 94% en machos)



a una TSM promedio de 28°C con una profundidad promedio de 35 m, en cambio, los estadios que mayor abundancia en más de un 90% en el Golfo de Tehuantepec fueron el II, III, IV y V a una TSM promedio de 27.84°C con una profundidad promedio de 35.6 m; este comportamiento de distribución y reproducción se ve influenciado por las variaciones en el ancho de la plataforma continental, ya que de Salina del Márquez en Oaxaca a Río Suchiate la plataforma es amplia (Carranza-Edwards *et al.* 1975), lo que hace a los organismos más vulnerables de ser capturados. Esto coincide con lo reportado por Hatfield y Rodhouse (1994) para *L. gahi* quien menciona que los calamares cuando son juveniles se distribuyen desde la plataforma continental interna hasta el borde de la plataforma y pendiente continental (principalmente hasta 200–300 m de profundidad), sin embargo, cuando son adultos inmaduros, en maduración y maduros se distribuyen hacia aguas poco profundas para alimentarse y desovar, este mismo patrón también se ha llegado a observar para otros loliginidos como *L. vulgaris reynaudii* (Sauer *et al.* 1992) y *L. brevis* (Hall 1970).

Los resultados sugieren que en el Pacífico sur *L. diomedae* realiza migraciones entre las diferentes zonas de muestreo, principalmente de la zona de Puerto Ángel al Golfo de Tehuantepec (juveniles a adultos) y del Golfo de Tehuantepec a Puerto Ángel (paralarva a juveniles), esta hipótesis se sustenta con lo reportado por Sauer *et al.* (1999) quienes mencionan que los calamares en sus áreas de desove llegan a visitar diferentes lugares en periodos de semana, como es el caso de *L. vulgaris reynaudii* que puede viajar 207 km en 18 días (Sauer *et al.* 2000).

En la zona de estudio *L. diomedae* está presente todo el año, la temporada de desove se definió mediante una combinación de varios factores que incluyen: (1) presencia de machos maduros; (2) valores altos de GSI; (3) evidencia de cópula (espermatangias en la cavidad del manto femenino); (4) identificación de hembras en desove inminente (con ovocitos hidratados); y (5) ovarios que contienen folículos post-ovulatorios visibles y ovocitos hidratados residuales.

11.12 Estrategia reproductiva

Dentro de los límites de la semelparidad (Schwarz *et al.* 2018), las estrategias de desove van desde el desove sincrónico terminal hasta el desove intermitente de lotes de huevos, con diferencias específicas entre los cefalópodos: en fecundidad, tamaño de huevo, tamaño de lote, tiempo y presencia o ausencia de crecimiento somático entre eventos de desove, mortalidad en fases ontogenéticas y tiempo de desarrollo embrionario (Rocha *et al.* 2001, Hoving 2008).

Estudios recientes sobre la historia de vida de los cefalópodos han desafiado el paradigma de que todos los cefalópodos coleoides tienen un solo ciclo reproductivo (semelparidad) y una vida útil corta (Schwarz *et al.* 2018).

Los loliginidos se caracterizan por migraciones de desove costero (Spratt, 1978; Summers, 1983; Worms, 1983; Sauer *et al.* 1992; Hanlon y Messenger, 1996). *L. diomedae* utiliza ampliamente la zona costera de Oaxaca como área de reproducción, mostrando un marcado comportamiento de agregación durante la temporada de desove, este comportamiento parece ser congruente con una estrategia reproductiva oportunista en la que los individuos desovan en momentos en que las condiciones son favorables. Como es el caso del Golfo de Tehuantepec la cual es un área altamente productiva con ciclos biológicos complejos, cambios estacionales distintivos en la producción primaria y secundaria; influenciados principalmente por los eventos periódicos de surgencia del viento que se producen de noviembre a febrero y durante la temporada de lluvias (junio-octubre) (Lara-Lara *et al.* 1998).

La presencia de ovocitos de diferentes tamaños es un indicador de desarrollo continuo, además, la ausencia de una mortalidad múltiple simultánea de adultos post-desove y la alimentación activa (estómagos con alimento, Obs. Pers.) entre los períodos de liberación de huevos, sugieren que *L. diomedae* es un calamar con desove terminal intermitente (definido por Rocha y Guerra 2001) que deposita diferentes camadas de huevos durante un período prolongado en varios sitios de desove. Esta estrategia reproductiva se ha sugerido para otras especies de loliginidos tropicales (Sauer *et al.* 2000).

Finalmente, además de que este trabajo presenta una importante adición al conocimiento de la estrategia reproductiva de *L. diomedae* y su comportamiento con la temperatura y profundidad, se observó que el calamar dardo es abundante para la costa de Oaxaca y llega a encontrarse en todas las etapas de su ciclo de vida, por lo que *L. diomedae* puede ser considerado un recurso con potencial pesquero que puede ser complementario a la pesca del camarón y la pesca artesanal del área de estudio tal como lo mencionan Alejo-Plata *et al.* (2014).

12. CONCLUSIONES

- La proporción de sexos en el Pacífico sur es mayor en hembras que en machos.
- Las hembras del calamar dardo llegar a ser más grandes y robustas presentando un crecimiento alométrico positivo, en cambio, los machos son más pequeños y presentan un crecimiento alométrico negativo.
- Las hembras presentaron dos tipos de crecimiento en relación con sus estadios de madurez, en el estadio I ocurre crecimiento somático y del II al V se presenta un crecimiento reproductivo.
- De acuerdo con el índice gonadosomático se presentan dos pulsos reproductivos: uno intenso en noviembre-diciembre y otro en mayo.
- La presencia constante de folículos postovulatorios, atresias, ovocitos con diferente fase de desarrollo y talla indican que el calamar dardo es un desovador múltiple que presenta un desarrollo gonádico asincrónico.
- Con base en la abundancia y estadios de madurez se infiere que *L. diomedea* realiza migraciones y agregaciones a lo largo de su ciclo de vida en la costa de Oaxaca.
- *Lolliguncula diomedea* en la zona de estudio se encuentra a una TSM de 27.9 a 29°C y a una profundidad de 17.1 a 65.43 m.

13. REFERENCIAS

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: B. N. Petrov y F. Csaki (Eds.). Second International Symposium on Information Theory (pp. 267–281). Budapest: Akademiai Kiado.
- Alejo-Plata M.C., B. Urbano-Alonso y I.A. Ramírez-Castelán. 2016. New records and biological data of *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Lat. Am. J. Aquat. Res., 44(4): 855-859.
- Alejo-Plata, C., J.L. Gómez-Márquez, S. Ramos y E. Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42(3): 403 – 413.
- Alejo-Plata, M.C., G. Cárdenas-Ladrón de Guevara y J. E. Herrera-Galindo. 2001. Cefalópodos loliginidos en la fauna y acompañamiento del camarón. Ciencia y Mar 14: 41–46.
- Alejo-Plata, M.C., J.L. Gómez-Márquez y J.E. Herrera-Galindo. 2014. Tallas, sexos y madurez del calamar dardo *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México. Cuadernos de Investigación UNED, 7: 79–87.
- Amaratunga, T. 1983. The role of cephalopods in the marine ecosystem 379-415pp. In J. F. Caddy (Ed.), Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Pap., 231pp.
- Arizmendi-Rodríguez, D. I., C. A. Salinas-Zavala, C. Quiñónez-Velázquez y A. Mejía-Rebollo. 2012. Abundance and distribution of the Panama brief, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), in the Gulf of California. Ciencias Marinas, 38(1A), 31-45.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I. 2010. Biología del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* Berry, 1911 (Teuthida: Loliginidae) en el Golfo de California. Tesis, Doctor en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S., México. 110pp.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., C. Rodríguez-Jaramillo, C. Quiñónez-Velázquez y C.A. Salinas-Zavala. 2012. Reproductive indicators and gonad development of the Panama Brief squid *Lolliguncula panamensis* (Berry, 1911) in the Gulf of California, Mexico. J. Shellfish Res., 31(3): 817-826.
- Arkhipkin, A. 1995. Age, growth and maturation of the European squid *Loligo vulgaris* (Myopsida, Loliginidae) on the west Saharan shelf. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 75:593-604.
- Arkhipkin, A.I., P.G.K. Rodhouse, G.J. Pierce, W.H.H. Sauer, M. Sakai, L. Allcock, J. Arguelles, J.R. Bower, G. Castillo, L. Ceriola, C-S. Chen, X. Chen, M. Diaz-Santana, N. Downey, A.F. Gonzalez, J.G. Amores, C.P. Green, A. Guerra, L.C. Hendrickson, C. Ibañez, K. Ito, P. Jereb, Y. Kato, O.N. Katugin, M. Kawano, H. Kidokoro, V.V. Kulik, V.V. Laptikhovskiy, M.R. Lipiński, B. Liu, L. Mariategui, W. Marin, A. Medina, K. Miki, K. Miyahara, N. Moltschaniwskyj, H. Moustahfid, J. Nabhitabhata, N. Nanjo, ChM. Nigmatullin, T. Ohtani, G. Pecl, J.A.A. Perez, U. Piatkowski, P. Saikliang, C.A. Salinas-Zavala, M. Steer, Y. Tian, Y. Ueta, D. Vijai, T. Wakabayashi, T. Yamaguchi, C. Yamashiro, N. Yamashita y L.D. Zeidberg.

2015. World squid fisheries. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture* 23: 29–252.
- Bancroft J.D. y A. Stevens. 1990. *Theory and practice of histological techniques*. 3a ed. Edinburgh: Churchill Livingstone. 740pp.
- Barragán, V.J. 1977. Estudio de la maduración sexual del calamar del Pacífico colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10:8-14.
- Barragán, V.J. 1977. Estudio de la maduración sexual del calamar del Pacífico colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10, 8-14.
- Bazzino Ferreri, G.A. 2009. Calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y cambio climático: adaptaciones y vulnerabilidad. 473-482pp. En: E. Rivera-Arriaga, I., L. Azuz-Adeath, Alpuche Gual y G.J. Villalobos-Zapata (eds.). *Cambio Climático en México un Enfoque Costero-Marino*. Universidad Autónoma de Campeche Cetus Universidad, Gobierno del Estado de Campeche. 944 pp.
- Beamish R.J. y D.A Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 3: 982-983.
- Berry, S. S. 1929. *Loliolopsis chiroctes*, a new genus and species of squid from the Gulf of California. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 5 (18). 263-282.
- Berry, S.S. 1911. A note on the genus *Lolliguncula*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 63: 100–105.
- Bettoso, N., D. Borme, L. Faresi, I. Aleffi, M. Orlando-Bonaca y L. Lipej. 2016. New insights on the biological parameters of the exploited cuttlefish *Sepia officinalis* L. (Mollusca: Cephalopoda) in the northern Adriatic Sea in relation to the main fishing gears employed. *Medit. Mar. Sci.* 17(1), 152-162.
- Boyle R.R., G.J. Pierce y L.C. Hastie. 1995. Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*. *Marine Biology* 121:501-508.
- Boyle, P.R. y P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods: ecology and fisheries*. Oxford, Blackwell Pub. 452 pp.
- Brakoniecki T.F. 1996. A revision of the genus *Pickfordiateuthis* (Cephalopoda; Myopsida). *Bulletin of Marine Science* 58 (1): 9–28.
- Brakoniecki, T.F. y C.F.E. Roper. 1985. *Lolliguncula argus*, a new species of loliginid squid from the tropical eastern Pacific. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98: 47–53.
- Brodziak, J.K.T. y W.K. Macy. 1996. Growth of the long-finned squid, *Loligo pealei*, in the northwest Atlantic. *California Division Fishery Game. Fisheries Bulletin*, 94:212-236.
- Brouwer S.L. y M.H. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin* 103(2): 258-269.
- Caddy, J.F. y P.G. Rodhouse. 1998. Do recent trends in cephalopod and groundfish landings indicate widespread ecological change in global fisheries. *Rev. fish Biol. Fish.*, 8: 431–444.
- Campana S.E., M.C. Annand y J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 131-138.

- Cardoso F., V. Rivadeneira y M. Esquerre. 1989. El calamar pequeño del mar peruano: *Loliolopsis diomedea*. Bol. Lima 63: 89–95.
- Cardoso, F. y F. Hochberg. 2013. Revision of the genus *Lolliguncula* Steenstrup, 1881 (Cephalopoda: Loliginidae) off the Pacific Coast of South America. Revista Peruana de Biología, 20(2), 129-136.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutiérrez-Estrada, R. Rodríguez-Torres. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México. 2 (1): 81-88.
- Chapa-Balcorta, C., J. M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S. R. Alin y A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, J. Geophys. Res. Oceans. 120pp.
- Cinti A., P.J. Barón y A.L. Rivas. 2004. The effects of environmental factors on the embryonic survival of the Patagonian squid *Loligo gahi*. J Exp Mar Biol Ecol 313:225–240.
- Clarke, M.R. 1983. Cephalopod biomass - estimation from predation. Memoirs of the National Museum of Victoria, 44: 95–107.
- Coelho, M.L., J. Quintela, V. Bettencourt, G. Olavo, H. Villa. 1994. Population structure, maturation patterns and fecundity of the squid *Loligo vulgaris* from southern Portugal. Fish. Res. 21, 87–102.
- Collins, M. A., P. R. Boyle, G. J. Pierce, L. N. Key, S. E. Hughes y J. Murphy. 1999. Resolution of multiple cohorts in the *Loligo forbesi* population from the west of Scotland. ICES Journal of Marine Science, 56, 500-509.
- Collins, M.A., G.M. Burnell y P.G. Rodhouse. 1995. Age and growth of the squid *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 75:605-620.
- Dávila Robles, M.G. 2009. Aspectos histológicos de la gónada del *Loligo gahi* “calamar” (cephalopoda: loliginidae) procedente del litoral de Chorrillos. Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú. 58pp.
- Díaz, J.M., N. Ardilla y A. García. 2000. Calamares y Pulpos (Mollusca: Cephalopoda) del Mar Caribe Colombiano. Biota. Colombiana, 1(2): 195-201.
- Díaz-Uribe J.G., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, S. Martínez-Aguilar, M.C. Suárez-Higuera y A. Hernández-López. 2006. Validación histológica de los estadios de madurez gonádica de las hembras de calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California. Ciencias Marinas. 32 (1A): 1-9.
- Ehrhardt N. M., N. A. Solís, P. S. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, D.G. González y B. F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México durante 1980. Ciencia Pesquera. 5: 63-76.
- Fäber-Lorda, J., M.F. Lavín y M.A. Guerrero-Ruiz. 2003. Effects of wind forcing on the trophic conditions, zooplankton biomass and krill biochemical composition in the Gulf of Tehuantepec. Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography 5 (6-9): 601-614.
- FAO Species Catalog for Fishery Purposes, Roma, Vol. 2, No. 4, 605pp.
- FAO, Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la agricultura. 2003. Capture production 1950-2001. Available in Fishstat Plus (Universal Software for fishery statistical time series) version 2.30, 2003. Rome: Italia. Organización de las Naciones Unidas. Recuperado de <http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/fishplus.a>

- FAO. 2010. <http://www.fao.org/about/es/>
- Fernández-Álvarez, F.A., D.H. Li, E. Portner, R. Villanueva y W.F. Gilly. 2017. Morphological description of egg masses and hatchlings of *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae). *Journal of Molluscan Studies* 83: 194–199.
- Fiedler, P.C y L.D Talley. 2006: Hydrography of the eastern tropical Pacific: *Rev. Prog. Oceanogr.* 69:143- 180.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of Eastern Tropical Pacific Surface waters. NOAA.
- Fields W.G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid, *Loligo opalescens* Berry. *Calif Dep Fish Game Fish Bull* 131:1-108.
- Forsythe, J.W. y R.T Hanlon. 1989. Growth of the Eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca: Cephalopoda). *Aquaculture Fish*, 20:1-4.
- García de Miranda, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, México, D.F., UNAM.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de la clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 91 pp.
- González P. y J. Chong. 2006. Biología reproductiva de *Dosidicus gigas* D'Orbigny 1835 (Cephalopoda, Ommastrephidae) en la zona norte-centro de Chile. *Gayana.* 70 (2):237-244.
- Granados-Amores J., F.J. García-Rodríguez, F. Hochberg, C.A. Salinas-Zavala. 2014. The taxonomy and morphometry of squids in the family Loliginidae (Cephalopoda: Myopsida) from the Pacific coast of Mexico. *American Malacological Bulletin* 32 (2): 198–208.
- Granados-Amores, J. 2013. Taxonomía de calamares de la familia Loliginidae en el Pacífico Mexicano. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, 84pp.
- Granados-Amores, J. 2014. Revisión taxonómica de la familia Loliginidae (Suborden: Myopsida) de la costa de Tamaulipas, Golfo de México. Tesis en Maestría en ciencias en manejo de recursos marinos. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 47pp.
- Granados-Amores, J., F.G. Hochberg, y C.A. Salinas-Zavala. 2013. New records of *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) in northwestern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41: 595-599.
- Guerra, A. y G. Pérez-Gándaras. 1984. Larvas de Cefalópodos. *Investigación y Ciencia*, 89: 6-15.
- Haddon, M. 2001. *Modeling and Quantitative Methods in Fisheries*. USA: Chapman and Hall/CRC.
- Hall, J.R. 1970. Description of egg capsules and embryos of the squid, *Lolliguncula brevis*, from Tampa Bay, Florida. *Bull Mar Sci* 20:762-768.
- Hanlon, R. y J. Messenger. 1996. *Cephalopod Behavior*. Cambridge University Press. Reino Unido, 232pp.
- Hanlon, R.T., M.J. Smale y W.H.H. Sauer. 2002. The mating system of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda, Mollusca) off south Africa: fighting, guarding, sneaking, mating and egg laying behavior. *Bulletin of Marine Science*, 71(1): 331–345.

- Harlon R.T. 1998. Mating systems and sexual selection in the squid *Loligo*: how might commercial fishing on spawning grounds affect them? *CalCOFI Reports*. 39: 92:100.
- Hastie, L.C., G.J. Pierce, J. Wang, I. Bruno, A. Moreno, U. Piatkowski y J.P. Robin, 2009. Cephalopods in the North East Atlantic: Species, Biogeography, Ecology, Exploitation and Conservation. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 47, 111-190.
- Hatfield, E.M.C. y P.G. Rodhouse. 1994. Migration as a source of bias in the measurement of cephalopod growth. *Antarctic Science*, 6(2): 179-184.
- Hatfield, E.M.C. 2000. Do some like it hot? Temperature as a possible determinant of variability in the growth of the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Fisheries Research*, 47:27–40.
- Hendrickx M.E. 1985. Diversidad de los macroinvertebrados bentónicos Acompañantes del Camarón en el Área del Golfo de California y su importancia como Recurso Potencial. En: Yáñez-Arancibia A. (Ed.) Recursos Pesqueros Potenciales de México: La pesca Acompañante del Camarón: Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., UNAM Inst. Nal. de Pesca 95-148pp.
- Hernández-Herrera A., E. Morales-Bojórquez, M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez y G.I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, México. *CalCOFI Report*. 39: 212-218.
- Hernández-Muñoz, A.T., C. Rodríguez-Jaramillo, A. Mejía-Rebollo y C.A. Salinas-Zavala. 2016. Reproductive strategy in jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835): A new perspective. *Fisheries Research*.1-6.
- Hoving, H. T., W. F. Gilly, U. Markaida, K. J. Benoit-Bird, Z.W. -Brown, P. Daniel, J.C. Field, L. Parassenti, B. Liu y B. Campos. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. *Glob Change Biol*, 19: 2089-2103.
- Hoving, H.J.T. 2008. Reproductive biology of oceanic decapodiform cephalopods. PhD dissertation, University of Groningen.
- Hoyle, W. E. 1904. Reports on the Cephalopoda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard* 43: 1–72.
- Humason, G.L. 1979. *Animal Tissue Techniques*. WH Freeman and Co., San Francisco, 661pp.
- Hunter, J.R. y B.J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. NOAA Technical Report. National Marine Fisheries Service. 36: 79-94.
- Jackson, G.D. 1994. Statolith age estimation of the loliginid squid *Loligo opalescens* (Mollusca: Cephalopoda) corroboration with culture data. *Bulletin of Marine Science*, 54:554-557.
- Jackson, G.D. 2004. Advanced in defining the life history of myopsid squids. *Journal of Marine Research*, 55:357–356.
- Jereb P., M. Vecchione y C.F.E. Roper. 2010. Family Loliginidae. In: P. Jereb y C.F.E. Roper, eds. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date*, Vol. 2. Myopsid and oegopsid squids. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 4, Vol. 2. Rome: FAO. Pp. 38–117.

- Kaplan, M.B., T.A. Mooney, D.C. McCorkle, A.L. Cohen. 2013. Adverse Effects of Ocean Acidification on Early Development of Squid (*Doryteuthis pealeii*). PLoS ONE 8(5).
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. En: Pennington, T.J., L.M. Kevin, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calientes y P.F. Chávez. (Eds.). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. Progr. Oceanogr. 69: 181-217.
- Kirkendall, L. y N. Stenseth. 1985. On defining 'breeding once'. American Naturalist, 125, 189-204.
- Lacoue-Labarthe T., E. Réveillac, F. Oberhänsli, J.L. Teyssié, R. Jeffree y J.P. Gattuso. 2011. Effects of ocean acidification on trace element accumulation in the early-life stages of squid *Loligo vulgaris*. Aquatic Toxicology 105 166–176.
- Laptikhovskiy V.V. y A.I. Arkhipkin. 2001. Oogenesis in the squid *Loligo gahi* in the southeast shelf of the Falkland Islands. Journal of Molluscan Studies, 67:475-482.
- Laptikhovskiy, V. 2000. Fecundity of the squid "*Loligo vulgaris*" Lamarck, 1798 (Myopsida, Loliginidae) off northwest Africa. Sci. Mar. 64 (3): 275-278.
- Laptikhovskiy, V.V. y A.I. Arkhipkin. 2001. Oogenesis in the squid *Loligo gahi* in the southeast shelf of the Falkland Islands. Journal of Molluscan Studies. 67, 475- 482.
- Lara-Lara, J.R., E.G. Robles-Jarero, M.C. Bazán-Guzmán y E. Millán-Nunez. 1998. Productividad del fitoplancton, in: Tapia-García, M., (Ed.), El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, 51–58pp.
- Lavín, M.F., J.M. Robles, M.L. Argote, E.D. Barton, R. Smith, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H.S. Vélez y J. García. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. Cienc. Desarr. VXXVIII (103): 98–108.
- Lipinski M. R. y L. G. Underhill. 1995. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum? South African Journal of Marine Science. 15: 207-223.
- Lipinski, M., E. Dawe y Y. Natsukari. 1991. Introduction to practical procedures of squid statoliths. A laboratory manual. In: P. Jereb et al (Eds.) Squid age determination using statoliths. NTR-ITPP, Italy Mazara del Vallo, 77-82.
- Love, M.S. y K. Johnson. 1998. Aspects of the life histories of grass rockfish, *Sebastes rastrelliger*, and brow rockfish, *S. auriculatus*, from southern California. Fishery Bulletin, 87: 100-109.
- Lowerre-Barbieri, K. y R. L. Barbieri. 1993. A new method of oocyte separation and preservation for fish reproduction studies. Fishery Bulletin. 91 (1): 165-170.
- Lowerre-Barbieri, S. K., J. M. Lowerre y L. R. Barbieri. 1998. Multiple spawning and the dynamics of fish populations: inferences from an individual-based simulation model. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 2244-2254
- Luna-Raya, M. C., J. I. Urciaga-García, C. A. Salinas-Zavala, M. A. Cisneros-Mata y L. F. Beltrán-Morales. 2006. Diagnóstico del consumo de calamar gigante en México y en Sonora. Informe Técnico. México 30pp.
- Macewicz, B.J., J.R. Hunter y N.C.H. Lo. 2003. Lifetime fecundity of the market squid, *Loligo opalescens*, with application to monitoring escapement Report of the Working Group on Modern Approaches to Assess Maturity and Fecundity of Warm- and Cold-water Fish and Squids. Fischen og Havet, 79-85 p.

- Magaña, V. 1999. El Clima y El Niño. En: Magaña, V. (Ed.), Los Impactos de El Niño en México. Dirección General de Protección Civil, Secretaría de Gobernación, México, 238pp.
- Markaida U. 2001. Biología del calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 (Cephalopoda: Ommastrephidae) en el Golfo de California, México. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 426pp.
- Markaida U. y O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fisheries Research*. 54 (1): 63-82.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fisheries Research*, 54(1): 63-82.
- Melo, Y.C. y W.H.H. Sauer. 1999. Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the coast of South Africa. *Marine Biology*, 135:307-313.
- Michel, E., A. Klett y R.I. Ochoa. 1986. Estudio preliminar para la determinación de madurez gonádica del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835). *Ciencia Pesquera*. 5: 77-89.
- Moreno, A., M.M. Cunha y J.M.F. Pereira. 1994. Population biology of veined squid (*Loligo forbesi*) and European squid (*Loligo vulgaris*) from the Portuguese coast. *Fisheries Research*, 21: 71-86.
- Neter, J., M.H. Kutner, C.J. Nachtsheim y W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. New York, NY McGrawHill. 1408 pp.
- Nigmatullin, C. M. y U. Markaida. 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(4), 789-801.
- Nigmatullin, C.M., A.I. Arkhipkin y R.M. Sabirov. 1995. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida. Thysanoteuthidae). *Marine Ecology Progress Series*, 124, 73-87.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. Pp. 201-219. En P. R. Boyle (Ed.), *Cephalopod Life Cycles Vol. II, Comparative reviews*. Academic Press, London: 441pp.
- Pecl, G. 2004. The in-situ relationships between season of hatching, growth and condition in the southern calamary, *Sepioteuthis australis*. *Marine and Freshwater Research*, 55: 429-438.
- Pelc G.T. y G.D. Jackson. 2008. The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 373-385.
- Perez J.A.A., D.C. De Aguiar y U.C. Oliveira U.C. 2002. Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazilian waters. *Fisheries Research*, 58 (3):267-279.
- Pierce, G. J., P. R. Boyle, L. C. Hastie y M. B. Santos. 1994. Diets of squid *Loligo forbesi* and *Loligo vulgaris* in the northeast Atlantic. *Fisheries Research* 21: 149-164.
- Pierce, G.J., P.R. Boyle, L.C. Hastie y L. Key. 1994. The life history of *Loligo forbesi* (Cephalopoda, Loliginidae) in Scottish waters. *Fisheries Research*, 21:17-41.
- Pineda, S.E., N.E. Brunetti y N.A. Scarlato. 1998. Calamares loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). In: Boschi, E.E. (Ed.) *Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de Bivalvos y Equinodermos*, 13-36pp.

- Robles–Jarero E.G. y J.R. Lara–Lara. 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, México. *J. Plankton Res.* 15: 1341–1359.
- Rocha, F. 2003. *Biología, ecología, cultivo y pesquerías de cefalópodos*. Universidad Austral de Chile, Valdivia. 215 pp.
- Rocha, F. y A. Guerra. 1999. Age and growth of two sympatric squid *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi*, in Galician waters (north-west Spain). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79:697–707.
- Rocha, F., A. Guerra y A.F. González. 2001. A review of the reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews*, 76:291-304.
- Rodhouse P.G.K, G.J. Pierce, O.C. Nichols, W.H.H. Sauer, A.I. Arkhipkin, V.V. Laptikhovsky, M.R. Lipinski, J.E. Ramos, M. Gras, H. Kidokoro, K. Sadayasu, J. Pereira, E. Lefkaditou, C. Pita, M. Gasalla, M. Haimovici, M Sakai y N. Downey. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries. *Advances in Marine Biology*, 67: 99 233.
- Rodhouse, P.G. y E.M.C. Hatfield. 1990. Growth and maturation of *Illex argentinus*. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 329: 229-241.
- Roper C.F.E., M.J. Sweeney y C. Nausen, 1984. *FAO species catalogue. vol. 3 Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries.* *FAO Fish Synop.* 3(125): 1-277.
- Roper, F.E., M.J. Sweeney y F.G. Hochberg. 1995. *Cephalopods. 235-253 pp*, En: *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I, II y III.* Roma, FAO.
- Saborido, F. 2004. *Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso doutoramento do bienio 2002-2004.* Universidad de Vigo. Instituto de Investigaciones Marinas, Vigo, España. 71pp.
- Sanchez, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Scientia Marina*, 67(1):81-90.
- Santana-Iturríos M. D. 2014. *Revisión taxonómica de la familia Loliginidae (Suborden: Myopsida) de la costa de Tamaulipas, Golfo de México.* 47 pp.
- Sauer, W.H.H. y M.R. Lipinski. 1990. Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orb (Cephalopoda: Loliginidae). *South African Journal of Science*, 9:189–200.
- Sauer, W.H.H., M.J. Smale y M.R. Lipinski. 1992. The location of spawning grounds, spawning and schooling behaviour of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida) off the eastern Cape coast, South Africa. *Marine Biology*, 114:97-107.
- Sauer, W.H.H., M.R. Lipinski y C.J. Augustyn. 2000. Tag capture studies of the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* d'Orbigny, 1845 on inshore spawning grounds on the south-east coast of South Africa. *Fisheries Res.* 45, 283-289.
- Sauer, W.H.H., Y.C. Melo y W. de Wet. 1999. Fecundity of the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* on the southeastern coast of South Africa. *Marine Biology*, 135: 315-319.
- Schwarz R., P. Uwe y H.J.T. Hoving. 2018. Impact of environmental temperature on the lifespan of octopods. *Mar Ecol Prog Ser* 605: 151–164.
- Schwarz, R. y J. Perez. 2013. Age structure and life cycles of the Argentine shortfin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(2), 557-565.

- Seibel, B. A. y V. J. Fabry. 2003. Marine biotic response to elevated carbon dioxide, *Adv. Appl. Biodiversity Sci.*, 4, 59–67.
- SEMARNAP. 1990-2000. Análisis estadísticos de la pesca. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México.
- Shaw, P.W., G.J. Pierce y P.R. Boyle. 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. *Mol. Ecol.* 8: 407-417.
- Shaw, E. 1999. “A Guide to the Qualitative Research Process: Evidence from a Small Firm Study”, *Qualitative Market Research: An International Journal*, Vol. 2, n° 2, pp. 59-70.
- Sheehan, D. y B. B. Hrapchak. 1980. Theory and practice of histotechnology, 2nd edition. OH: Battelle Press. 481pp.
- Sparre, P. y S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. №. 306.1 Rev. 2: 420 pp.
- Spratt, J.D. 1978. Age and growth of the market squid *Loligo opalescens* Berry, in Monterey Bay. Calif. Dep. Fish. Game Fish. Bull. 169: 35-44.
- Squires, H. J. y J. H. Barragán. 1979. *Lolliguncula panamensis* from the Pacific coast of Colombia. *The Veliger*, 22(1):67-74.
- Streenstrup, J. 1881. Sepiadarium og Idiosepius, ton ye slaegter af Sepiernes familia. Med bemaerkninger om due to Leslaegtete Sepioloidea, d'orbigny of Spirula Lamk. K. dan Vidensk Selsk Skr. (Ser. 6). 1(3): 313-42.
- Summers, W.C. 1983. *Loligo pealei*. En: P.R. Boyle (ed.), Cephalopod life cycles. Vol. I: Species accounts. Academic Press. London. 115-42pp.
- Trasviña A., D. Lluch-Cota, A.E. Filonov y A. Gallegos. 1999. Los Impactos de El Niño en México. UNAM, México, 69-101pp.
- Trasviña, A y E.D. Barton. 2008. Summer circulation in the Mexican tropical Pacific. *DeepSea Research I* 55:587-607.
- Trasviña, A y E.D. Barton. 1997. Los “Nortes” del Golfo de Tehuantepec: La circulación costera inducida por el viento. En: F. Lavin Ed. Contribuciones de la Oceanografía Física de México. Monografía No. 3 Unión Geofísica México. 277 pp.
- Velázquez-Muñoz F.A., J.A. Martínez, C. Chavanne, R. Durazo y P. Flament. 2011. Wind-driven coastal circulation in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Ciencias Marinas* (2011), 37(4A): 443–456.
- Voss, G.L. 1973. Cephalopod resources of the world. FAO Fisheries Circular, No. 49, 75pp.
- Wallace, R. y K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of the oocyte growth in teleost. *Amer. Zool.*, 21: 325-343.
- Wei, F., W. Yumei y C. Xuesen. 2009. The study on fishing gropund of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, and ocean environment based on remote sensing data in the Northwest Pacific Ocean. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 27 (2): 408-414.
- Wood, J.B y R.K. O’Dor. 2000. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Marine Biology*, 136:91-99.
- Worms, J. 1983. *Loligo vulgaris*, in: Boyle, P.R., (Ed.), Cephalopod Life Cycles vol. 1. Species Accounts, Academic Press, Londres, 43-157pp.

- Wyrтки, K. 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull. 9:271-304.
- Yatsu, A. 1997. Resources of two Ommastrephid Squids, *Dosidicus gigas* and *Ommasthephes bartrami*, in the Pacific Ocean, during September 11-December 24. Japan.
- Zar, J. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Nueva Jersey. 662pp.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, 663pp.
- Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets y W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, Reino Unido, 443pp.
- Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets y W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, Reino Unido, 443pp.

14. ANEXOS

ANEXO 1. TÉCNICA DE INCLUSIÓN EN PARAFINA

Fijación

- Las gónadas se fijaron en formol al 10% neutralizado con borato de sodio durante 48 hrs y se cambiaron a alcohol al 70% transcurridas las 48 hrs.

Deshidratación

1. Alcohol etílico 70% I (1:10 hrs)
2. Alcohol etílico 70% I (1:10 hrs)
3. Alcohol etílico 80% I (1:10 hrs)
4. Alcohol etílico 90% I (1:10 hrs)
5. Alcohol etílico 96% I (1:10 hrs)
6. Alcohol etílico 96% II (1:10 hrs)
7. Alcohol etílico 100% I (1:10 hrs)
8. Alcohol etílico 100% I (2:20 hrs)
9. Mezcla de alcohol etílico absoluto-citrosolv 1:1 (20 minutos)
10. Citrosolv (10 minutos)

Infiltración en parafina

1. Parafina (Paraplast) I (1:30 hrs)
2. Parafina (Paraplast) II (1:30 hrs)

Corte en micrótopo semiautomático a 5 micras

ANEXO 2. TÉCNICA DE TINCIÓN HEMATOXILINA-EOSINA

1. Citrosolv (30 min)
2. Alcohol-Citrosolv (5 min)
3. Alcohol etílico 96% (2 min)
4. Alcohol etílico 70% I (2 min)
5. Alcohol etílico 70% II (2 min)
6. Agua destilada (5 min)
7. Hematoxilina de Harris sintética (12 min)
8. Agua corriente (5 min)
9. Agua destilada (5 min)
10. Alcohol ácido (alcohol 70%: 5 gotas de ácido clorhídrico 1%) (15 seg)
11. Agua destilada (5 min)
12. Agua amoniacal (hidróxido de amonio al 1%, 5 gotas por caja de tinción) (15 seg)
13. Agua destilada (5 min)
14. Alcohol etílico 50% (2 min)
15. Alcohol etílico 70% (2 min)
16. Eosina amarillenta (se le agregaron 3 gotas de ácido acético glacial) (5 min)
17. Alcohol etílico 96% I (2 min)
18. Alcohol etílico 96% II (2 min)
19. Alcohol etílico 100% I (1 min)
20. Alcohol etílico 100% II (1 min)
21. Alcohol etílico 100% III (1 min)
22. Citrosolv (5 min)
23. Montar en *Entellan*