



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**VARIACIÓN EN LA ABUNDANCIA POBLACIONAL DEL CALAMAR
GIGANTE *Dosidicus gigas* DEL GOLFO DE CALIFORNIA,
DETERMINADA MEDIANTE MODELOS ESTRUCTURADOS POR
TALLA Y EDAD.**

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

Presenta

VIRIDIANA YALITZIN ZEPEDA BENITEZ

La Paz, Baja California Sur, Febrero de 2016

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 11:00 horas del día 27 del mes de enero del 2016, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Variación en la abundancia poblacional del calamar gigante *Dosidicus gigas* del Golfo de California, determinada mediante modelos estructurados por talla y edad"


Presentada por la alumna:

Viridiana Yalitzin Zepeda Benitez

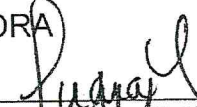
Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Biología Marina

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

LA COMISIÓN REVISORA




Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co-Director de Tesis



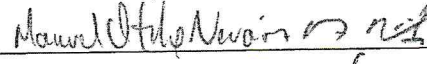
Dra. Juana López Martínez
Co-Director de Tesis



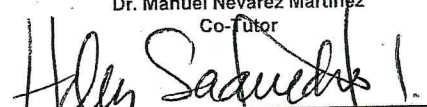
Dr. Agustín Hernández Herrera
Co-Tutor



Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe
Co-Tutor



Dr. Manuel Nevárez Martínez
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Co- Director de tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B.C.S.

Dra. Juana López Martínez
Co- Director de tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Guaymas, Sonora.

Dr. Agustín Hernández Herrera
Co-Tutor
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S.

Dr. Manuel Otilio Nevárez Martínez
Co-Tutor
Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP). Guaymas, Sonora.

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe
Co-Tutor
Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP). La Paz, B.C.S.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dra. Juana López Martínez
Dr. Agustín Hernández Herrera
Dr. Manuel Otilio Nevárez Martínez
Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

JURADO DEL EXAMEN DE GRADO

Dr. Enrique Morales Bojórquez
Dra. Juana López Martínez
Dr. Agustín Hernández Herrera
Dr. Manuel Otilio Nevárez Martínez
Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

SUPLENTES

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez
Dr. Juan Antonio de Anda Montañez

RESUMEN

Datos de talla y edad del ciclo ontogenético completo del calamar gigante, *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835), en el Golfo de California fueron analizados para describir su patrón de crecimiento. Se ajustaron modelos de crecimiento individual que incluyeron curvas asintóticas y no asintóticas; se utilizó el Criterio de Información de Akaike para seleccionar el mejor modelo e inferencia multimodelo. El modelo general de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$) describió mejor el crecimiento de hembras, machos y ambos sexos en datos de talla a la edad. Para machos, de acuerdo con los valores de Δ_i , los modelos Gompertz (L_0), Gompertz (L_∞) y Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta = 0$) son alternativos para descripción del crecimiento. Al realizar una comparación de los patrones de crecimiento reportados para *D. gigas* en todo el Pacífico Oriental, se encontró que *D. gigas* presenta crecimiento no asintótico en la corriente de Humboldt y Domo de Costa Rica y asintótico en la costa occidental de Baja California y Golfo de California. En el análisis de captura estructurada por edades se utilizaron datos de captura a la talla en clases de edad (30 días) y periodos de pesca (meses) con una clave edad-talla y una relación talla-peso conocida. El modelo CAGEAN-JS incluyó datos de captura y tasa de captura para la pesca de 2001 y 2002 provenientes de las tres diferentes flotas calamareras. Se estimó una biomasa total de 798,084 t (I.C. 781,435-837,679 t, $P < 0.05$) y vulnerable de 638,792 t (I.C. 622,281-678,400 t, $P < 0.05$); se encontraron tres picos de reclutamiento (mayo y noviembre de 2001 y abril de 2002) con altas abundancias en la clase de edad 5 meses. La mortalidad por pesca mensual llegó a 0.26, aunque la explotación disminuyó en los meses de verano. Los datos de captura estructurada por tallas se analizaron con el modelo CASA para las temporadas de 2002-2003 a 2007-2008 de Guaymas, Sonora. Todas las temporadas fueron principalmente representadas por individuos de 60 a 80 cm LM, excepto 2003-2004 en donde se observaron tres picos y 2006-2007 que se caracterizó por dos picos claramente diferenciados. Se estimó una tasa de explotación de 0.24 a 0.79 entre 38 cm y 89 cm LM. El reclutamiento varió entre

las diferentes temporadas de pesca analizadas, el mayor pico (30 cm LM) se observó durante 2002-2003 y el menor en 2004-2005. La aproximación metodológica a partir del uso de modelos de análisis de captura estructurada por edades y tallas, utilizada en esta tesis no ha sido aplicada previamente en el manejo del stock de la población de calamar y ambas metodologías pudieron ser ajustadas de manera robusta a los datos observados de captura de calamar gigante en el Golfo de California.

Palabras clave: edad, crecimiento, *D. gigas*, CAGEAN, CASA

ABSTRACT

Size and age data of the complete ontogenetic cycle of the jumbo squid, *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California were analyzed to describe growth pattern. Models of individual growth which included asymptotic and non-asymptotic curves were fitted; Akaike's Information Criterion and multi-model inference were used to select the best model. Schnute's model ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$) was the best to describe growth of males, females, and both sexes in size-at-age data. For males, according with Δ_i values, Gompertz (L_0), Gompertz (L_∞), and Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta = 0$) are alternative models to describe growth. It was found that *D. gigas* presents non-asymptotic growth in the Humboldt Current and the Costa Rica Dome, and asymptotic growth in the western coast of Baja California and the Gulf of California. In the catch-at-age analysis, catch-at-age (30 days) and fishing periods (months) data were used with known age-size key and weight-at-length relationship. The CAJEAN-JS model included catch and catch rate data for the fisheries of 2001 and 2002 from the three different squid fishing fleets. A total biomass of 798,084 t (I.C. 781,435-837,679 t, $P < 0.05$) and vulnerable biomass of 638,792 t (I.C. 622,281-678,400 t, $P < 0.05$) were estimated; three recruitment peaks (May and November, 2001 and April, 2002) were found with high abundance in the 5-month age-class. The monthly fishing mortality reached 0.260, although exploitation decreased during summer months. Catch-at-age data were analyzed with CASA model for seasons 2002-2003 to 2007-2008 from Guaymas, Sonora. All of the seasons were primarily represented by individuals of 60 to 80 cm ML, except for 2003-2003 where three peaks were observed and 2006-2007 which was characterized by two clearly differentiated peaks. A catch rate that ranged from 0.24 to 0.79 in individuals from 38 to 89 cm ML was estimated. Recruitment varied among the different fishing seasons analyzed, the highest peak (30 cm ML) was observed during 2002-2003 and the lowest in 2004-2005. For the first time for *D. gigas*, catch-at-age analysis models which were satisfactorily fitted were used.

Keywords: Age, Growth, *D.gigas*, CAGEAN, CASA

DEDICATORIA

A mi mamá, el motor de mi carrera, lo que más amo en mi vida. La mujer más maravillosa de este mundo. Gracias por todo mamá.

A mi hermano, tíos y primos; quienes son una gran e importante razón por la que yo he llegado hasta aquí. Ninguna palabra alcanzaría para reflejar el infinito amor y eterno agradecimiento que les tengo.

A mi Papi y mami, que deseo profundamente estuvieran aquí.

Y finalmente a la familia Díaz-Santana Iturríos, que me acogió como una más de su familia y que fue mi pilar para que yo cumpliera esta meta. Mi más grande agradecimiento a tan hermosa familia. Los amo mucho.

AGRADECIMIENTOS

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

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

Al Centro Regional de Investigación Pesquera del INAPESCA, por las facilidades brindadas para proporcionarme los datos necesarios para la realización de mi trabajo.

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

A la Dra. Juana López Martínez por su disposición de tiempo y espacio, así como por su interés y consejos académicos durante el desarrollo de mi tesis, pero principalmente por haber formado parte de mi comité.

A todos los miembros de mi comité, el Dr. Agustín Hernández Herrera, Dr. Manuel Nevárez y Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe por todos los consejos académicos, por las asesorías, datos brindados y finalmente por acceder a ser parte de este trabajo.

Al proyecto CONACYT CB-2012-01-179322 titulado: "Identificación del modelo ontogénico de crecimiento individual del calamar gigante *Dosidicus gigas* del golfo de California: desde el desove hasta el adulto reproductor", por el apoyo económico recibido para la realización de esta tesis.

También quisiera hacer un reconocimiento especial, para todo el personal del área de Posgrado del CIBNOR (Oficinas, centro de cómputo y biblioteca), porque siempre tuvieron la amabilidad y disposición para apoyarme tanto logística como económicamente, a través de la Beca complementaria de Posgrado otorgada para el periodo Agosto a Octubre de 2015.

A todos los amigos que estuvieron conmigo en apoyo moral y logístico para que yo culminara una etapa más de vida, son muy especiales todos.

A mi “camarei” Mariana...en serio amiga, mil gracias por esto, tú sabes que te debo una gigante.

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. JUSTIFICACIÓN	8
4. HIPÓTESIS	9
5. OBJETIVOS	10
5.1 Objetivo general	10
5.1 Objetivos específicos	10
6. MATERIALES Y MÉTODOS	10
6.1 Edad y crecimiento	10
6.1.1 Obtención y procesamiento de muestras biológicas	10
6.2.2 Lectura de los anillos de crecimiento	13
6.2.3 Análisis de datos	14
6.2.4 Descripción del crecimiento	16
6.2.5 Estimación de parámetros de crecimiento e intervalos de confianza	19
6.2.6 Selección del modelo de crecimiento	21
6.2 Modelo de captura estructurado por edades	22
6.2.1 Datos	22
6.2.2 Desarrollo de modelo	24
6.2.3 Parametrización del modelo	26
6.2.4 Cantidades de manejo	28
6.2.5 Incertidumbre en las cantidades de manejo	28
6.3 Modelo de captura estructurado por tallas	29
6.3.1 Datos	29
6.3.2 Desarrollo de modelo	29
6.3.3 Parametrización del modelo	33

7. RESULTADOS	33
7.1 EDAD Y CRECIMIENTO	33
7.1.1 Relaciones peso-talla	34
7.1.2 Lectura de estatolitos	37
7.1.3 Modelos de crecimiento ajustados para hembras	37
7.1.4 Modelos de crecimiento ajustados para machos	39
7.1.5 Modelos de crecimiento ajustados para ambos sexos	41
7.2 MODELO DE CAPTURA ESTRUCTURADO POR EDADES	44
6.2 MODELO DE CAPTURA ESTRUCTURADO POR TALLAS	53
8. DISCUSIÓN	57
9. CONCLUSIONES	73
10. LITERATURA CITADA	75
11. ANEXOS	93

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Región central del Golfo de California, la zona sombreada muestra la zona de recolección de muestras.	11
Figura 2. Dirección de lectura de incrementos, desde el núcleo (N) hacia el domo dorsal (DD). Estatolito de juvenil de 35.81 mm LM.	14
Figura 3. Distribución de frecuencias de talla de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> (N = 348).	34
Figura 4. Relación Peso-Talla de juveniles de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California.	35
Figura 5. Relación Peso-Talla de reclutas de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California.	36
Figura 6. Relación Peso-Talla de adultos de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> , capturados en la parte central del Golfo de California.	36
Figura 7. Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para hembras de <i>Dosidicus gigas</i> ; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.	38

Figura 8.	Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para machos de <i>Dosidicus gigas</i> ; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.	40
Figura 9.	Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para machos y hembras de <i>Dosidicus gigas</i> ; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.	43
Figura 10.	Estimaciones mensuales de la biomasa total de <i>Dosidicus gigas</i> .	45
Figura 11.	Estimaciones mensuales de la biomasa vulnerable de <i>Dosidicus gigas</i> .	46
Figura 12.	Sobrevivientes de <i>Dosidicus gigas</i> incluyendo todas las clases de edad a lo largo de la serie de tiempo.	49
Figura 13.	Cambios en la mortalidad por pesca por clase de edad de <i>Dosidicus gigas</i> .	50
Figura 14.	Cambios en la mortalidad por pesca de <i>Dosidicus gigas</i> a lo largo de la serie de tiempo.	50
Figura 15.	Tasa de captura para las temporadas de pesca de 2001 y 2002 de tres flotas distintas: a) Barcos de Guaymas, Sonora; b) Flota artesanal de Guaymas, Sonora; c) Flota	52

artesanal de Santa Rosalía, Baja California Sur. Los puntos son los datos observados y las líneas representan el modelo ajustado.

- Figura 16. Análisis de captura estructurada por edades para el calamar gigante *Dosidicus gigas*. La línea representa el modelo CASA y los puntos son los datos observados de captura a la talla. 54
- Figura 17. Estimaciones de la tasa de explotación por el modelo CASA para el calamar gigante *Dosidicus gigas*. 55
- Figura 18. Reclutamiento en número de individuos, estimado por el modelo CASA para el calamar gigante *Dosidicus gigas*. 57

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla I. Selección del modelo de crecimiento para hembras de <i>Dosidicus gigas</i> .	39
Tabla II. Parámetros de crecimiento estimados para hembras de <i>Dosidicus gigas</i> .	39
Tabla III. Selección del modelo de crecimiento para machos de <i>Dosidicus gigas</i> .	41
Tabla IV. Parámetros de crecimiento estimados para machos de <i>Dosidicus gigas</i> .	41
Tabla V. Parámetros de crecimiento estimados para machos y hembras de <i>Dosidicus gigas</i> .	42
Tabla VI. Selección del modelo de crecimiento para machos y hembras de <i>Dosidicus gigas</i> .	44
Tabla VII. Cantidades de manejo estimadas para el calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> .	47
Tabla VIII. Modelos de crecimiento analizados para <i>Dosidicus gigas</i> en el Pacífico Oriental.	63

1. INTRODUCCIÓN

El calamar gigante, *Dosidicus gigas* es un organismo que se distribuye en el océano Pacífico oriental, siendo más abundante desde California, E.U.A. hasta el sur de Chile (Nigmatullin *et al.*, 2001). En la columna de agua, *D. gigas* se distribuye desde la superficie (principalmente en la noche) hasta más de 400 m de profundidad durante el día (Gilly *et al.*, 2006). Dentro de su área de distribución, el calamar gigante presenta una estructura poblacional compleja, comprendiendo tres grupos bien diferenciados por su talla, incluyendo machos y hembras: pequeño (130-340 mm longitud de manto LM), tamaño mediano (240-600 mm LM), tamaño grande (\geq 400-1200 mm LM) (Nigmatullin *et al.*, 2001). Esta especie de calamar es una de las más abundantes del mundo, siendo considerada como fundamental dentro del ecosistema en donde habita debido a que depreda sobre una amplia variedad de presas y a su vez, es depredada por una diversidad considerable de especies (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Rosas-Luis, 2005).

En el Golfo de California, esta especie presenta abundancias considerables en la porción central. En esta región, desde 1975 se inició su explotación como recurso pesquero y desde 1995 se constituye su pesquería en el Pacífico mexicano de manera permanente, concentrando sus flotas en dos puntos principales: Guaymas, Sonora y Santa Rosalía, B.C.S., en donde la captura se realiza estacionalmente. Durante los meses de verano, la especie está disponible en la costa peninsular y por el contrario, durante el invierno, el calamar se presenta en la costa oriental del Golfo de California, siendo más abundante frente a Sonora, asociado a las surgencias (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001; Markaida *et al.*, 2005). La flota que constituye la pesquería en el Golfo de California está compuesta por pangas en Santa Rosalía, mientras que en Guaymas además de pangas, se utilizan barcos camaroneros y sardineros adaptados con poteras para la pesca de calamar (Velázquez-Abunader *et al.*, 2012).

Este recurso se mantuvo dentro de los primeros cuatro lugares de producción a nivel nacional debido a sus altos volúmenes de captura (máximo 121,000 t) (SAGARPA, 2014). Sin embargo, a través de su historia de explotación, *D. gigas* ha presentado fuertes variaciones interanuales en relación a su abundancia, estructura poblacional y distribución que se han reflejado en fluctuaciones considerables en los volúmenes extraídos, partiendo desde menos de 10,000 toneladas en ciertos años hasta su máximo previamente mencionado (Markaida, 2006; SAGARPA, 2014).

Se han planteado hipótesis para explicar la variabilidad en la especie; entre ellas, las que se enfocan en la respuesta de los individuos ante los cambios en las condiciones ambientales. De acuerdo con Markaida y Sosa-Nishizaki (2001) y Markaida (2006), la presencia de “El Niño” en 1997 y de su posterior fase fría, dentro del Golfo de California, provocaron cambios en la talla de madurez de los organismos, observándose como respuesta ante el fenómeno, un proceso de madurez precoz en hembras; esto a diferencia de los periodos anteriores, en los cuales las hembras presentaron madurez a tallas grandes. Posterior a estos eventos climáticos, la población de calamar gigante estabilizó nuevamente su talla de madurez (Filauri, 2005). Sin embargo, en el siguiente periodo en el que se presentó nuevamente un evento climático de “El Niño”, durante 2002 a 2003, no se hicieron evidentes, cambios en las tallas de madurez; por lo cual los factores que determinan la variación de abundancia del calamar gigante, no están claramente identificados (Bazzino et al., 2007). Otras explicaciones abordan aspectos demográficos (e.g., migraciones y tasas de reclutamiento, mortalidad y crecimiento) que modifican la estructura de la población, en términos de número, talla y edad de los organismos, lo que tiene impacto de manera directa en el volumen de sus capturas (Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2010; Nevárez-Martínez et al., 2010). Sin embargo, esta información es parcial debido a que los estudios aquí referidos solamente se han enfocado en la fase adulta sin considerar todos los estadios ontogenéticos de la especie.

En la pesquería de calamar gigante, el reclutamiento se utiliza como punto de referencia biológico en la estrategia de manejo, el cual a su vez es estimado a partir de índices de abundancia relativa; por lo cual varios autores han recalcado la necesidad de determinar con precisión la captura a través del tiempo, a partir de reconstrucciones de la misma (Ehrhardt *et al.*, 1982b; Nevárez-Martínez *et al.*, 2006; Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2010). Es necesario también generar conocimiento sobre la edad y el crecimiento individual ya que a partir del análisis de estos dos factores podemos describir y cuantificar otros aspectos básicos (*e.g.* edad de primera madurez, mortalidad, reclutamiento); información que es indispensable para sentar las bases sobre el manejo de un recurso explotado, asegurando su sustentabilidad (Morales-Nin, 1992). Para el caso particular de *D. gigas*, el uso de datos de captura estructurada por tallas, reduce la incertidumbre relacionada a imprecisiones en la determinación de la edad; además de que estos modelos incorporan funciones estocásticas de crecimiento, evitando suponer un crecimiento constante a través del tiempo (Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2010). Por otro lado, los modelos estructurados por edades poseen la cualidad de ser técnicas analíticas poderosas, que proveen de estimaciones más confiables y que pueden ser aplicados aún sin contar con información como esfuerzo pesquero, capturabilidad o selectividad y principalmente permiten incorporar diferentes índices de abundancia relativa, lo que conlleva a resultados potencialmente más robustos (Megrey, 1989).

Se requiere entonces del uso y comparación de diferentes métodos de evaluación del calamar gigante, como lo es el desarrollo de modelos que incorporen toda la información existente de la especie. En el presente estudio se evaluó la variación interanual en la abundancia de *D. gigas* en la principal región en donde ocurre su pesquería, mediante la descripción del crecimiento de la especie y estimaciones de abundancia estructurada por edad y talla en las capturas, en donde se incorporaron datos de estadios tempranos.

2. ANTECEDENTES

El tópico de la determinación de la edad y la descripción del crecimiento de cefalópodos es uno de los aspectos biológicos al que se ha otorgado mayor relevancia, por lo que se han ido mejorando los métodos y técnicas analíticas para su estimación. Nesis (1970; 1983) y Ehrhardt *et al.* (1982a; 1986) realizaron los primeros estudios de edad y crecimiento para organismos adultos del calamar gigante, *D. gigas*, considerando frecuencias de tallas para su análisis. Sin embargo, Arkhipkin (1991), Caddy (1991) y Jackson *et al.* (2000) determinaron que las características biológicas propias de los cefalópodos, particularmente las del calamar gigante, limitan la precisión de las estimaciones basadas en la estructura de tallas; dichas características son: tasas de crecimiento acelerado y muy variable a nivel individual, además de una estrategia reproductiva de desoves parciales y alta capacidad migratoria. Lo anterior ocasionaba que al momento de utilizar el análisis de progresión modal se confundieran diferentes cohortes debido a su traslape, y por lo tanto, a partir de estos estudios las estimaciones basadas en este método se consideran inapropiadas para el grupo de organismos aquí referido.

Por otro lado, se encontró que las estructuras duras de los cefalópodos como lo son los gladios, picos y estatolitos presentaban anillos o bandas de crecimiento; siendo estos últimos los más utilizados en la determinación del crecimiento (Arkhipkin y Pérez, 1998). Las marcas de crecimiento presentes en los estatolitos se van depositando periódicamente, cada una de estas marcas o incrementos están formados por una banda oscura y otra clara, denominadas “anillos” y se ha determinado que para varias especies de cefalópodos, cada anillo corresponde a un día de vida del organismo (Rodhouse y Hatfield, 1990). Por esta razón, se sugirió que el uso de estas estructuras eran métodos más confiables para el cálculo de la edad y la descripción del crecimiento. De acuerdo con la revisión de Boyle y Rodhouse (2005), la hipótesis de un incremento por día ya ha

sido aceptada para once especies de calamares pertenecientes a las familias Loliginidae, Idiosepiidae y Ommastrephidae, de esta última y de la cual *D. gigas* es miembro. Dawe *et al.* (1985) y Nakamura y Sakurai (1991) han comprobado la deposición diaria de los incrementos solamente para dos especies, *Illex illecebrosus* y *Todarodes pacificus* respectivamente. Para el calamar gigante, se ha aceptado que los estatolitos presentan anillos diarios de crecimiento y bajo esta premisa se han desarrollado varios trabajos de investigación, entre ellos destacan los de Argüelles *et al.* (2001) para calamares de la costa peruana, Markaida *et al.* (2004) y Filauri (2005), ambos realizados en organismos del Golfo de California, el trabajo de Mejía-Rebollo *et al.* (2008) para la costa occidental de la Península de Baja California y el de Zepeda-Benitez (2014), para paralarvas y juveniles de calamar gigante del Golfo de California.

En cuanto a la descripción del crecimiento, en los estudios antes mencionados (excepto Argüelles *et al.*, 2001), se confrontaron diferentes modelos de crecimiento individual; sin embargo, su criterio de selección se basó en el coeficiente de determinación (r^2) y el coeficiente de variación (CV). De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), el uso de r^2 ha demostrado ser útil en la estadística descriptiva, mas no es así para el caso de la elección de modelos como criterio de decisión. Recientemente se han adoptado metodologías basadas en la teoría de la información, estas permiten confrontar un grupo de modelos con un criterio más apropiado ya que ofrecen resultados estadísticamente más robustos que los enfoques anteriores, tal como como el Criterio de Información de Akaike o AIC (por sus siglas en inglés) (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008). Para el calamar gigante las investigaciones en este respecto son recientes, siendo Chen *et al.* (2011), Zepeda-Benitez (2011) y Chen *et al.* (2012) quienes realizaron estudios que abordan enfoques actualizados para analizar y determinar el patrón de crecimiento individual de *D. gigas*.

En referencia a la evaluación del stock del calamar gigante, los primeros estudios enfocados en proponer una estrategia de manejo del recurso comenzaron una vez que se estableció la pesquería de manera formal en 1995. Como propuesta inicial, Morales-Bojórquez *et al.* (1997) analizaron los datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en el periodo de octubre de 1995 a marzo de 1996 y a través de este, calcularon el tamaño del reclutamiento para sentar como esquema de manejo el escape proporcional de los reproductores mediante el control del esfuerzo pesquero. Posteriormente, Hernández-Herrera *et al.* (1998) desarrollaron un modelo suponiendo que una sola cohorte sostenía la pesquería durante todo el periodo de pesca; a partir de sus resultados establecieron un escape proporcional del 40% de los reproductores. A la fecha, esta es la estrategia de manejo que es utilizada para la administración de la pesquería.

Se han llevado a cabo numerosos estudios en relación al entendimiento de la dinámica poblacional del recurso, dentro estos destacan los de Nevárez-Martínez *et al.* (2000), Markaida *et al.* (2005) y Gilly *et al.* (2006) ya que han aportado información sobre la distribución y abundancia del recurso dentro del Golfo de California y establecido patrones de migración dentro de la cuenca de Guaymas.

Por otra parte, para encontrar el punto de referencia biológico de la pesquería, constituido por el escape proporcional constante (40% biomasa desovante), es necesario hacer estimaciones del tamaño de la población y el método que se utiliza para realizar estos cálculos es el de extracción sucesiva (Rosenberg *et al.*, 1990); en donde, básicamente el supuesto del modelo es que la población sujeta a explotación está constituida por una sola cohorte que va disminuyendo en función del tiempo. No obstante, a pesar de la diversidad de estudios, aún no está definido el número de cohortes presentes en la población de calamar gigante en el Golfo de California. Ehrhardt *et al.* (1983a, b) concluyeron que la población está compuesta por 5 cohortes y Morales-Bojórquez *et al.*

(2001b) reportaron la presencia de tres cohortes. En continuidad de este respecto, los análisis de reproducción llevados a cabo por Markaida y Sosa-Nishizaki (2001), Díaz-Urbe *et al.* (2006) y Gilly *et al.* (2006) indican que esta sucede durante todo el año, lo cual le da soporte a la hipótesis de la existencia de múltiples cohortes dentro de la población de calamar gigante. Estas discrepancias en el establecimiento del número de cohortes provocaron que se cuestionaran los métodos de evaluación y sus estimaciones en el cálculo del reclutamiento y capturabilidad (Martínez-Aguilar *et al.*, 2004).

De acuerdo con el modelo de reducción de stock utilizado para calamar gigante, este supone que la captura por unidad de esfuerzo es un indicador proporcional de la abundancia del recurso y que la capturabilidad es constante; la visión determinística que sugiere el modelo ocasiona que no se tomen en cuenta los errores asociados a la CPUE y por lo tanto le confiere un alto grado de incertidumbre al cálculo del reclutamiento (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001a).

Diversos estudios han sido efectuados con el objetivo de mejorar los métodos empleados en la evaluación del calamar gigante, Martínez-Aguilar *et al.* (2004) analizaron los datos de calamares provenientes de la pesquería de calamar durante el periodo de mayo a octubre de 2002 y mediante el uso del modelo propuesto por Rosenberg *et al.* (1990) estimaron el reclutamiento y escape proporcional; implementaron cambios al modelo al calcular el coeficiente de capturabilidad con el método determinístico de capturabilidad (MDC) en función de la longitud del manto. Los resultados arrojaron una subestimación del reclutamiento, los autores explicaron que esta se debió a que la CPUE mostró dos picos en la temporada, sugiriendo la existencia de dos cohortes. De manera general sus resultados mostraron variabilidad en sus estimaciones, principalmente en el coeficiente de capturabilidad y concluyeron que el reclutamiento y el tamaño poblacional pueden ser evaluados a través de información auxiliar y diferentes métodos de análisis de CPUE. Posteriormente, Nevárez-Martínez *et al.* (2006)

analizaron datos de los periodos 1995-1996 y 2001-2002 por medio de un análisis determinístico de captura estructurada por tallas, en donde los cálculos de reclutamiento, abundancia y mortalidad por pesca mostraron fuertes variaciones interanuales, concluyendo que el modelo utilizado Thompson–Bell (Sparre *et al.*, 1989) no es adecuado para poblaciones que muestran variabilidad en su abundancia y reclutamiento. Los autores sugirieron que se incorpore información auxiliar para poder explicar estas fluctuaciones por necesidad de hacer estimaciones más precisas durante la evaluación del recurso. Recientemente, Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez (2010) utilizaron un modelo estructurado por tallas para la estimación del reclutamiento y la tasa de explotación, para las temporadas de pesca 1996-1997 y 2001-2002. El análisis de captura a la talla (CASA), fue un método apropiado para explicar la variabilidad que se presentó en el reclutamiento y arrojó información acerca de la tasa de captura correspondiente a un rendimiento óptimo, el cual pudiera ser estimado y usado como punto de referencia biológico.

3. JUSTIFICACIÓN

El calamar gigante, *D. gigas* es un recurso pesquero que se ha encontrado dentro de los primeros lugares de producción a nivel nacional (SAGARPA, 2014). Sin embargo, su pesquería presenta complicaciones para su evaluación y manejo; esta problemática es generada por múltiples factores. Por un lado, *D. gigas* al igual que el resto de los cefalópodos, presenta un ciclo de vida corto y con desoves parciales; en particular, esta especie cuenta con más de una cohorte anual. Adicionalmente, el calamar gigante ha presentado fuertes variaciones interanuales en relación a su abundancia y disponibilidad en el ecosistema, reflejándose en volúmenes fluctuantes extraídos cada año; las causas que determinan la variación de abundancia de este recurso aún no están claramente identificadas (Bazzino *et al.*, 2007).

En cuanto a la evaluación del calamar, las metodologías utilizadas no son concordantes con los supuestos biológicos básicos de crecimiento y mortalidad. Con respecto al manejo, la variabilidad histórica de sus capturas a través del tiempo no ha sido tomada en cuenta; además del hecho de que todas las estimaciones de sus parámetros poblacionales se han realizado sobre la base de una sola parte de su ciclo de vida (adultos).

Por estas razones, es necesario utilizar y desarrollar métodos y modelos distintos a los frecuentemente utilizados en su evaluación; estos deben involucrar toda la información disponible, tanto biológica como pesquera, incluyendo el comportamiento histórico de sus capturas y la incorporación de supuestos que sean acordes con la biología del recurso, tomando en cuenta todas las fases de su ciclo de vida. Como resultado, podremos analizar y evaluar nuevas hipótesis referentes a las interacciones e influencia de los factores biológicos, demográficos y pesqueros en la variabilidad interanual que ha sido observada en los volúmenes de captura del calamar gigante, en sus dos áreas principales de pesca en el Golfo de California. El presente estudio tiene la finalidad de proporcionar nueva información sobre el reclutamiento y las tasas de explotación para un rendimiento óptimo del recurso, lo que contribuirá a tener evaluaciones más robustas sobre el estado actual del stock de calamar gigante.

4. HIPÓTESIS

La estructura de tallas y edades de la población de calamar gigante del Golfo de California, están afectadas por el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento. Por lo que los cambios que ocurran en estas variables, tendrán un efecto directo sobre su abundancia; lo anterior se ha evidenciado a través de las fuertes variaciones interanuales de la especie, las cuales se han observado en la cantidad de cohortes de la población, que aumentan o disminuyen su presencia y abundancia.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Evaluar la variación anual de abundancia del calamar gigante del Golfo de California, México.

5.2 Objetivos específicos

Describir el crecimiento del calamar gigante *D. gigas*.

Estimar la abundancia de calamar gigante *D. gigas* a partir de la estructura de edades de las capturas.

Estimar la abundancia de calamar gigante *D. gigas* a partir de la estructura de longitudes de manto de las capturas.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Edad y crecimiento

6.1.1 Obtención y procesamiento de muestras biológicas.

Se contó con una base de datos perteneciente a la relación talla-edad de 348 calamares de la especie *D. gigas*, capturados en el Golfo de California. La base de datos incluyó 12 paralarvas, 93 juveniles, 80 reclutas y 163 adultos. Los individuos pertenecientes a los estadios tempranos fueron recolectados durante junio de 2006 y junio de 2007, en las cuencas de Guaymas y del Carmen, localizadas en la parte central del Golfo de California (Fig.1), a bordo del R/V New Horizon propiedad del Scripps Institution of Oceanography; las paralarvas fueron

obtenidas a partir de lances oblicuos utilizando una red bongo de 500 μ y para la recolecta de juveniles se usó una red de cuchara. Todos los organismos medidos, la longitud del manto (LM) y el peso total (PT) fueron registrados con ayuda de un estereoscopio y una balanza digital, con una precisión de 0.01 mm y 0.01 g, respectivamente, posteriormente fueron fijados en alcohol al 95%. Los reclutas y adultos fueron obtenidos a partir de muestreos quincenales de los desembarcos pesqueros realizados en Santa Rosalía, B.C.S., durante la temporada de pesca 2001-2002, para esta fase del ciclo de vida se obtuvieron la longitud del manto (LM) y el peso del manto (PM).

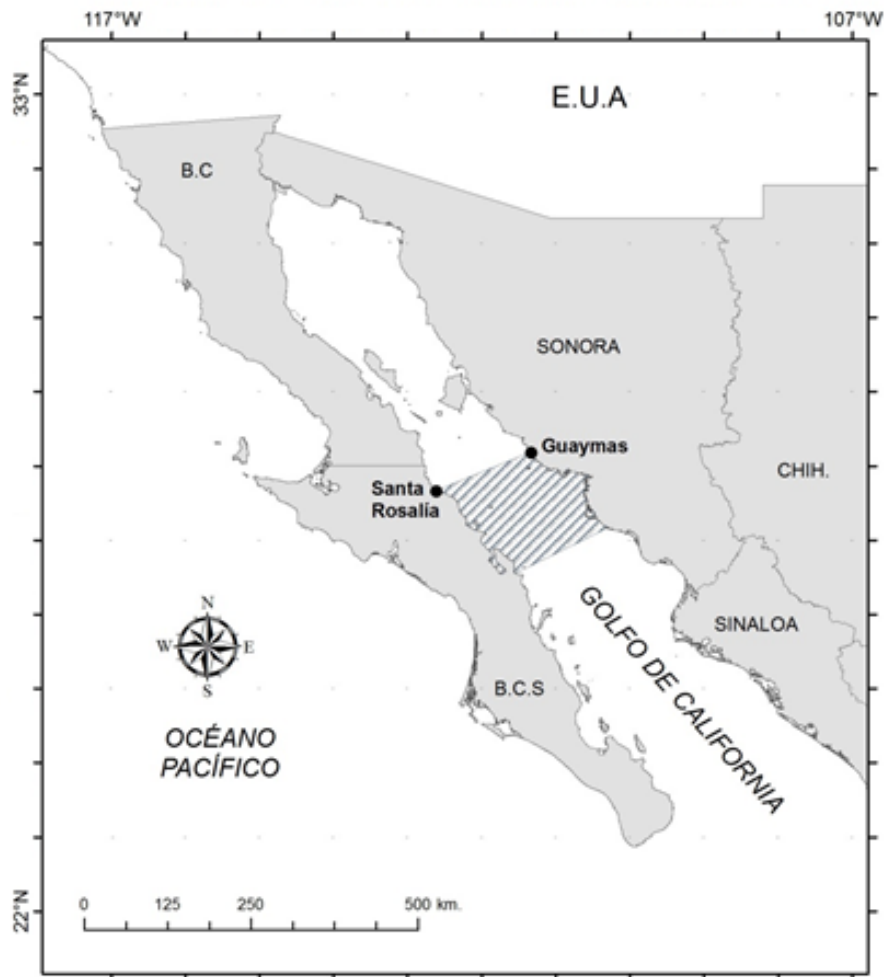


Figura 1. Región central del Golfo de California, la zona sombreada muestra la zona de recolección de muestras.

Dado que el estudio está parcialmente basado en individuos que pertenecen a la parte de la población explotada, son válidas diferentes definiciones de reclutamiento; en el presente objetivo, el reclutamiento se definió como los calamares de cierta edad que ya se han incorporado al stock pescable de la población, esto como resultado del crecimiento y/o la migración de los organismos hacia las áreas de pesca (Hilborn y Walters, 1992; Quinn y Deriso, 1999).

La extracción de los estatolitos consistió en hacer un corte justo por detrás del sifón para dejar visibles las cámaras que contienen los estatolitos (estatocistos), estos se extrajeron con ayuda de pinzas de disección, las estructuras pertenecientes a paralarvas y juveniles fueron preservadas en alcohol al 95%; los estatolitos de reclutas y adultos fueron fijados en alcohol al 70%.

Para el montaje se siguió el método propuesto por Arkhipkin (en Dawe y Natsukari, 1991), que básicamente consistió en que cada estructura se montó sobre un portaobjetos previamente etiquetado, con la cara anterior o cóncava del estatolito, hacia arriba y con un medio de montaje sintético, que en nuestro caso fue cristal bond (paralarvas y juveniles) y Citoseal (adultos). El estatolito se orientó con el domo dorsal hacia el borde del portaobjetos; durante el montaje inicial es necesario que el plano del domo dorsal quede paralelo con respecto al plano superficial del portaobjetos. Cada muestra se dejó secar por 12 horas antes de iniciar el proceso de lijado y pulido. El lijado de la primer cara, se llevó a cabo con una lija comercial de grano 1000-2000 para adultos y reclutas y de 1800 y 2000 para paralarvas y juveniles; observándose bajo el microscopio durante todo el proceso, esto con la finalidad de detenerse en el momento en el que se observara el núcleo y los primeros incrementos de crecimiento; una vez detectada esta zona, se pulió con lija de 3 y 1 micra.

El estatolito se desmontó con ayuda de una navaja de disección, para posteriormente montarlo nuevamente pero con la cara posterior o convexa hacia arriba; el proceso fue el mismo que en los pasos anteriores, con la diferencia que este se detuvo al momento de observar de manera clara todos los incrementos presentes en la estructura. Para finalizar, se cubrió con bálsamo de Canadá, se colocó un cubre objetos y se dejó secar en una estufa a 70° C por 18 horas, este último paso resalta los anillos de crecimiento y facilita su lectura y solo se realizó en estatolitos de reclutas y adultos.

El proceso de lijado y pulido por ambos lados, solo se realizó para los estatolitos de reclutas y adultos; en el caso juveniles, este procedimiento se llevó a cabo únicamente para un lado de la estructura y para paralarvas no fue necesario lijar ni pulir, debido a que los anillos de crecimiento son fácilmente visibles en el microscopio.

6.1.2 Lectura de los anillos de crecimiento.

La lectura de las marcas de crecimiento en los estatolitos se realizó por dos lectores, de forma separada y mediante el uso de un microscopio óptico de luz transmitida a 400 aumentos. Para reducir al mínimo el error entre ambos lectores, previamente se contaron los incrementos de varios estatolitos elegidos al azar hasta que la diferencia entre ambos fuera igual o menor al 10% (Yatsu *et al.*, 1997); una vez alcanzado este límite se procedió a realizar la lectura del total de la muestra. El conteo de los incrementos se llevó a cabo desde el núcleo hasta el borde del domo dorsal (Fig. 2).

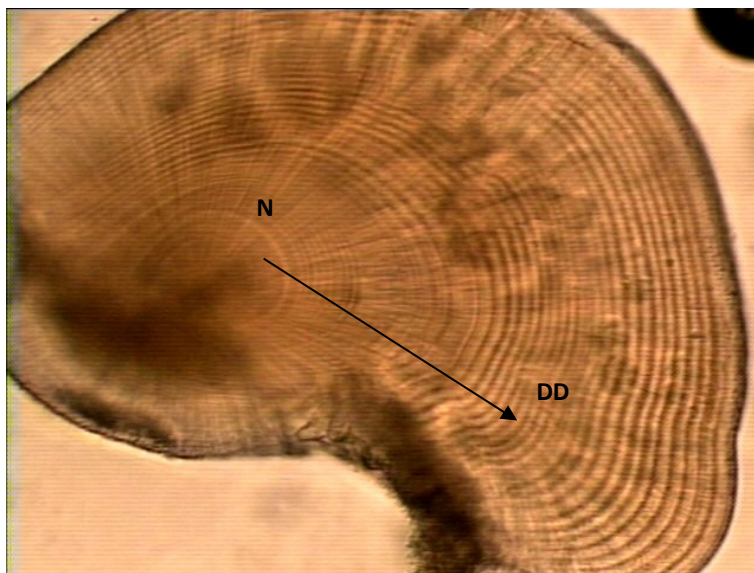


Figura 2. Dirección de lectura de incrementos, desde el núcleo (N) hacia el domo dorsal (DD). Estatolito de juvenil de 35.81 mm LM.

6.1.3 Análisis de datos.

Para describir la estructura de tallas encontrada, se agruparon los datos de longitud del manto (LM) en intervalos de 10 mm. Se estimó la relación talla-peso, para conocer el tipo de crecimiento, los datos de longitud del manto y peso total (PT) (paralarvas y juveniles) y longitud del manto y peso del manto (PM), fueron ajustados a una ecuación de tipo potencial (Ecuación 1). Para evaluar la alometría del crecimiento de la especie y conocer si el valor estimado de la pendiente (b) era estadísticamente diferente del valor teórico de 3 (isometría), se aplicó una prueba t de student para pendientes.

$$P = a * LM^b, \quad (1)$$

donde, P es el peso total o peso del manto (g), LM es la longitud de manto (mm), a es el intercepto en peso inicial ($t=0$) y b el coeficiente de alometría.

Para evaluar la precisión en las lecturas de edad entre los lectores independientes se aplicó una prueba llamada índice del porcentaje promedio de error, propuesta por Beamish y Fournier (1981) y denominado IAPE (Ecuación 2) por sus siglas en inglés. También se evaluó la reproducibilidad del procedimiento entre lectores mediante el Coeficiente de Variación (CV) (Ecuación 3); esta estimación fue propuesta por Chang (1982) y produce valores similares que el IAPE; aunque el CV con mayor precisión estadística.

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

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

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

La edad de cada individuo resultó de la media de los conteos de los dos lectores; esta estimación se tomaba en cuenta siempre y cuando la diferencia entre ambas lecturas no tuviera una desviación mayor al 5% (Arkhipkin, 1996), cuando los conteos excedían de esta desviación, se hacía un recuento de forma aleatoria para evitar el sesgo en las estimaciones, si después de este segundo conteo la diferencia aún era superior al 5% el estatolito se rechazaba.

6.1.4 Descripción del crecimiento.

Las funciones de crecimiento que se seleccionaron para ajustar al crecimiento del calamar gigante, se eligieron tratando de abarcar distintos modelos de tipo asintótico y no asintótico. Para este propósito se utilizaron 3 modelos asintóticos: a) Modelo general de Schnute caso 1 ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$) (Schnute, 1981), b) Modelo general de Schnute caso 2 ($\rho \neq 0, \eta = 0$) (Schnute, 1981) y c) Modelo de Gompertz (L_∞) (Alp *et al.*, 2011). De acuerdo con Mercier *et al.* (2011) y Schnute (1981), los modelos de tipo no asintótico fueron: d) Modelo potencial, e) Modelo potencial extendido, f) Modelo de persistencia y g) Modelo de Gompertz (L_0) (Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2000).

Modelo general de Schnute casos 1 y 2.

Este modelo es una función que de acuerdo al caso utilizado, contiene 4 parámetros o menos; tiene la ventaja de involucrar diferentes funciones de crecimiento como casos especiales, lo que le confiere una gran flexibilidad. Los parámetros que incorpora este modelo tienen principios biológicos del crecimiento individual y puede describir de manera precisa tallas y edades iniciales, puntos de inflexión y tallas asintóticas. Para nuestro estudio, utilizamos los dos casos de tipo no asintótico; es decir la versión $\rho \neq 0, \eta \neq 0$ (Ecuación 4) y la versión $\rho \neq 0, \eta = 0$ (Ecuación 5) y las ecuaciones se presentan como:

$$L(t) = \left[\lambda_1^\eta + (\lambda_2^\eta - \lambda_1^\eta) \times \frac{1 - \exp^{-\rho(t-\tau_1)}}{1 - \exp^{-\rho(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{1/\eta}, \quad (4)$$

$$L(t) = \lambda_1 \times \exp \left[\ln(\lambda_2/\lambda_1) \times \frac{1 - \exp^{-\rho(t-\tau_1)}}{1 - \exp^{-\rho(\tau_2-\tau_1)}} \right], \quad (5)$$

donde, $L(t)$ es la talla (LM mm) a la edad t (días), λ_1 es la longitud del organismo más joven, λ_2 es la longitud del organismo más viejo, t la edad observada para cada muestra, τ_1 y τ_2 la edad del organismo más joven y viejo respectivamente y finalmente los parámetros ρ y η , los cuales asocian la aceleración en el crecimiento con la tasa de crecimiento (ρ) y con la función lineal de la tasa de crecimiento relativo (η).

Para el caso $\rho \neq 0, \eta \neq 0$ del modelo general de Schnute, las estimaciones de la edad de talla teórica cero (τ_0), talla asintótica (L_∞), edad de inflexión en el crecimiento (τ^*) y talla a la edad de inflexión (L^*), se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$\tau_0 = \tau_1 + \tau_2 - 1/\rho \times \ln \left[\frac{(exp^{\rho \times \tau_2} \times \lambda_2^\eta) - (exp^{\rho \times \tau_1} \times \lambda_1^\eta)}{\lambda_2^\eta - \lambda_1^\eta} \right], \quad (6)$$

$$L_\infty = \left[\frac{(exp^{\rho \times \tau_2} \times \lambda_2^\eta) - (exp^{\rho \times \tau_1} \times \lambda_1^\eta)}{exp^{\rho \times \tau_2} - exp^{\rho \times \tau_1}} \right]^{1/\eta}, \quad (7)$$

$$\tau^* = \tau_1 + \tau_2 - 1/\rho \times \ln \left[\frac{\eta \times \{(exp^{\rho \times \tau_2} \times \lambda_2^\eta) - (exp^{\rho \times \tau_1} \times \lambda_1^\eta)\}}{\lambda_2^\eta - \lambda_1^\eta} \right], \quad (8)$$

$$L^* = \left[\frac{(1-\eta) \times \{(exp^{\rho \times \tau_2} \times \lambda_2^\eta) - (exp^{\rho \times \tau_1} \times \lambda_1^\eta)\}}{exp^{\rho \times \tau_2} - exp^{\rho \times \tau_1}} \right]^{1/\eta}, \quad (9)$$

Para el caso $\rho \neq 0, \eta = 0$ del modelo general de Schnute, las estimaciones de la edad de talla asintótica (L_∞), edad de inflexión en el crecimiento (τ^*) y talla a la edad de inflexión (L^*), se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$L_\infty = exp \left[\frac{(exp^{\rho \times \tau_2} \times \ln \lambda_2) - (exp^{\rho \times \tau_1} \times \ln \lambda_1)}{exp^{\rho \times \tau_2} - exp^{\rho \times \tau_1}} \right], \quad (10)$$

$$\tau^* = \tau_1 + \tau_2 - 1/\rho \times \ln \left[\frac{\exp^{\rho \times \tau_2} - \exp^{\rho \times \tau_1}}{\ln(\lambda_2/\lambda_1)} \right], \quad (11)$$

$$L^* = \exp \left[\frac{\{(\exp^{\rho \times \tau_2} \times \ln \lambda_2 \} - \{ \exp^{\rho \times \tau_1} \times \ln \lambda_1 \}}{\exp^{\rho \times \tau_2} - \exp^{\rho \times \tau_1}} - 1 \right], \quad (12)$$

Modelo de Gompertz (L_∞).

El caso del modelo de Gompertz asumiendo longitud asintótica fue ajustado de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$L(t) = L_\infty \exp[-\exp^{-\kappa(t-t_0)}], \quad (13)$$

donde, L_∞ es la talla asintótica, κ es la constante de la tasa de crecimiento y t_0 es la edad a la longitud 0.

La razón de utilizar modelos de tipo no asintótico se basó en la hipótesis de que los cefalópodos crecen rápidamente durante sus primeros estadios de vida y conforme aumentan de edad disminuye su tasa de crecimiento pero sin presentar un límite (Boyle y Rodhouse, 2005). Las ecuaciones utilizadas se presentan como:

Modelo potencial.

$$L(t) = \alpha \times x^\beta, \quad (14)$$

donde, α representa la ordenada al origen y β es la pendiente.

Modelo potencial extendido.

$$L(t) = \alpha \times x^{\beta \frac{\delta}{x}}, \quad (15)$$

Modelo de persistencia.

$$L(t) = \alpha \times x^{\beta \times \exp\left(\frac{-\delta}{x}\right)}, \quad (16)$$

donde, α representa la ordenada al origen y β es la pendiente.

Modelo de Gompertz (L_0).

$$L(t) = L_0 \exp[\kappa \times (1 - \exp^{-\mu \times t})], \quad (17)$$

donde, L_0 es la talla a la edad 0, κ es la constante de la tasa de crecimiento μ es la tasa específica de crecimiento cuando $t = t_0$ (t_0 representa la disminución de la tasa de crecimiento) y t es la edad observada.

6.1.5 Estimación de parámetros de crecimiento e intervalos de confianza.

La estimación de los parámetros (θ_i) de cada uno de los modelos de crecimiento candidatos se realizó por medio de iteraciones (Algoritmo de Newton), a partir de la minimización de una función objetivo, construida mediante el algoritmo de mínimos cuadrados (Ecuación 19); de acuerdo con Hilborn y Mangel (1997), Haddon (2001) y Burnham y Anderson (2002), si los residuos de los modelos lineales o no lineales están distribuidos normalmente y con varianza constante, los parámetros estimados son equivalentes usando mínimos cuadrados o teoría de verosimilitud. Los residuos se asumieron que tenían una distribución log-normal; esto fue basado en que los datos talla-edad presentan más variabilidad hacia las edades adultas que en las fases tempranas.

$$SSQ = \sum_{i=1}^n (\ln O_i - \ln E_i)^2, \quad (18)$$

donde, O_i es la talla observada y E_i es la talla estimada por el modelo candidato.

Para cada parámetro (θ_i) de cada función de crecimiento, se estimaron los intervalos de confianza, por medio de una rutina de simulaciones de tipo bootstrap parametrizado. La elección de este método se basó en el supuesto de que los parámetros de cada función de crecimiento estaban correlacionados (Hilborn y Walters, 1992); cuando se toman en cuenta más de un parámetro, puede que los intervalos de confianza sean demasiado amplios y resulte complicada su estimación, al utilizar el método bootstrap se toman en cuenta los cambios en todos los parámetros a la vez y se hace más eficiente y robusto el cálculo (Haddon, 2001). El método bootstrap consistió en realizar 2000 simulaciones a partir de los datos de edad; este proceso creó un nuevo set de datos con las mismas características estadísticas que los originales y a partir de este se estimaron nuevos parámetros para cada modelo. Con las 2000 simulaciones se estimaron, su media (\bar{x}), desviación estándar (ds) y coeficiente de variación (CV) (Deriso *et al.*, 1985) que se estimó mediante la ecuación 19:

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

El sesgo (S) y porcentaje de sesgo (%S) fue estimado mediante las siguientes ecuaciones (Jacobson *et al.*, 1994):

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

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

donde, θ_i es el valor del parámetro estimado por cada modelo de crecimiento ajustado a los datos originales.

6.1.6 Selección del modelo de crecimiento.

La selección del mejor modelo de crecimiento entre todas las funciones candidatas, se basó en la teoría de la información, por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC), cuyas premisas son la bondad de ajuste y la cantidad de parámetros de cada modelo (Burnham y Anderson, 2002). Este método toma en cuenta la bondad de ajuste de cada modelo, además; se basa en el principio de parsimonia, por lo que penaliza a cada función por el número de parámetros que contenga y las jerarquiza de acuerdo con su valor de AIC (Ecuación 22); aquel modelo que resulte con el valor más bajo de AIC, será el que mejor se ajuste a los datos de talla-edad observados del calamar gigante.

$$AIC = n \times \ln(\hat{\sigma}^2) + 2 \times \theta_i, \quad (22)$$

donde, n es el número total de observaciones, θ_i es el número de parámetros de cada modelo.

Para el cálculo de sigma ($\hat{\sigma}^2$), se utilizó la siguiente ecuación:

$$\hat{\sigma}^2 = SSQ/n, \quad (23)$$

Para conocer el soporte estadístico de cada modelo candidato que no fue elegido como el mejor, se estimaron las diferencias de Akaike (Δ_i) (Ecuación 24). Si el valor de Δ_i del modelo es >10 , entonces será una función sin soporte estadístico, por lo que no podrá ser tomado en cuenta como modelo alternativo para determinar el patrón de crecimiento del calamar gigante, Si el valor de $\Delta_i < 2$, será

un modelo que puede ser utilizado para describir los datos de talla-edad de la especie y si $4 < \Delta_i < 7$, el modelo puede ser tomado en cuenta con menos soporte estadístico que el anterior.

$$\Delta_i = AIC - AIC_i, \quad (24)$$

donde, AIC_{min} es el modelo candidato con el valor más bajo de AIC y AIC_i son los otros modelos candidatos ($i=7$).

Finalmente, para conocer la evidencia estadística a favor del modelo de crecimiento seleccionado como el mejor para describir la relación talla-edad del calamar gigante, dado el set de datos y todos los modelos de crecimiento candidatos, se estimaron los pesos de Akaike (w_i), cuya ecuación se presenta como:

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{i=1}^j \exp(-0.5\Delta_i)}, \quad (25)$$

6.2 Modelo de captura estructurado por edades

6.2.1 Datos

En este estudio se realizó un análisis de captura estructurada por edades para el calamar gigante, *D. gigas*; el cual es referenciado como modelo CAGEAN-JS (análisis de captura estructurada por edades del calamar gigante). En este análisis los periodos fueron reducidos a meses debido a que *D. gigas* es una especie de ciclo de vida corto que alcanza hasta los dos años de vida. Los datos de captura fueron implementados en celdas utilizando un intervalo de edad de 30 días (Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2013) y un periodo de pesca expresado en meses (e.g. enero, febrero). Para *Loligo forbesii* del canal de la Mancha, Royer *et al.* (2002) utilizaron un análisis de cohortes (Pope, 1972) implementado

mensualmente. Comparativamente, Butterworth *et al.* (1996, 1999) realizaron un análisis estructurado por edades agrupadas en periodos de tres años edad para la ballena Minke. En este estudio, para *D. gigas* se usaron datos de captura a la edad que fueron constituidos en celdas de 30 días y celdas de periodos de pesca en meses, lo que fue un ordenamiento clave para su implementación en el modelo. El número de calamares capturados por tiempo (edad) y periodo de pesca (meses) fue estimado a partir de la captura comercial usando una clave de talla-edad y la relación talla-peso reportada por Nevárez-Martínez *et al.* (2006). Los datos de edad utilizados en el modelo CAGEAN-JS (243 especímenes) fueron recolectados de datos dependientes de la pesquería cada dos semanas en Santa Rosalía, Baja California Sur, México durante la temporada de pesca del periodo de 2001-2002.

El modelo CAGEAN-JS incorporó la tasa de captura (captura por unidad de esfuerzo, CPUE) como un índice de abundancia relativa y fue utilizado como información auxiliar para proveer de robustez adicional al modelo; de acuerdo con Hernández-Herrera *et al.* (1998) y Morales-Bojórquez *et al.* (2008) la tasa de captura fue expresada como captura (toneladas) y esfuerzo (noche de pesca). Los datos de captura y captura por unidad de esfuerzo para las temporadas de pesca de 2001 y 2002 provenientes de tres flotas distintas fueron separados de la siguiente manera: a) flota de barcos de Guaymas, Sonora (embarcaciones de arrastre camarero adaptadas con poteras manuales y fuentes luminosas); b) flota artesanal de Guaymas, Sonora; c) flota artesanal de Santa Rosalía, Baja California Sur. Ambas flotas artesanales consisten de pequeñas pangas adicionadas con motor fuera de borda y fuentes luminosas. Los datos de captura por unidad de esfuerzo son frecuentemente utilizados en evaluación de stocks y manejo de calamar alrededor del mundo, por ejemplo: *Illex argentinus* (Rosenberg *et al.*, 1990), *L. reynaudii* (Roel and Butterworth, 2000), *Doryteuthis gahi* (Agnew *et al.*, 1998, McAllister *et al.*, 2004) y *L. forbesii* y *L. vulgaris* (Royer *et al.*, 2002).

6.2.2 Desarrollo del modelo

El modelo CAGEAN-JS se llevó a cabo de manera mensual (30 días) con clases de edad de 5 a 15 meses, este intervalo fue utilizado debido a que las lecturas de los estatolitos estaban disponibles para estas edades (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014a), los calamares más jóvenes (< 5 meses) no fueron analizados debido a que no fueron reclutados en la pesquería (Zepeda-Benitez *et al.*, 2014b). El periodo fue analizado mensualmente de mayo de 2001 a diciembre de 2002. De acuerdo con Hernández-Herrera *et al.* (1998) y Morales-Bojórquez *et al.* (2001), el periodo de reclutamiento más importante del calamar gigante en el Golfo de California se presenta durante el mes de mayo; por esta razón, el modelo CAJEAN-JS fue resuelto comenzando en mayo de 2001.

El modelo de decaimiento exponencial fue utilizado para calcular el número estimado de calamares (N) a la edad $a + 1$ al comienzo del mes $m + 1$:

$$N_{a+1,m+1} = N_{a,m} \exp^{-Z_{a,m}} \quad (26)$$

donde $N_{a,m}$ es el número de calamares de edad a presentes al comienzo del mes m y Z es la mortalidad total para la edad y mes correspondiente; Z es la suma de la mortalidad natural M y la mortalidad por pesca F . La mortalidad natural se supuso constante (0.404) sobre todas las clases de edad (Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Esta mortalidad incluye todas las fuentes de mortalidad que no están relacionadas con la actividad pesquera y requiere que la incertidumbre relacionada a una estimación exacta de M para cada clase de edad sea insignificante debido a que el análisis de la captura estructurada por edades se llevó a cabo para la población adulta reclutada a la pesquería; por lo tanto M se supuso constante para todos los individuos en la población (Megrey, 1989).

La mortalidad por pesca fue estimada bajo el supuesto de separabilidad por edad y mes como sigue:

$$F_{a,m} = f_m * v_a \quad (27)$$

donde v_a es la vulnerabilidad por edad de la pesquería y fue estimada mediante una curva sigmoide, la cual es igual a uno cuando todos los individuos alcanzan la edad del reclutamiento total a la pesquería (Megrey, 1989).

$$v_a = \frac{\exp^{-(a-a^{full})^2}}{2*\sigma_a^2} \quad (28)$$

donde a representa la edad expresada en meses, a^{full} es la edad vulnerable, σ_a^2 representa la varianza. Si $a < a^{full}$ entonces v_a debe ser calculada, y si $a \geq a^{full}$ entonces $v_a = 1$. La ventaja que posee la separabilidad es que esta reduce el número de parámetros desconocidos de la mortalidad por pesca, entonces, F es supuesto separable a un término de mortalidad por pesca que es dependiente del tiempo (f_m) para calamares totalmente reclutados (Quinn y Deriso, 1999). Estos últimos elementos f_m fueron estimados como parámetros en el modelo.

La captura a la edad estimada ($\hat{C}_{a,m}$) es el producto de la relación entre la mortalidad por pesca y la mortalidad total y el número de calamares que mueren mensualmente; esta se estimó a partir de la ecuación de captura de Baranov (Quinn y Deriso, 1999):

$$\hat{C}_{a,m} = N_{a,m}(1 - \exp^{-Z}) * \frac{F_{a,m}}{Z_{a,m}} \quad (29)$$

6.2.3 Parametrización del modelo

La función objetivo total fue la función de logaritmo negativo de verosimilitud y tuvo contribuciones de cuatro fuentes: a) estimaciones de abundancia absoluta, b) tasa de captura de la flota de barcos (Guaymas), c) tasa de captura de la flota artesanal de Guaymas y d) tasa de captura de la flota artesanal de Santa Rosalía. La contribución de las estimaciones de abundancia absoluta está dada por:

$$-\ln L_C = \frac{(\ln C_{a,m} - \ln \hat{C}_{a,m})^2}{2\sigma_{C_{a,m}}^2} \quad (30)$$

donde $\ln C_{a,m}$ es la captura a la edad observada, $\ln \hat{C}_{a,m}$ es la captura a la edad estimada y $\sigma_{C_{a,m}}^2$ es la varianza de la captura a la edad observada.

La tasa de captura (Y) para cada flota (g) en la pesquería del calamar gigante durante las temporadas de pesca de 2001 y 2002 fue utilizada como información auxiliar en el modelo para estabilizar e incrementar la precisión de las estimaciones en los parámetros. El supuesto es que Y observada es proporcional a la abundancia; sus valores predichos fueron estimados como sigue:

$$\hat{Y} = B_m * q \quad (31)$$

donde q es la capturabilidad de cada flota (g) y se estimó de la siguiente manera:

$$q_g = \exp \left[\frac{\sum_m \ln(Y_{m,g}^{obs}/B_m)}{n_g} \right] \quad (32)$$

donde n_g es el número de datos disponibles para Y de cada flota, $Y_{m,g}^{obs}$ representa la tasa de captura observada (*obs*) para cada flota (g) en el mes (m).

El logaritmo negativo de verosimilitud ($-\ln L_g$) de cada Y_g fue estimado como:

$$-\ln L_g = \frac{\sum_{i=1}^n (\ln Y_{m,g}^{obs} - \ln \hat{Y}_g)^2}{2\sigma_{Y_g}^2} \quad (33)$$

Los residuos en la función objetivo se supusieron multiplicativos. La tasa de captura estimada para cada flota es \hat{Y}_g . La función objetivo total ($-\ln L_t$) del modelo CAGEAN-JS fue la suma de las funciones objetivo parciales:

$$-\ln L_t = -\ln L_C + (-\ln L_{g^1} * \lambda_{g^1}) + (-\ln L_{g^2} * \lambda_{g^2}) + (-\ln L_{g^3} * \lambda_{g^3}) \quad (34)$$

donde $-\ln L_C$ es la función objetivo calculada a partir de residuos de captura observados y estimados Y para flotas g (1, 2 y 3), este representa información auxiliar de flotas artesanales y barcos en el Golfo de California; λ_g es un término de ponderación que ajusta la cantidad de influencia de cada Y y fue estimado como:

$$\lambda_{Y_g} = \frac{1}{\sigma_{Y_g}^2} \quad (35)$$

donde $\sigma_{Y_g}^2$ es la varianza de la tasa de captura para cada flota g . Los parámetros de estimación en el modelo incluyendo reclutamiento, vector de mortalidad por pesca separable y número inicial de calamares para el primer mes modelado que corresponde a mayo de 2001, fueron estimados con base en el criterio de maximización de la función objetivo total utilizando el algoritmo de Newton (Haddon, 2001).

6.2.4 Cantidades de manejo

Una vez que el modelo fue ajustado al set de datos, se estimaron las cantidades de manejo de manera mensual, por lo tanto la biomasa total (B_m) y biomasa vulnerable (VB_m) de la población de calamar gigante se calcularon de la siguiente forma:

$$B_m = \sum_a N_{a,m} * w_a \quad (36)$$

$$VB_m = \sum_a N_{a,m} * w_a * v_a \quad (37)$$

donde w_a es el peso específico a la edad.

6.2.5 Incertidumbre en las cantidades de manejo

Para evaluar la variabilidad de los parámetros estimados, los datos de captura a la edad se supusieron con error. Se utilizó el método de Bootstrap paramétrico con residuos muestreados de una distribución de probabilidad de tipo log-normal, suponiendo que la captura observada fue la principal fuente de incertidumbre (Haddon, 2001). La captura simulada fue estimada como sigue:

$$C^s_{a,m} = \hat{C}_{a,m} * \left(\frac{C_{a,m}}{\hat{C}_{a,m}} \right)^{\varepsilon_i} \quad (38)$$

donde ε_i es el error residual muestreado de una distribución normal con media 0 y varianza σ_2 . El modelo se simuló 2,000 veces, la desviación estándar (DE) de las simulaciones es un estimado del error estándar (EE) del θ_i estimado, la media de la simulación es \bar{x} y el coeficiente de variación CV fue estimado como $CV = DE/\bar{x}$ (Deriso *et al.*, 1985).

6.3. Modelo de captura estructurado por tallas

6.3.1 Datos

Para llevar a cabo este objetivo se utilizó un modelo de análisis de capturas estructurado por tallas; llamado CASA (Catch-at-size analysis, por sus siglas en inglés), propuesto por Sullivan *et al.* (1990). Se obtuvieron datos de captura de las temporadas de pesca desde 2002-2003 hasta 2007-2008, la información fue proporcionada por el INAPESCA, a través de sus Centros Regionales de Investigación Pesquera (CRIP) en Guaymas, Sonora y La Paz, B.C.S. En este análisis son necesarios los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy y de mortalidad natural; específicamente para las temporadas de pesca analizadas, estos datos fueron obtenidos de Nevárez-Martínez *et al.* (2010).

6.3.2 Desarrollo del modelo

El modelo matemático estructurado por tallas describe la explotación y el crecimiento de los organismos en la población, el modelo considera la relación entre la captura a la talla, la abundancia y la relación que explica los cambios en número de individuos a la talla desde un determinado intervalo de tiempo al siguiente. La captura ($C_{l,t}$), para una determinada clase de talla (l) y tiempo (t), está relacionada con el número de individuos presentes en la población ($N_{l,t}$), en esa clase de talla y tiempo a través de una tasa de explotación ($\mu_{l,t}$), basada también en talla y puede ser expresada utilizando la ecuación de captura de Baranov (Ecuación 39).

$$\bar{C}_{l,t} = \mu_{l,t} N_{l,t} \quad (39)$$

En este caso la tasa de explotación ($\mu_{l,t}$), representa la proporción de individuos que mueren debido a la mortalidad por pesca, dado que están en una clase de

talla l al tiempo t y está definida por la tasa de mortalidad por pesca ($F_{l,t}$) y la tasa de mortalidad total ($Z_{l,t}$) de los individuos de una clase de talla l durante el tiempo t (Ecuación 40).

$$\mu_{l,t} = \frac{F_{l,t}}{Z_{l,t}} (1 - \exp^{-Z_{l,t}}) \quad (40)$$

La mortalidad por pesca está en función del esfuerzo pesquero y de la selectividad del arte de pesca, su estimación es el producto del coeficiente de selectividad por clase de talla (s_l) y la tasa anual de mortalidad por pesca de los individuos totalmente reclutados a la pesquería (f_t) (Ecuación 41).

$$F_{l,t} = s_l f_t \quad (41)$$

En el presente estudio la selectividad fue modelada en función de la clase de talla de los individuos (l_j) y los parámetros α_s y β_s de la función de distribución de tipo gamma (Carlson y Cortés, 2003) (Ecuación 42).

$$s_l = \left(\frac{l_j}{\alpha\beta}\right)^\alpha \exp\left(\alpha - \frac{l_j}{\beta}\right) \quad (42)$$

La mortalidad total para cada clase de talla l al tiempo t , fue calculada como la suma de la mortalidad por pesca y la mortalidad natural (M), la cual se supuso constante por año y fue tomada de Nevárez-Martínez *et al.* (2010) (Ecuación 43).

$$Z_{l,t} = F_{l,t} + M \quad (43)$$

La relación entre el número de individuos ($N_{l,t}$) presentes en la población al tiempo t y aquellos presentes al siguiente periodo de tiempo $t+1$, es decir ($N_{l,t+1}$), fue descrito como el número de calamares a la talla t que sobreviven y crecen hacia el

siguiente periodo de tiempo y si el crecimiento no es significativo inicialmente para los calamares de la clase de talla l al tiempo t , por lo tanto, el número total de calamares de la clase de talla l que sobreviven al inicio del siguiente periodo de tiempo $t+1$, será únicamente reducido por la mortalidad, de esta manera la ecuación se expresa como:

$$N_{l,t+1} = N_{l,t} \exp^{-Z_{l,t}} \quad (44)$$

El modelo CASA (Sullivan *et al.*, 1990), incorpora un modelo de crecimiento estocástico, esto ofrece la ventaja de incorporar la variabilidad observada en el crecimiento individual. El crecimiento es representado por la proporción de los individuos sobrevivientes de una clase de talla durante un determinado intervalo de tiempo; dicha proporción está descrita por una función de distribución de probabilidad que puede ser parametrizada por su media y su varianza, siendo la media cualquier modelo de crecimiento y la varianza proporcional a la media; de esta manera, ambos parámetros determinarán la proporción de individuos que pasarán de una clase de talla a la siguiente. En el presente estudio se utilizó una distribución de probabilidad de tipo gamma, esta función tiene la característica de ser flexible por lo que es adecuada para representar la variabilidad observada en el crecimiento individual de los organismos. Así se estimó una matriz de transición con la función de distribución gamma con α_l y β_g parámetros, los cuales fueron modelados utilizando la función de crecimiento individual de von Bertalanffy (Ecuación 45).

$$g(x|\alpha_l\beta_g) = \frac{1}{\beta_g^{\alpha_l}\Gamma(\alpha_l)} x^{\alpha_l-1} \exp\left(-\frac{x}{\beta_g}\right) \quad (45)$$

donde x representa el incremento en crecimiento (Δ_l), dado que el calamar estaba originalmente en la clase de talla l , el promedio de cambio en talla fue calculado como $\Delta_l = \alpha_l \beta_b$ y la varianza como $\sigma_l^2 = \beta_g \bar{\Delta}$. La proporción esperada de individuos

que crecen desde una clase de talla l hacia la siguiente $l+1$ se calculó a partir de la integración sobre el rango de tallas $l+1_1, l+1_2$.

$$P_{l,l+1} = \int_{l+1_1}^{l+1_2} g(x|\alpha_l\beta_g)dx \quad (46)$$

Para calcular el número total de calamares de la clase de talla $l+1$ al inicio del siguiente periodo de tiempo $t+1$, se utiliza la ecuación básica dinámica poblacional, incorporando el modelo de crecimiento estocástico (Ecuación 47).

$$N_{l+1,t+1} = \sum_t P_{l,l+1} \times N_{l,t} \exp^{-Z_{l,t}} \quad (47)$$

Finalmente el modelo CASA incluye el reclutamiento a la pesquería como un componente más en el modelo de dinámica poblacional (Ecuación 48).

$$N_{l+1,t+1} = \sum_t P_{l,l+1} \times N_{l,t} \exp^{-Z_{l,t}} + R_{l+1,t+1} \quad (48)$$

El reclutamiento fue estimado suponiendo que una proporción de reclutas entra en cada clase de talla $\{l: l = 1, \dots, n\}$. La selectividad específica por talla se combina con el reclutamiento a la población para reflejar la entrada efectiva de individuos en la captura. En este caso, el reclutamiento es separado en una variable dependiente del tiempo R_t y una variable dependiente de la longitud p_l , representando la proporción de reclutas entrando en la clase de talla l . La proporción p_l , fue estimada utilizando una distribución gamma con parámetros α_r y β_r (Ecuación 49).

$$R_{l,t} = R_t \times p_l \quad (49)$$

6.3.3 Parametrización del modelo

La estimación de los parámetros del modelo CASA se realizó por medio de iteraciones (Algoritmo de Newton), a partir de la minimización de una función objetivo, construida mediante el algoritmo de mínimos cuadrados (Ecuación 50).

$$SSQ = \sum_{l,t} (\bar{C}_{l,t} - C_{l,t})^2 \quad (50)$$

donde, $\bar{C}_{l,t}$ es la captura a la talla predicha al tiempo t (Ecuación 39) y $C_{l,t}$ es la captura observada al tiempo t . Los parámetros estimados son la mortalidad por pesca de los individuos totalmente reclutados a la pesquería (f_t), el número inicial de individuos en la población (NI, 0), el reclutamiento a la pesquería (Rt), los parámetros de la distribución gamma del reclutamiento (α_r y β_r) y el parámetro β_g de crecimiento y los parámetros de la distribución gamma de la selectividad (α_s y β_s). Si algunos de estos parámetros son conocidos pueden ser especificados previamente en el modelo en lugar de ser estimados.

7. RESULTADOS

7.1 Edad y crecimiento

Un total de 348 muestras del calamar gigante, *D. gigas* fueron analizadas a partir de capturas realizadas en la porción central del Golfo de California. Solamente los reclutas y adultos pudieron ser clasificados como machos y hembras. La abundancia de hembras reclutadas fue de 47 y de machos reclutados fue 33, mientras que en hembras adultas fue 92 y para machos adultos 71. Todos los estatolitos de paralarvas, juveniles, reclutas y adultos fueron leídos y el número de anillos fueron contados e incluidos en el análisis. La curva de crecimiento para esta especie se estimó utilizando muestras de los distintos estadios de desarrollo

ontogénico en donde se incluyen: a) 12 paralarvas en un rango de 3.4 a 7.5 mm de longitud de manto (LM) y de 1 a 12 días de edad; b) 93 juveniles en un rango de 11.4 a 67.7 mm LM y edades estimadas que variaron entre 37 y 57 días; c) 80 reclutas que midieron entre 310 y 480 mm LM y edades que variaron de 148 a 260 días; d) 163 adultos cuyas longitudes de manto se encontraron en un rango de 490 a 910 mm LM y edades estimadas que variaron entre los 246 y 450 días (Fig. 3). Los individuos entre 68 y 300 mm LM no fueron muestreados durante los cruceros de investigación; consecuentemente, este rango de talla no se incluye en la presente tesis.

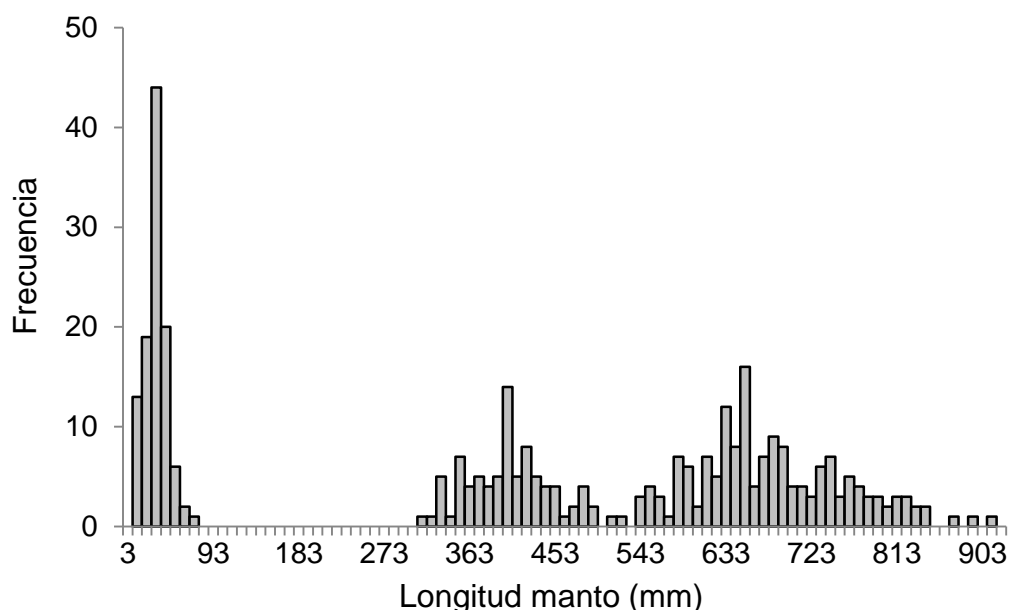


Figura 3. Distribución de frecuencias de talla de calamar gigante *D. gigas* (N = 348).

7.1.1 Relaciones peso-talla

En este estudio se estimaron tres relaciones peso-talla como sigue; a) juveniles utilizando PT y LM b) reclutas; c) adultos; en donde para los últimos dos estadios se utilizó PM y LM. Se estimó crecimiento alométrico negativo para

juveniles y fue descrito como $PT = 4 \times 10^{-4}LM^{2.35}$, $R^2 = 0.96$ (prueba t-Student, $p < 0.05$); en esta etapa el calamar crece más rápido en longitud que en peso (Fig. 4). Para el caso de los reclutas el modelo fue descrito como $PM = 3 \times 10^{-5}LM^{2.91}$, $R^2 = 0.62$ (prueba t-Student, $p < 0.05$), mostrando crecimiento de manto de tipo isométrico, por lo que en esta etapa los individuos crecen a la misma tasa en todas sus partes, de tal modo que su forma es consistente a lo largo de su desarrollo (Fig. 5). Los adultos se describieron como $PM = 8 \times 10^{-7}LM^{3.49}$, $R^2 = 0.93$ (prueba t-Student, $p < 0.05$) mostrando un crecimiento de manto alométrico positivo, entonces en esta etapa el calamar crece más rápido en peso que en longitud (Fig. 6).

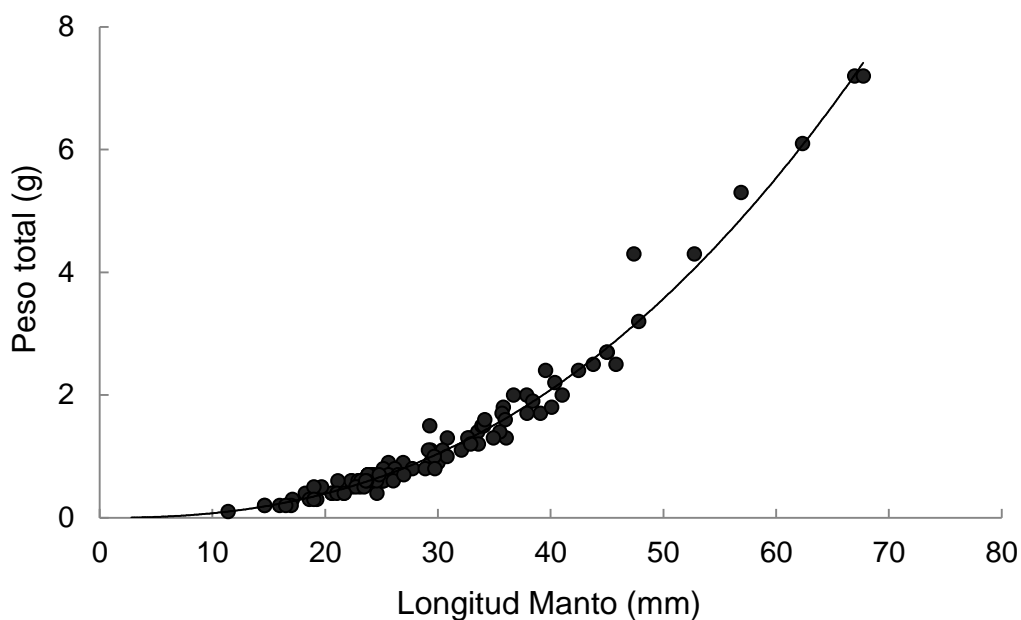


Figura 4. Relación Peso-Talla de juveniles del calamar gigante *D. gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

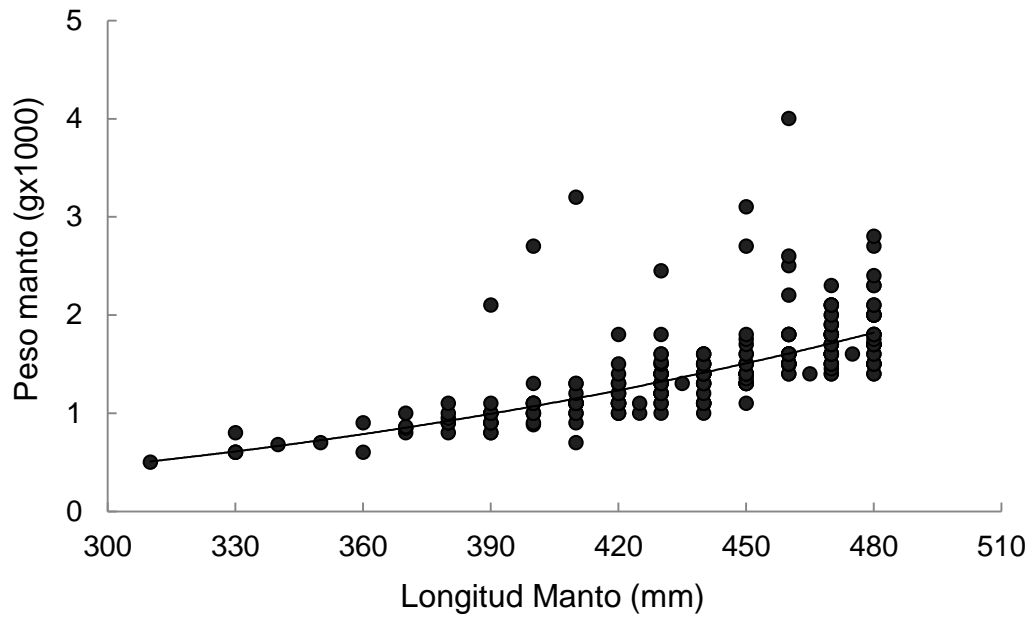


Figura 5. Relación Peso-Talla de reclutas del calamar gigante *D. gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

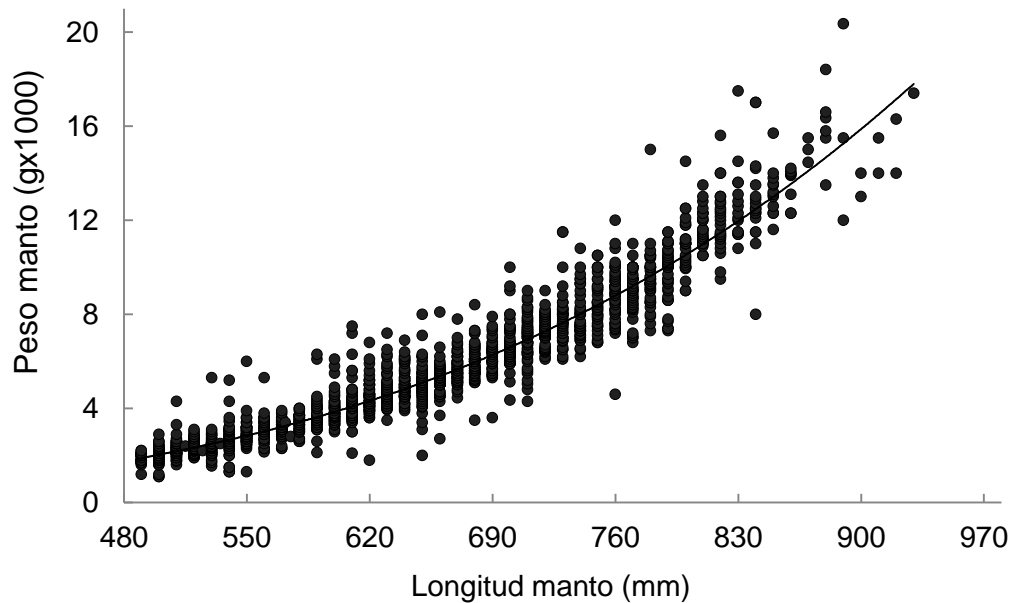


Figura 6. Relación Peso-Talla de adultos del calamar gigante *D. gigas*, capturados en la parte central del Golfo de California.

7.1.2 Lectura de estatolitos

Los valores estimados de IAPE y CV para paralarvas y juveniles fueron 2.0 y 2.8% respectivamente. Para reclutas y adultos, IAPE = 3.8% y CV = 6.3%. Los resultados de IAPE mostraron valores de < 5% indicando que hubo una alta precisión entre lectores. De acuerdo con los valores de CV también se observó consistencia entre lectores.

7.1.3 Modelos de crecimiento ajustados para hembras

Los parámetros de las curvas de crecimiento teóricas ajustadas a los modelos asintóticos y no asintóticos para hembras se muestran en el ANEXO I y los modelos ajustados a los datos en la figura 7. El mejor modelo candidato para describir crecimiento en hembras de *D. gigas* fue el modelo de Schnute $\rho \neq 0, \eta \neq 0$; sin embargo, los modelos asintóticos de Schnute $\rho \neq 0, \eta = 0$ y dos versiones del modelo Gompertz utilizados en este análisis fueron modelos candidato que mostraron una descripción de datos de edad a la talla. Esto se observó en las estimaciones de AIC (Tabla I) en donde la evidencia a favor del modelo de Schnute $\rho \neq 0, \eta \neq 0$ fue 91%, este estimó una longitud asintótica de 904.80 mm LM, una inflexión en la edad de crecimiento de 167.51 días y una talla a la edad de inflexión en el crecimiento de 312.84 mm LM (los detalles acerca de los parámetros e intervalos de confianza se muestran en la Tabla II) Los modelos no asintóticos no fueron seleccionados por AIC y consecuentemente, estos no describieron el crecimiento de hembras de *D. gigas*.

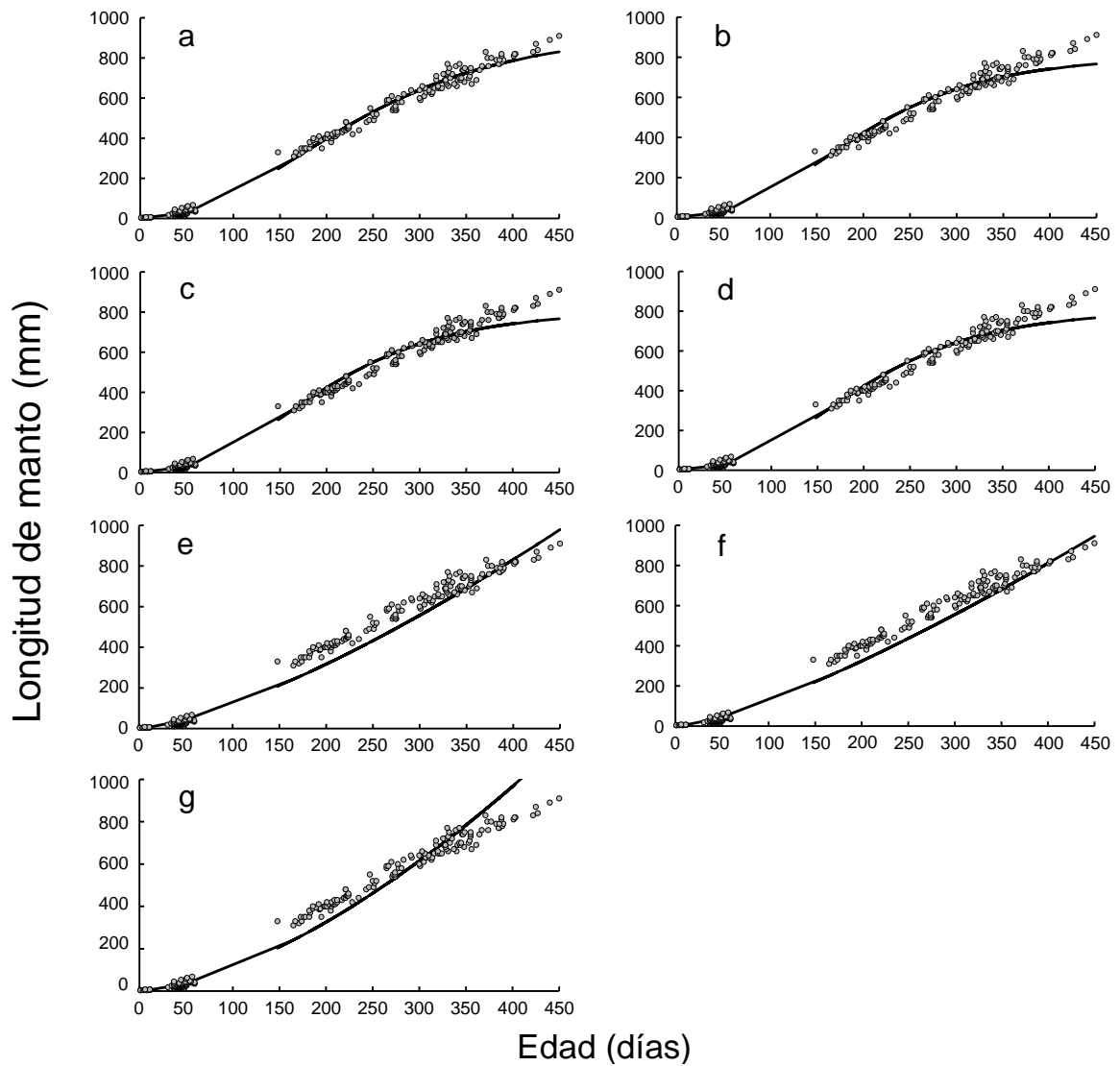


Figura 7. Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para hembras de *D. gigas*; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.

Tabla I. Selección del modelo de crecimiento para hembras de *D. gigas*.

Modelo	θ	AIC	Δ_i	w_i
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	4	-1278.75	0.00	0.913
Gompertz (L_∞)	3	-1271.85	6.90	0.029
Gompertz (L_0)	3	-1271.85	6.90	0.029
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	3	-1271.85	6.90	0.029
Persistencia	3	-1001.52	277.23	0.000
Potencial extendido	3	-307.60	971.15	0.000
Potencial	2	-114.93	1163.82	0.000

Tabla II. Parámetros de crecimiento estimados para hembras de *D. gigas*.

Modelo	θ	Valor	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	τ_0	-87.547	-126.152	-63.597
	L_∞	904.805	902.125	914.532
	τ^*	167.516	147.004	192.295
	L^*	312.841	306.186	322.113
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	L_∞	809.476	796.088	821.979
	τ^*	158.314	153.564	162.177
	L^*	297.790	292.864	302.389

7.1.4 Modelos de crecimiento ajustados para machos

Los parámetros de las curvas de crecimiento ajustadas a los modelos asintóticos y no asintóticos para machos se muestran en la Tabla III, los modelos ajustados a los datos se muestran en la Figura 8. El patrón de crecimiento en machos fue descrito por el modelo de Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), sin embargo, la evidencia a favor de este modelo fue de 39.70%, mientras que el modelo asintótico de Schnute $\rho \neq 0, \eta = 0$ y dos versiones del modelo de Gompertz mostraron 20.1% de evidencia a favor y estimados idénticos de diferencias en AIC (1.36) (Tabla IV). Las funciones de crecimiento no asintóticas no describieron el crecimiento de machos de *D. gigas*. El mejor modelo candidato estimó una longitud asintótica de 828.49 mm LM, un punto de inflexión en la edad de

crecimiento de 158.98 días y una talla a la edad de inflexión en el crecimiento de 292.86 mm LM (ANEXO II).

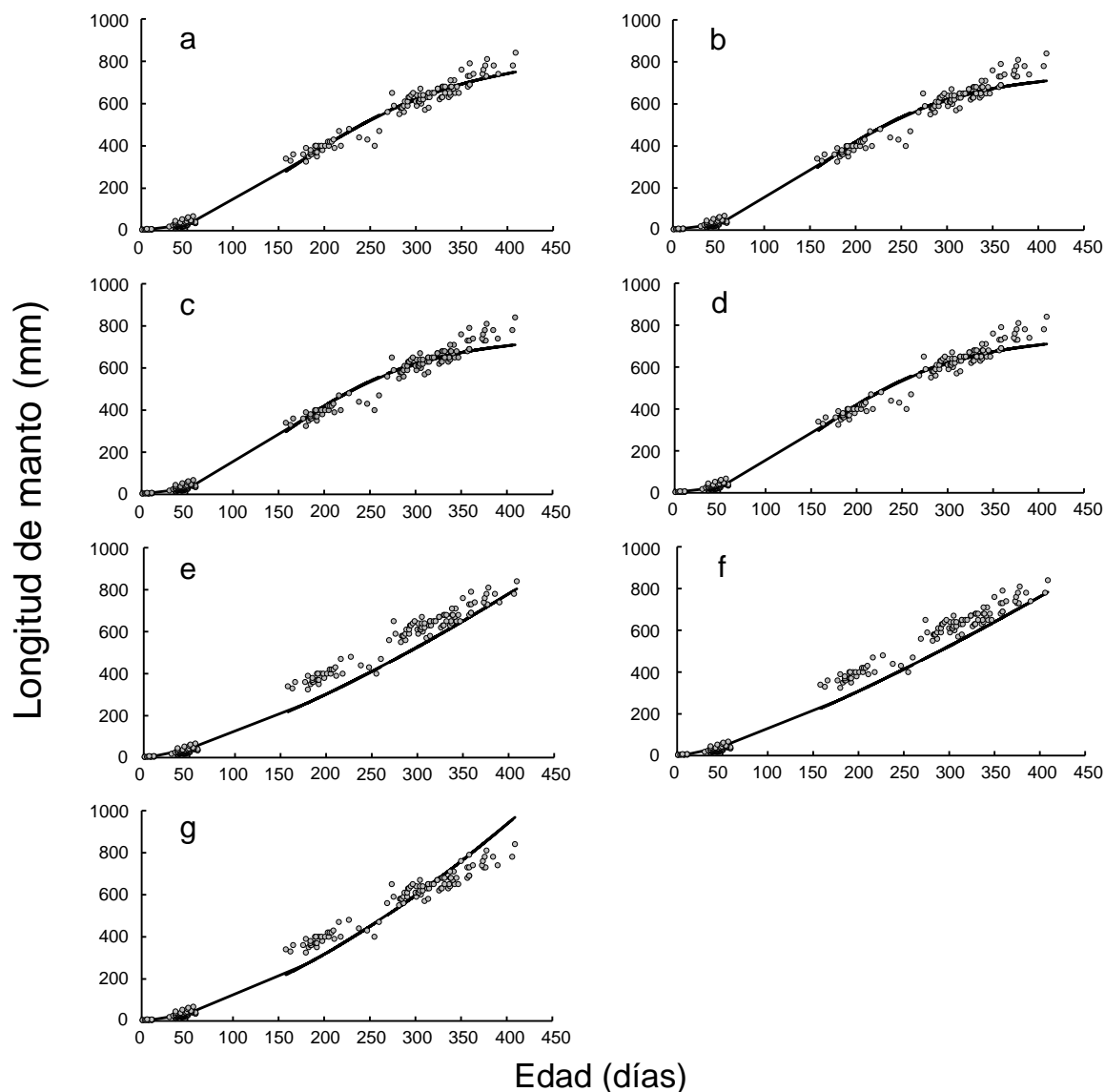


Figura 8. Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para machos de *D. gigas*; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.

Tabla III. Selección del modelo de crecimiento para machos de *D. gigas*.

Modelo	θ	AIC	Δ_i	w_i
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	4	-1057.76	0.00	0.397
Gompertz (L^∞)	3	-1056.40	1.36	0.201
Gompertz (L_0)	3	-1056.40	1.36	0.201
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	3	-1056.40	1.36	0.201
Persistencia	3	-828.89	228.87	0.000
Potencial extendido	3	-249.96	807.80	0.000
Potencial	2	-83.49	974.27	0.000

Tabla IV. Parámetros de crecimiento estimados para machos de *D. gigas*.

Modelo	θ	Valor	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	τ_0	-113.244	-217.946	-69.860
	L_∞	828.496	825.439	852.711
	τ^*	158.986	133.252	191.019
	L^*	292.860	284.742	308.904
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	L_∞	755.996	750.895	761.773
	τ^*	152.372	147.688	157.040
	L^*	278.115	276.239	280.241

7.1.5 Modelos de crecimiento ajustados para ambos sexos

El análisis en ambos sexos mostró un resultado similar al encontrado para datos previos de hembras y machos en donde el modelo de Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$) fue el mejor modelo de crecimiento candidato para ambos sexos (Fig. 9). Este resultado es relevante para entender el crecimiento de esta especie, para la cual la plasticidad en el crecimiento de machos, hembras y ambos sexos puede ser descrita utilizando el mismo modelo de crecimiento candidato. Los valores para el modelo general de Schnute $\rho \neq 0, \eta = 0$ (Fig. 9a) se muestran en la Tabla V. Los parámetros de crecimiento para los modelos no asintóticos (ANEXO III) produjeron distintas estimaciones de talla inicial a la edad 0 (α); la variación en α (0.07 a 0.42 mm) fue mayor que la variación del parámetro β (1.27 a 1.57) que determina el

periodo de rápido crecimiento durante los estadios tempranos. Los modelos no asintóticos ajustados a los datos se muestran en Figura 9e, f, g.

Tabla V. Parámetros de crecimiento estimados para machos y hembras de *D. gigas*.

Modelo	θ	Valor	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	τ_0	-94.15	-125.58	-72.20
	L_∞	859.45	857.32	862.17
	τ^*	162.36	146.34	180.08
	L^*	299.52	294.44	304.72
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	L_∞	786.26	781.71	790.36
	τ^*	156.53	152.92	159.85
	L^*	289.25	287.58	290.76

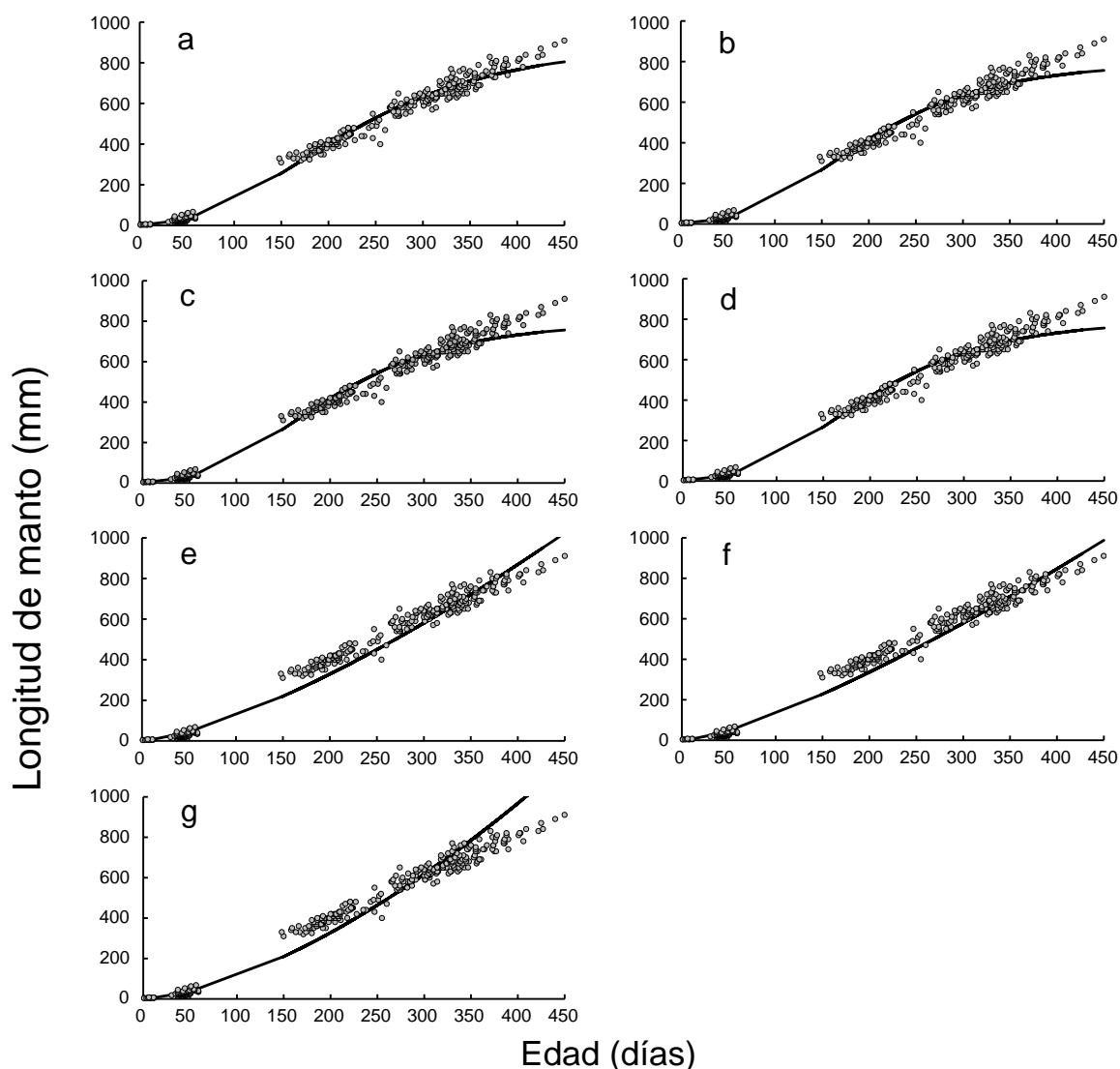


Figura 9. Modelos de crecimiento asintóticos y no asintóticos ajustados a los datos talla-edad para machos y hembras de *D. gigas*; a) Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$), b) Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$), c) Gompertz (L_0), d) Gompertz (L_∞), e) Potencial, f) Potencial extendido, g) Persistencia.

Para cada modelo candidato AIC los valores de Δ_i y w_i se presentan en la Tabla VI. Con base en los valores del menor AIC (-1913.97) y el mayor w_i (99.40%) el modelo general de Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$) fue la función que produjo estadísticamente el mejor ajuste para los datos de longitud de manto a la edad. Esto significa que el patrón de crecimiento del calamar gigante es asintótico. Los modelos de crecimiento asintóticos alternativos tales como Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$) y

Gompertz (L_∞) mostraron diferencias de AIC estimadas de (Δ_i) >10 , esto significa que estos modelos de crecimiento candidato pueden ser rechazados ya que no describen el patrón de crecimiento del calamar gigante. Para los modelos de crecimiento no asintóticos (potencial, potencial extendido, persistencia y Gompertz (L_0), los valores Δ_i también fueron >10 . El peso de evidencia (w_i) identificó el modelo de general de Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$) como el mejor modelo de entre el conjunto de los modelos de crecimiento candidatos examinados. Los valores de w_i para los otros modelos candidatos fueron $<1.0\%$ (modelos de crecimiento no asintótico). Consecuentemente, estas funciones de crecimiento no describieron el patrón de crecimiento del calamar gigante.

Tabla VI. Selección del modelo para machos y hembras *D. gigas*.

Modelo	θ	AIC	Δ_i	w_i
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	4	-1913.97	0.00	0.994
Gompertz (L_∞)	3	-1901.39	12.58	0.002
Gompertz (L_0)	3	-1901.39	12.58	0.002
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	3	-1901.38	12.58	0.002
Persistencia	3	-1517.74	396.23	0.000
Potencial extendido	3	-546.74	1367.23	0.000
Potencial	2	-269.10	1644.86	0.000

7.2 Modelo de captura estructurado por edades

El modelo CAGEAN-JS estimó una biomasa total (B_m) de 798,084 t (C.I. 781,435-267 837,679 t, $P < 0.05$) durante las temporadas de pesca de 2001-2002 (Fig. 10) y 638,792 t (C.I. 268 622,281-678,400 t, $P < 0.05$) de biomasa vulnerable (VB_m) durante el mismo periodo (Fig. 11). La B_m mínima fue observada en octubre de 2001 (16,837 t), este valor fue consecuencia de una caída en la biomasa estimada de mayo de 2001, en contraste, los valores de mayor B_m fueron estimados durante noviembre de 2001 (54,323 t). De diciembre de 2001 a octubre de 2002 la biomasa total mostró poca variación, cambiando entre 36,166 y 49, 724

t. El pico de biomasa total observado en noviembre de 2001 fue coincidente con el menor valor de biomasa vulnerable estimado (12,391 t) en el mismo mes. La biomasa vulnerable máxima se estimó durante septiembre de 2002 (44,204 t). Los valores de biomasa total fueron mayores a 35,000 t durante mayo-junio de 2001 y durante noviembre de 2001 a octubre de 2002. A pesar de que la biomasa vulnerable mostró un patrón similar, el periodo entre noviembre de 2001 y octubre de 2002 tuvo una caída en biomasa durante abril-mayo de 2002 (Tabla VII).

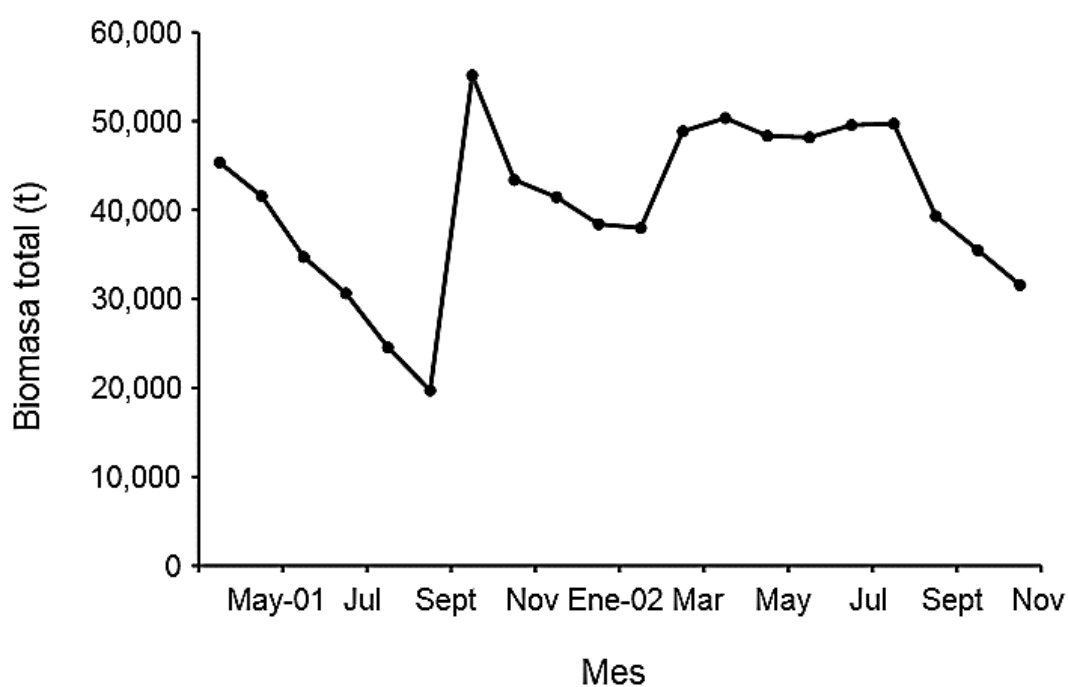


Figura 10. Estimaciones mensuales de la biomasa total de *D. gigas*.

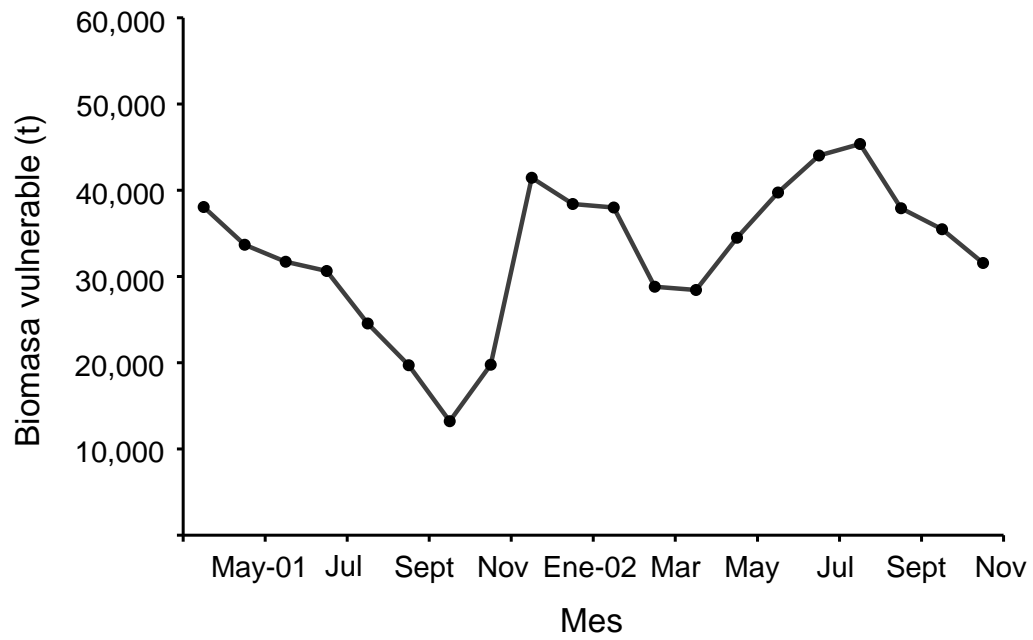


Figura 11. Estimaciones mensuales de la biomasa vulnerable de *D. gigas*.

Tabla VII. Cantidades de manejo estimadas para el calamar gigante *D. gigas*.

Mes	Biomasa total (t)	CV	Biomasa vulnerable (t)	CV	F separable	CV
May-01	45,348	0.007	38,062	0.008	0.178	0.160
Jun-01	41,571	0.021	33,686	0.026	0.105	0.188
Jul-01	34,725	0.018	31,715	0.020	0.046	0.267
Ago-01	30,642	0.014	30,642	0.014	0.074	0.279
Sep-01	24,561	0.022	24,561	0.022	0.092	0.327
Oct-01	19,704	0.037	19,704	0.037	0.239	0.550
Nov-01	55,164	0.028	13,232	0.119	0.257	0.585
Dic-01	43,399	0.025	19,762	0.052	0.038	0.465
Ene-02	41,443	0.020	41,443	0.020	0.015	0.365
Feb-02	38,400	0.015	38,400	0.015	0.086	0.318
Mar-02	38,011	0.030	38,011	0.030	0.261	0.145
Abr-02	48,856	0.023	28,819	0.038	0.093	0.397
May-02	50,355	0.016	28,444	0.028	0.230	0.158
Jun-02	48,356	0.019	34,500	0.027	0.039	0.261
Jul-02	48,156	0.017	39,728	0.020	0.012	0.232
Ago-02	49,558	0.014	44,019	0.015	0.024	0.240
Sep-02	49,711	0.013	45,372	0.014	0.023	0.215
Oct-02	39,297	0.009	37,896	0.009	0.024	0.215
Nov-02	35,483	0.010	35,483	0.010	0.028	0.220
Dic-02	31,556	0.011	31,556	0.011	0.039	0.256

El número de sobrevivientes por edad y mes se muestran en el ANEXO IV. De mayo a julio de 2001 se observaron altos picos en la abundancia, principalmente para la edad de reclutamiento a la pesquería (edad 5 meses). El patrón de sobrevivientes durante estas temporadas de pesca y hasta octubre de 2001 mostró un decremento constante a través del tiempo hacia las edades mayores (edades 11 a 15 meses). Sin embargo, durante noviembre de 2001 se observó un nuevo pico de sobrevivientes que corresponde a la edad 5 meses, este pico representa el momento al cual una nueva cohorte se recluta al stock pescable; los sobrevivientes mayores a 10 meses comenzaron a desaparecer conforme continuó el periodo de estudio. Se estimaron nuevos periodos de reclutamiento de abril a septiembre de 2002, estas cohortes que continúan avanzando a través del tiempo permitieron la observación de individuos de estas

cohortes de octubre a diciembre de 2002; en este periodo la edad de 5 meses desapareció de la estructura de tallas y los individuos de 6 a 11 meses se observaron nuevamente en la pesquería. Finalmente, en diciembre de 2002 se estimó una baja presencia de sobrevivientes entre 8 y 14 meses.

El número de individuos durante todos los meses por cada clase de edad se muestran en el ANEXO V. Esto muestra los cambios mensuales de cada clase de edad a lo largo de la serie de tiempo, los reclutas (edad 5 meses) fueron la clase de edad más abundante. Las clases de edad mostraron variabilidad en su presencia y abundancia, siendo los individuos jóvenes (clases de edad de 5 a 10 meses) más abundantes que los individuos mayores (clases de edad de 11 a 15 meses). Se observaron tres picos de reclutamiento en las series de tiempo, en donde se estimó una alta abundancia de calamares de la edad de 5 meses durante mayo de 2001 (9.8×10^6), noviembre de 2001 (91×10^6) y abril de 2002 (43×10^6). Sin embargo, los individuos de la clase de edad 5 meses también fueron observados durante mayo-septiembre de 2002 indicando que el reclutamiento continuó a lo largo de 5 meses, aunque la abundancia de este grupo de edad decreció comparado con abril, en donde durante julio a septiembre de 2002 se estimaron los menores valores de abundancia de la clase de edad de 5 meses. De acuerdo con los resultados, las edades mayores a 11 meses fueron menos abundantes durante 2001. Los valores más altos de abundancia para clases de edad mayores (de 11 a 15 meses) ocurrieron de mayo de 2002 hasta el final del periodo analizado.

Los resultados de la suma de sobrevivientes incluyendo todas las clases de edad y meses se muestran en la figura 12. Los valores más altos se observaron durante noviembre de 2001, debido a la llegada de nuevos individuos a la pesquería durante este mes. En contraste, noviembre de 2002 tuvo bajos valores de sobrevivientes denotando la ausencia de reclutamiento. Los valores más bajos de sobrevivientes se estimaron durante octubre de 2001 a marzo de 2002, estos

valores más bajos ocurrieron previo a que se presentaran los picos del reclutamiento estimados para noviembre de 2001 y abril de 2002, denotando la caída de una cohorte y la recuperación de la población como consecuencia del reclutamiento, este evento se observó en tres ocasiones: mayo y noviembre de 2001 y abril de 2002. Estos resultados fueron coincidentes con aquellos encontrados para el número de individuos durante todos los meses por cada clase de edad (ANEXO V).

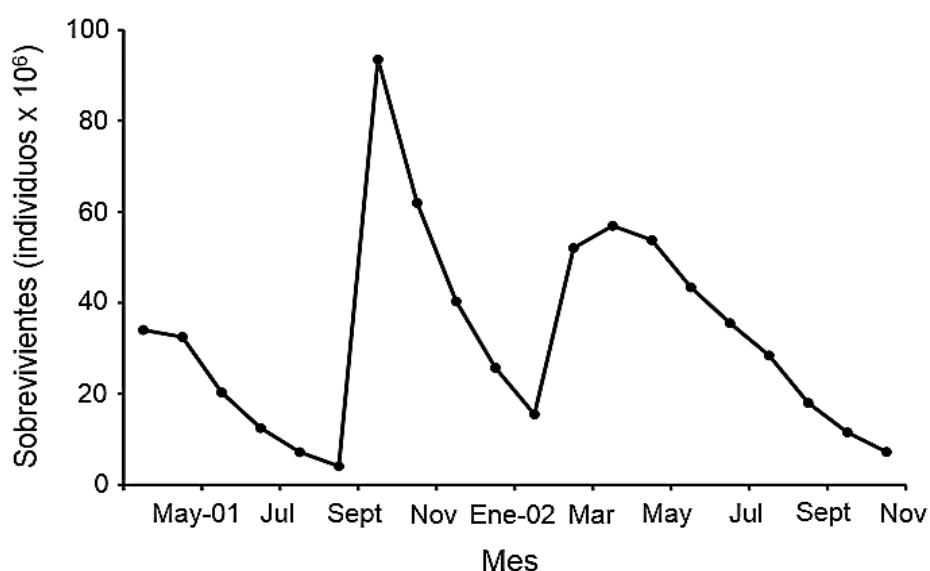


Figura 12. Sobrevivientes de *D. gigas* incluyendo todas las clases de edad a lo largo de la serie de tiempo.

Los valores más bajos de mortalidad por pesca fueron de 0.001 a la clase de edad de reclutamiento de 5 meses y después se incrementó con la edad, alcanzando un valor de 0.117 a la clase de edad de 11 meses (Fig. 13). Los valores de mortalidad por pesca para todas las edades fueron altamente variables en la serie de tiempo (Fig. 14). Se estimaron cuatro picos para octubre de 2001 ($F = 0.239$), noviembre de 2001 ($F = 0.257$), marzo de 2002 ($F = 0.261$) y mayo de 2002 ($F = 0.230$). Los valores de la mortalidad por pesca fueron menores a 0.1 y se observaron durante el verano de 2001 y enero de 2001.

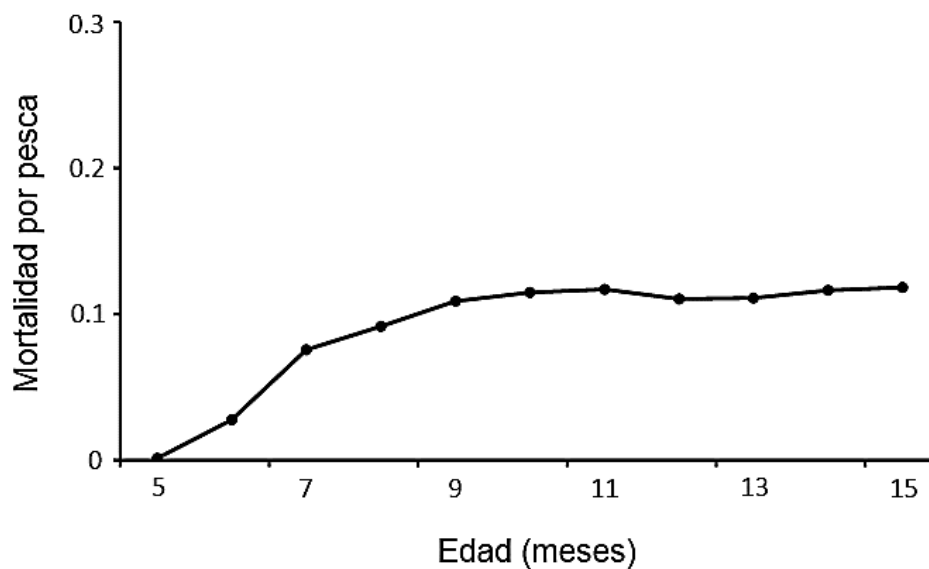


Figura 13. Cambios en la mortalidad por pesca por clase de edad de *D. gigas*.

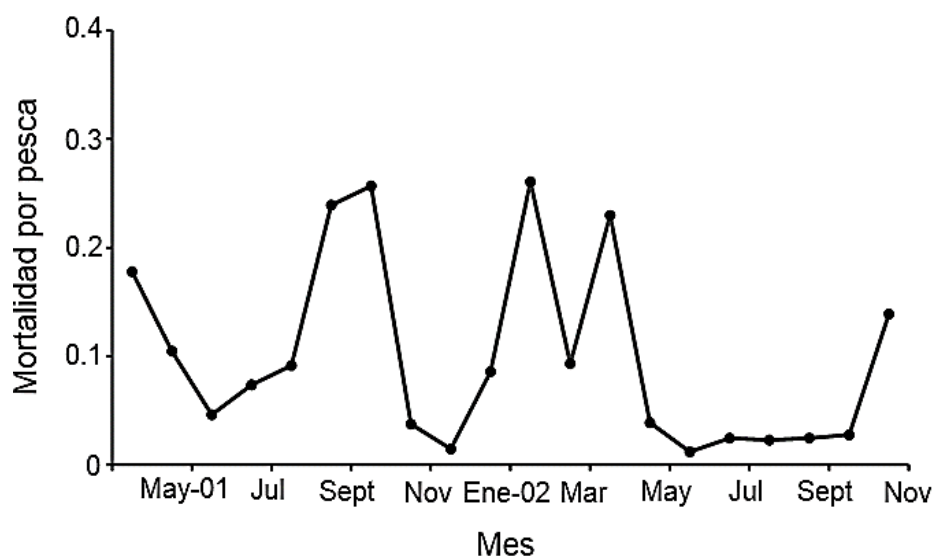


Figura 14. Cambios en la mortalidad por pesca de *D. gigas* a lo largo de la serie de tiempo.

Las contribuciones de cada tasa de captura se muestran en la figura 15. La tasa de captura para la flota artesanal de Guaymas, Sonora fue el modelo mejor ajustado a los datos (la bondad del ajuste tuvo un logaritmo negativo de verosimilitud de -0.45) (Fig. 15a). Comparativamente, la tasa de captura para la

flota artesanal de Santa Rosalía, Baja California Sur tuvo una serie de tiempo menos descriptiva (logaritmo negativo de verosimilitud de -12.72) (Fig. 15b), mientras que la flota de barcos de Guaymas, Sonora mostró una bondad de ajuste aceptable (logaritmo negativo de verosimilitud de -4.52) (Fig. 15c). Con base en estos modelos ajustados se estimaron los cambios en abundancia, reclutamiento, mortalidad por pesca y sobrevivencia. De esta manera, la tasa de captura de cada flota se evaluó como índice de abundancia del stock; la incorporación de índices tuvo un efecto directo en las estimaciones del tamaño de la población a lo largo de la serie de tiempo analizada ya que incrementa la precisión en el cálculo de los parámetros del modelo CAGEAN-JS.

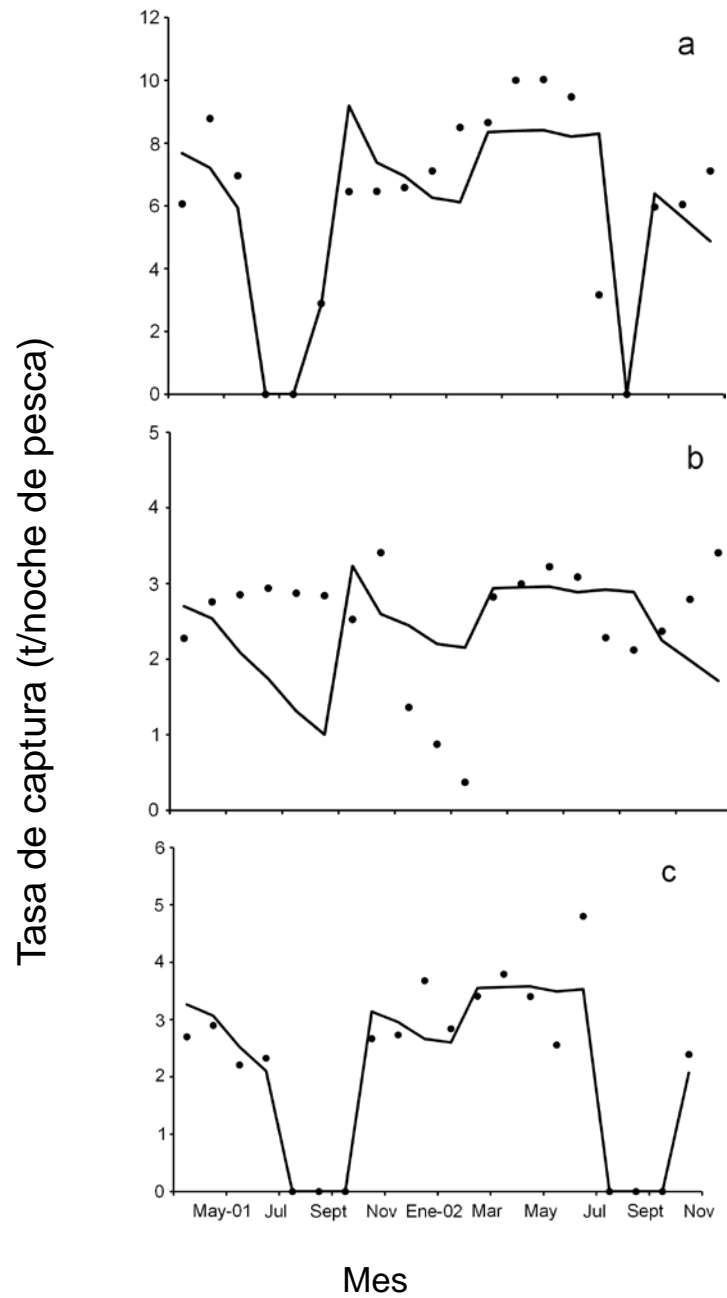


Figura 15. Tasa de captura para las temporadas de pesca de 2001 y 2002 de tres flotas distintas: a) Flota artesanal de Guaymas, Sonora; b) Flota artesanal de Santa Rosalía, Baja California Sur y c) Barcos de Guaymas, Sonora. Los puntos son los datos observados y las líneas representan el modelo ajustado.

7.3 Modelo de captura estructurado por tallas

De acuerdo con nuestros resultados, encontramos que metodológicamente fue posible ajustar el modelo CASA propuesto por Sullivan (1990), a los datos de captura observados para las temporadas de pesca de calamar gigante de 2002-2003 a 2007-2008 (Fig. 16). Durante la temporada de pesca 2002-2003 la composición de la captura por talla estuvo representada principalmente por individuos que van desde los 50 hasta los 65 cm de longitud del manto, con un pico a los 58 cm de LM, durante 2003-2004 se observan tres picos, ampliándose el intervalo de tallas, el primer pico se presentó aproximadamente a los 40 cm de LM, el segundo a los a los 58 cm de LM y el tercero a los 70 cm de LM. Para el siguiente periodo de pesca de 2004-2005, la composición por tallas en la captura cambió y se observó un solo pico de abundancia de organismos a los 66 cm de LM, un patrón de captura muy semejante se observó para el periodo de pesca de 2005-2006 y 2007-2008. Durante 2006-2007 nuevamente se detectó un cambio en la estructura de tallas de las capturas, en este periodo se presentaron dos picos claramente diferenciados, el primero a los 34 cm de LM y el segundo a los 70 cm de LM.

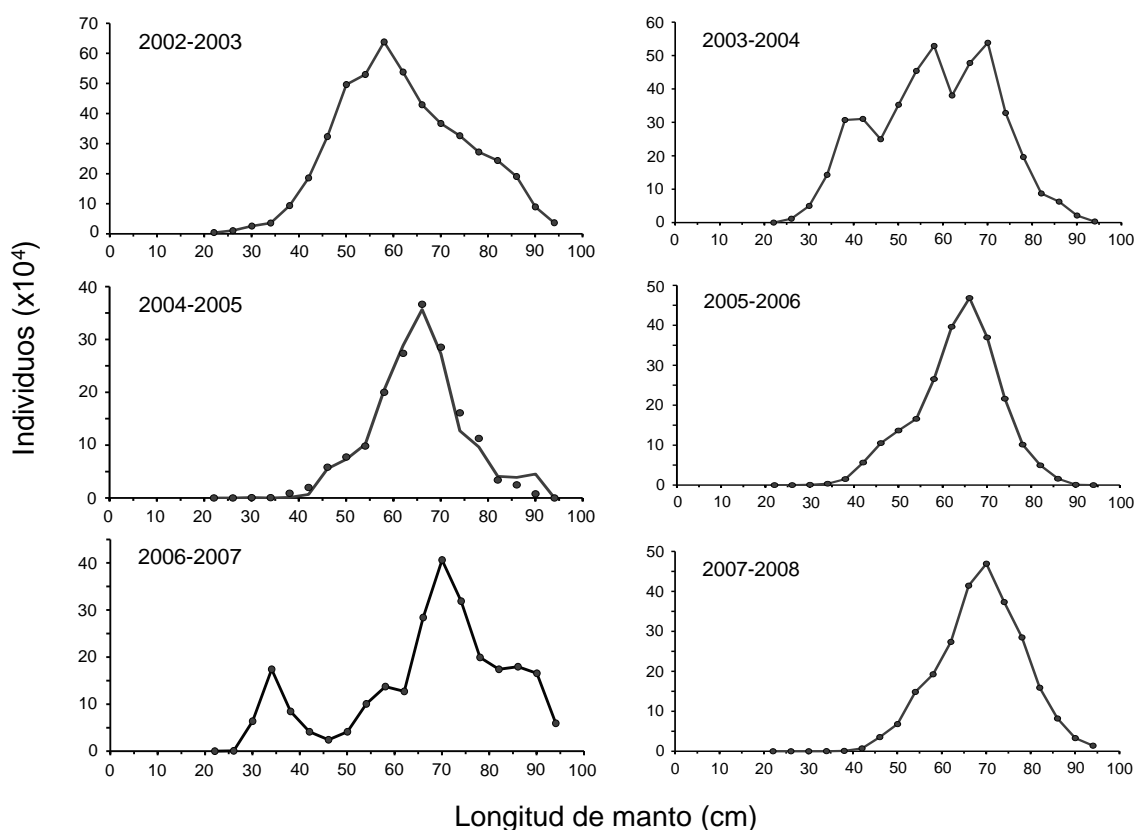


Figura 16. Análisis de captura estructurada por edades para el calamar gigante *D. gigas*. La línea representa el modelo CASA y los puntos son los datos observados de captura a la talla.

Referente a los valores de la tasa de explotación (Fig. 18), el modelo CASA estimó para la temporada 2002-2003 un valor >0.73 para calamares de 66 cm de LM, para este periodo se observó un segundo pico a los 86 cm de LM con un valor cercano a 0.5. Para la siguiente temporada de pesca el modelo estimó tres picos con valores de 0.24, 0.49 y 0.52 a los 38 cm, 58 cm y 70 cm de LM, mostrando que la pesca incidió sobre organismos desde reclutas hasta adultos. Durante el periodo de 2004-2005, el intervalo de talla de organismos explotados fue más amplio, variando entre 46 cm y 66 cm de LM; sin embargo la tasa de explotación fue más baja que en los periodos anteriores, encontrando valores menores que 0.25. En el siguiente año de pesca, se observó un intervalo más corto en las tallas pero existió una recuperación en la tasa de explotación, encontrando un valor muy alto de 0.79 a los 66 cm de LM. Durante 2006-2007, se observó un cambio, el

intervalo fue más amplio hacia las tallas de calamares más grandes pero con valores de tasa de explotación entre 0.41 y 0.48, siendo más bajos que el año anterior. En el último periodo de pesca analizado, el análisis mostró un patrón muy similar al 2005-2006, aunque el intervalo de tallas explotado fue más amplio.

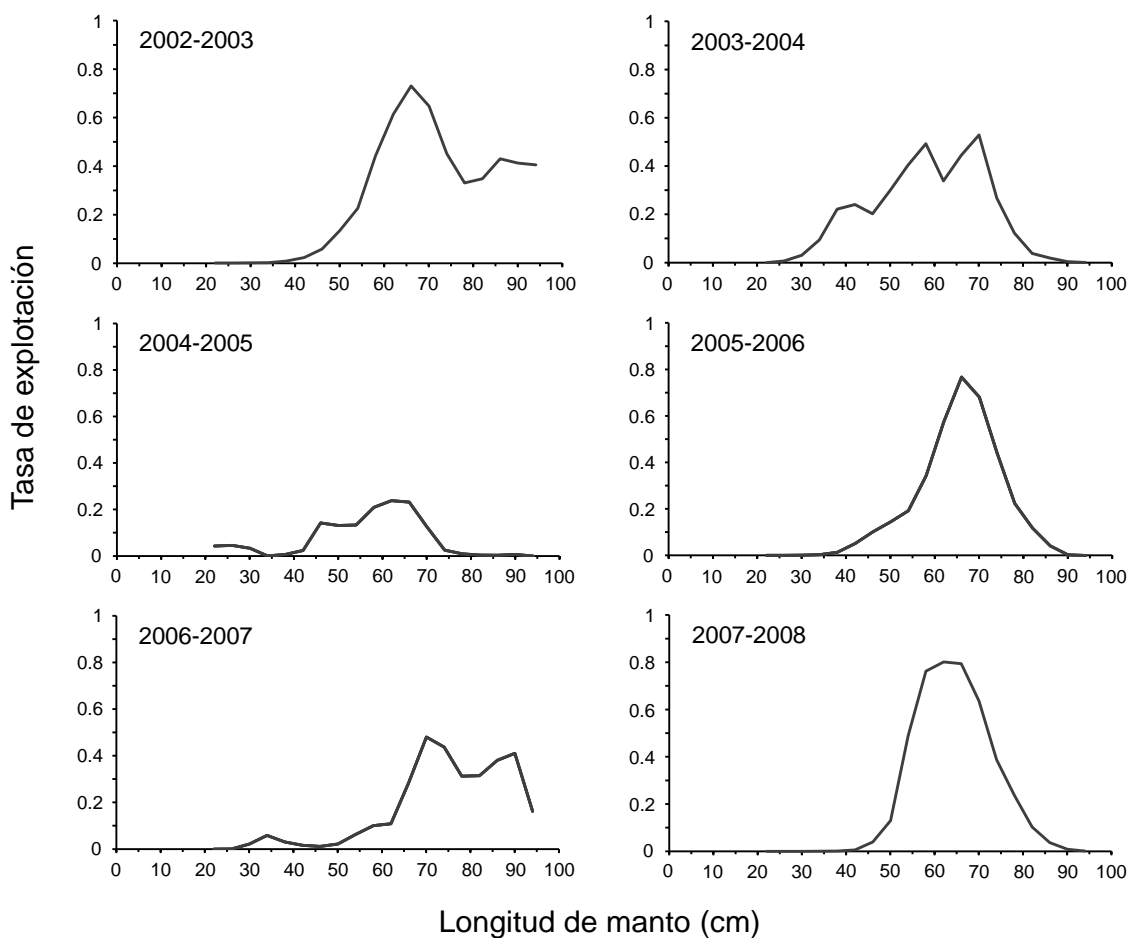


Figura 17. Estimaciones de la tasa de explotación por el modelo CASA para el calamar gigante *D. gigas*.

El reclutamiento varió entre las diferentes temporadas de pesca analizadas, de acuerdo con los resultados durante 2002-2003, el pico de reclutamiento se observó a los 30 cm de LM, con altos valores de 13 millones de individuos, para la siguiente temporada de pesca, se observó un decremento en los valores de este parámetro (1.7 millones de individuos); sin embargo la talla de reclutamiento es

similar que el año anterior. Un descenso aún mayor en el número de individuos se observó para la temporada de 2004-2005, encontrando que el pico fue de 30 mil individuos, el patrón es muy similar al año anterior. Durante 2005-2006, el mayor pico de reclutas se observó a los 38 cm de LM, en este periodo hay una recuperación en el número de individuos, estimando valores por encima de 1 millón. El siguiente año presentó un comportamiento muy similar al año anterior aunque los valores de reclutamiento estimados fueron más altos, encontrando un pico de casi 3 millones de reclutas. Finalmente para el periodo de 2007-2008, se observó que los individuos se reclutaron a la pesquería a tallas más grandes (42 cm de LM) que en las temporadas anteriores, aunque el número de individuos fue más bajo que el año anterior, estimado 1.2 millones de calamares.

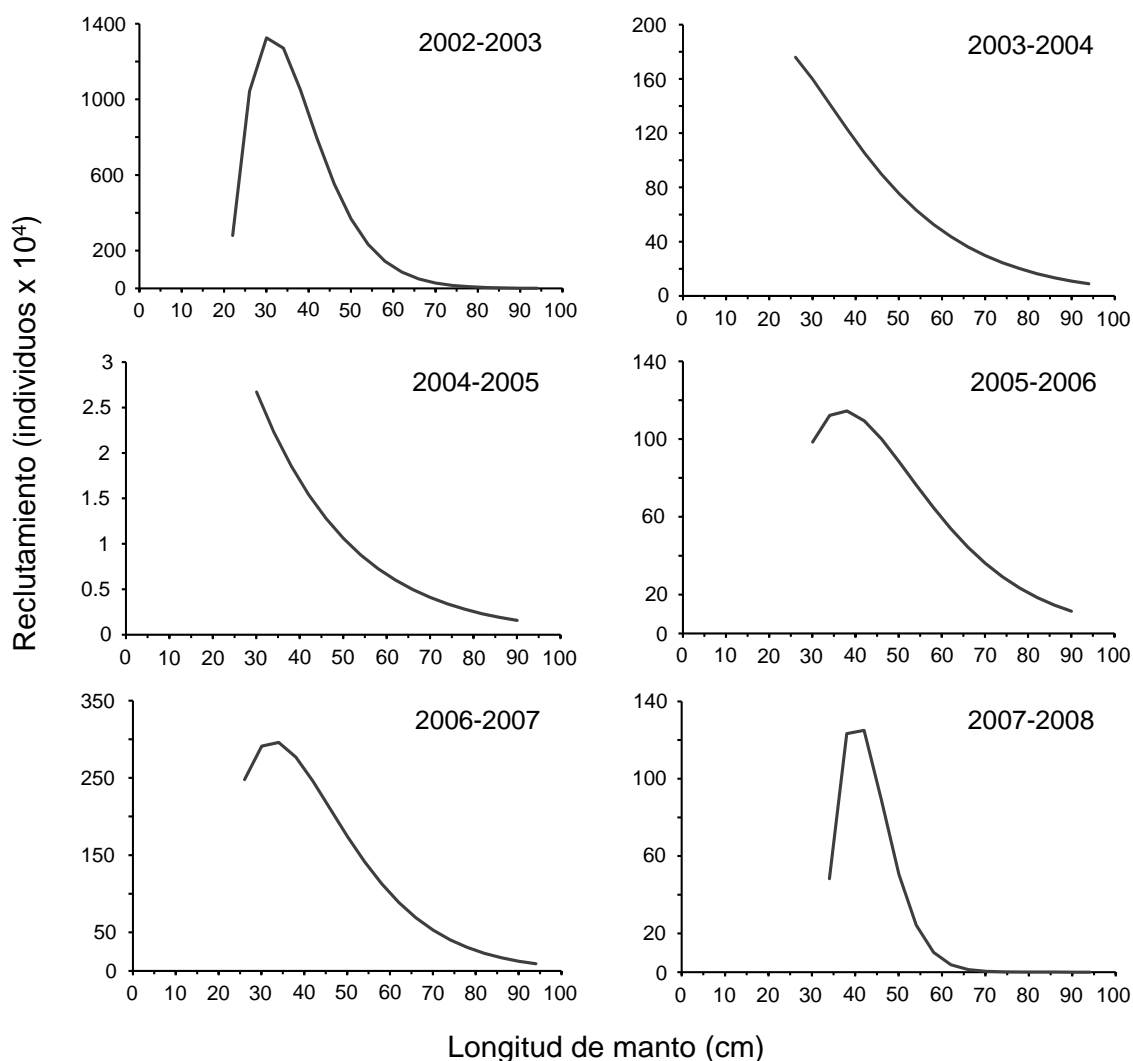


Figura 18. Reclutamiento en número de individuos, estimado por el modelo CASA para el calamar gigante *D. gigas*.

8. DISCUSIÓN

Teóricamente los cefalópodos tienen un patrón de crecimiento en dos fases, el crecimiento de este grupo de organismos ha sido representado por distintas funciones matemáticas de crecimiento individual (Grist y Jackson, 2004). Comúnmente se describe un crecimiento de tipo no asintótico para estadios tempranos de calamares. Yatsu (2000) estimó los patrones de crecimiento exponencial para las paralarvas de *D. gigas*, *Ommastrephes bartramii* e *Illex*

illecebrosus de 1 a 35 días. Este patrón de crecimiento exponencial es coincidente con la primera parte descrita por el modelo de dos fases descrito por Grist y Jackson (2004); sin embargo de acuerdo con Yatsu (2000), para sub-adultos y adultos de *D. gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Ommastrephes bartramii* e *Illex argentinus* el modelo de crecimiento identificado fue una función lineal. Ceriola y Jackson (2010) analizaron la edad y crecimiento del calamar, *Lololus noctiluca* en las afueras de Tasmania, en donde la edad de los organismos muestreados varió de 84 a 122 días y concluyeron que las especies exhibían un patrón de crecimiento descrito por un modelo exponencial. Jackson (2004) revisó el patrón de crecimiento de calamar de la familia Loliginidae, para la cual el crecimiento es continuo y no asintótico.

Lipinski (2002) propuso un modelo de crecimiento conceptual para cefalópodos, el cual describe tres fases de crecimiento. La primera fase se caracteriza por un crecimiento en la paralarva relativamente lento, la segunda fase representa los juveniles y adultos, durante esta se puede observar un crecimiento rápido y finalmente, la última fase pudo tener un crecimiento disminuido o ausente, comúnmente observado para los reproductores. Los aspectos claves de este modelo para explicar el crecimiento ontogenético de cefalópodos son los siguientes: a) estimar los cambios o puntos de inflexión entre fases (en el curso del trabajo de campo o mantenimiento en acuario); b) conocer la longevidad; c) las tres fases de crecimiento pueden ser aproximadas por linealidad; d) los parámetros estimados para cada fase, utilizando un modelo lineal representan valores de intersección y pendiente, que son distintos para cada fase (e.g., tasa de crecimiento, longitud inicial a la edad cero). A pesar de que el modelo conceptual (como se explica arriba) puede ser útil para describir el crecimiento de cefalópodos, este depende de tres modelos lineales independientes, de la disponibilidad de puntos de inflexión y datos de edad máxima. Matemáticamente, el modelo de crecimiento unitario para cefalópodos debe de considerar los cambios en las tasas de crecimiento a lo largo del ciclo de vida de los cefalópodos

y por lo tanto, es necesario que tenga flexibilidad para que el modelo sea aceptable. Schnute (1981) propuso un modelo de crecimiento general incluyendo los modelos asintóticos y no asintóticos previamente descritos (Richards, Gompertz, logístico, cuadrático, exponencial, entre otros): el modelo estima los puntos de inflexión y límites asintóticos (si es que los hay) y los parámetros en el modelo tienen interpretaciones biológicas razonables. Este modelo ha sido aplicado exitosamente a distintas especies de calamar (Schwarz y Álvarez-Pérez, 2010; Chen *et al.*, 2011, 2013; Arkhipkin y Roa-Ureta, 2005).

Los estatolitos están formados a partir de un proceso de biomineralización y están compuestos por una matriz mineral (forma de cristal de aragonita) y una matriz orgánica compuesta de proteínas, fosfoproteínas, glicoproteínas, proteoglúcidos y polisacáridos (Rodhouse y Hatfield, 1990; Bettencourt y Guerra, 2000). Distintas hipótesis han sido planteadas acerca de la formación de los anillos de crecimiento; Morris (1991) propuso que los cambios en el pH (relacionados a distintas concentraciones de magnesio) en el fluido de los estatocistos puede inhibir o favorecer la calcificación basada en el metabolismo de aminoácidos y los niveles de actividad del calamar. Lipinski (1993) sugirió que los cambios periódicos en las concentraciones de estroncio en el estatocisto son directa o indirectamente responsables de las definiciones de las capas de crecimiento y los incrementos en los estatolitos, incluso más que los cambios en el pH. El origen del estroncio puede ser el resultado de una combinación de factores exógenos, tales como la temperatura, salinidad, estroncio disuelto en la columna de agua y alimento, así como también factores endógenos como el estrés y ciclos reproductivos (Gallar y Kingsford, 1996).

Los cambios iónicos, de pH y de componentes orgánicos e inorgánicos se relacionan al metabolismo individual, patrones de actividad diaria y condiciones ambientales (Pauly, 1998; Bettencourt y Guerra, 2000). Para *D. gigas* en el Golfo de California, los movimientos verticales y horizontales (Gilly *et al.*, 2006; Bazzino

et al., 2010; Hoving *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2013) y migraciones de gran escala dentro y fuera del golfo, son causados por cambios ambientales tales como eventos El Niño y La Niña (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001a; Rosa *et al.*, 2013). Estos pueden afectar el proceso de deposición de minerales en los estatolitos y la formación diaria de los anillos de crecimiento. Los incrementos en los anillos son también afectados por el suministro de oxígeno (Lipinski, 1993; Pauly, 1998). Para *D. gigas* los efectos en la utilización del hábitat y hábitos alimenticios han sido documentados con relación a la capa mínima de oxígeno (Stewart *et al.*, 2013). En consecuencia, la medición de los incrementos de crecimiento diario en el estatolito es el método más frecuentemente utilizado para la determinar la edad en calamares. En especies cuya validación ya ha sido realizada (Boyle y Rodhouse, 2005), el número total de incrementos de crecimiento representa la edad de un individuo en días. Para *D. gigas* esta periodicidad (1 marca, 1 día) no ha sido validada (Nigmatullin *et al.*, 2001); sin embargo, debido a la similitud en incrementos de crecimiento de especies ya validadas que pertenecen a la misma familia (Boyle y Rodhouse, 2005), la hipótesis de 1 marca, 1 día es generalmente aceptada para estudios de crecimiento (Arkhipkin, 2005).

Específicamente para el calamar gigante, *D. gigas* los resultados mostrados en esta tesis describen un crecimiento asintótico ya que el mejor modelo candidato fue el de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$), con alta evidencia estadística para la selección de este modelo de entre los distintos modelos candidatos analizados. Aunque los resultados de AIC fueron cercanos, las diferencias de Akaike ($\Delta_i = 0$) y pesos de Akaike (w_i) indicaron los mejores modelos para hembras (0.91), machos (0.39) y ambos (0.99). En este estudio se utilizó un modelo generalizado de crecimiento (Schnute, 1981) que incluye modelos alternativos de crecimiento como casos especiales, tales como Richards, Gompertz, logístico y von Bertalanffy entre otros, donde se incluyen modelos de crecimiento de tipo no asintótico. Para hembras, machos y ambos sexos de *D. gigas* el modelo de crecimiento de Schnute suponiendo parámetros $\rho \neq 0$, $\eta = 0$ describió un patrón similar a la función de

crecimiento de Gompertz debido a que el modelo de Gompertz representa un submodelo del modelo general de crecimiento. De acuerdo con Schnute (1981), el modelo generalizado utilizando estos parámetros es una condición explícita del modelo de Gompertz. Por lo tanto, las formas y valores AIC pueden ser muy cercanos o iguales. Resultados similares han sido previamente descritos utilizando el modelo general de Richards o Schnute *versus* distintos submodelos de crecimiento (Rogers-Bennett *et al.*, 2007; Flores *et al.*, 2010, Shelton *et al.*, 2006; Barreto *et al.*, 2011). La literatura muestra que para la aproximación de inferencia multi-modelo aplicado a crecimiento individual, no es inusual que distintos modelos de crecimiento candidato alcancen valores de AIC iguales (Rogers-Bennett *et al.*, 2007; Flores *et al.*, 2010; Helidoniotis *et al.*, 2011). Distintos estudios han mostrado también que las estimaciones de AIC de los modelos de crecimiento candidatos fueron muy cercanos, la magnitud del cambio puede ser <0.1 (Araya y Cubillos, 2006; Shelton *et al.*, 2006; Farrell *et al.*, 2010; Barreto *et al.*, 2011; Grist *et al.*, 2011; Mercier *et al.* 2011; Shuman *et al.*, 2011).

Markaida *et al.* (2005) utilizando datos de marcaje-recaptura de *D. gigas*, mostraron que la tasa de crecimiento diaria disminuyó para individuos más viejos; su estudio analizó calamares entre 46 y 80.7 cm LM y la tasa de crecimiento diaria cambió de 1.5 a 1.0 mm d⁻¹. Estas tasas absolutas expresadas como tasas de crecimiento relativo cambiaron de 0.22% a 0.15%. El crecimiento asintótico ha sido documentado para el calamar, *Ornithoteuthis antillarum* del océano Atlántico centro-oriental y el modelo que mejor describió los datos de talla a la edad fue un modelo logístico para individuos de 10 a 182 días (Arkhipkin *et al.*, 1998). Arkhipkin y Roa-Ureta (2005) analizaron los patrones de crecimiento de 12 especies de calamar (subórdenes Myopsina y Oegopsina) utilizando datos de talla-edad, incluyeron individuos en un rango que abarcó desde los estadios tempranos de vida hasta adultos; los autores concluyeron que las especies crecían asintóticamente, principalmente descritos por los modelos de Schnute y Gompertz. En aguas japonesas, el calamar diamante, *Thysanoteuthis rhombus*

mostró crecimiento de tipo asintótico descrito por un modelo logístico. La edad de los individuos muestreados en este estudio varió de 102 a 306 días y el patrón de crecimiento se seleccionó de acuerdo al valor de AIC (Miyahara *et al.*, 2006). Para el calamar, *Illex argentinus* de las aguas del sur de Brasil, Schwarz y Álvarez-Pérez (2010) estimaron un crecimiento asintótico tanto para machos como para hembras de esta especie; el AIC utilizado para la selección del modelo identificó el modelo de Schnute como el de mejor ajuste para machos y el modelo de Gompertz para las hembras. El intervalo de edad analizado fue de 56 a 320 días

Se analizaron los distintos estudios realizados en todo el Pacífico Oriental y se observó un cambio en el patrón de crecimiento de *D. gigas* a lo largo de un gradiente latitudinal de sur a norte: a) en la corriente de Humboldt (aguas de Chile), la especie exhibió un patrón de crecimiento lineal para el grupo de reproductores en primavera y una función potencial fue identificada para el grupo de reproductores de otoño (Chen *et al.*, 2011); b) en otros lugares de la corriente de Humboldt (aguas peruanas), el crecimiento estimado para *D. gigas* fue exponencial (Argüelles *et al.*, 2001); c) en el Domo de Costa Rica, el crecimiento de esta especie se describió por una función lineal (Chen *et al.*, 2013); d) Markaida *et al.* (2004) en el Golfo de California, México estimaron que el modelo logístico describió el crecimiento de esta especie; y e) en la costa oeste de Baja California, México, Mejía-Rebollo *et al.* (2008) también identificaron un modelo logístico de crecimiento para *D. gigas* (Tabla VIII). Los patrones de crecimiento de *D. gigas* reportados en el Pacífico oriental muestran un crecimiento de tipo no asintótico en la corriente de Humboldt y el domo de Costa Rica en contraste con el crecimiento asintótico identificado en la corriente de California y Golfo de California.

Tabla VII. Modelos de crecimiento analizados para *D. gigas* en el Pacífico Oriental.

Fuente	Área de estudio	Intervalos de edades (días)	Modelo de crecimiento	Función objetivo	Selección del modelo	Intervalos de confianza
Argüelles <i>et al.</i> (2001)	Perú	115 – 354	Exponencial	SSQ	No	No
Markaida <i>et al.</i> (2004)	Golfo de California	174 – 442	Logístico	SSQ	No	No
Mejía-Rebollo <i>et al.</i> (2008)	Costa Occidental de Baja California, México	105 – 433	Logístico	SSQ	No	No
Chen <i>et al.</i> (2011)	Chile	121 – 307	Lineal / Potencial	Likelihood	Sí	No
Chen <i>et al.</i> (2013)	Costa Rica	130 – 289	Lineal	Likelihood	Sí	No
Presente estudio	Golfo de California	1 – 450	Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	SSQ	Sí	Sí

Fue difícil establecer el patrón de crecimiento de *D. gigas* a través de su área de distribución ya que el patrón cambió de asintótico a no asintótico de acuerdo con cada región. La explicación a esta variación en el patrón de crecimiento puede estar asociado con los distintos intervalos de talla utilizados en cada estudio y la plasticidad en las estrategias de historia de vida de *D. gigas* en el océano Pacífico oriental (Hoving *et al.*, 2013) (Tabla VIII). En estudios de crecimiento para especies recolectadas, el uso de datos de talla-edad para estadios tempranos no es común, la ausencia de estos datos (paralarvas y juveniles) es la causa principal de sesgos en el ajuste de la curva que influye en

las distribuciones de los datos de talla a la edad (Forsythe, 2004). Algunas soluciones alternativas se han sugerido con base en modelos de crecimiento modificados que fijan la talla empírica o edad de nacimiento (Pardo *et al.*, 2013; Gwinn *et al.*, 2010). Su aproximación permite conocer los datos de talla a la edad para estadios tempranos, pero en general tales modelos solamente proveen un dato. Sin embargo, los supuestos teóricos en su procedimiento ayudan a mejorar las estimaciones de coeficientes de crecimiento y parámetros de talla asintótica, así como el ajuste de modelos de crecimiento a los datos.

En los análisis realizados en esta tesis se mejoró este proceso al utilizar datos que representaron todo el ciclo ontogénico del calamar, incluyendo organismos desde 1 hasta 450 días de edad, en donde se incluyeron paralarvas, juveniles, reclutas y adultos reproductores. El número de individuos utilizados para el modelaje que representaron etapas tempranas fue 105. Esta distribución implica que cualquier curva ajustada a los datos se encuentra bien representada en términos de tamaño de muestra, ya que incluyó reclutas de calamar así como conjuntos de datos para adultos ($n= 243$); este conjunto de datos permitió modelar la variabilidad en datos de talla-edad para *D. gigas*. Otra razón para la variación observada en el patrón de crecimiento puede ser la presencia de diferencias en el criterio de selección del modelo. Chen *et al.* (2011, 2013) utilizaron AIC para la selección del mejor modelo de crecimiento; en contraste Markaida *et al.* (2004) y Mejía-Rebollo *et al.* (2008) utilizaron criterios con base en el máximo R^2 y el mínimo coeficiente de variación. En esta tesis el modelo de crecimiento asintótico identificado para *D. gigas* se basó en inferencia multi-modelo, esta aproximación es aceptada para modelación de edad y crecimiento como el mejor procedimiento estadístico para la selección del modelo. Esta aproximación ha sido utilizada en estudios de edad y crecimiento para otros taxa tales como equinodermos (Shelton *et al.*, 2006; Flores *et al.*, 2010), peces (Araya y Cubillos, 2006; Alp *et al.* 2011; Barreto *et al.*, 2011), crustáceos (Montgomery *et al.*, 2010; Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012) y otros moluscos (Rogers-Bennett *et al.*, 2007; Cruz-Vásquez *et al.*,

2012). Para hembras, machos y ambos sexos el patrón de crecimiento de *D. gigas* se describió por el modelo de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$). La curva de crecimiento fue sigmoide y los valores ρ y η fueron útiles para la estimación del punto de inflexión (edad y LM) y el valor τ_0 . El patrón sigmoide puede explicarse por un patrón de crecimiento de dos fases, con la primera fase describiendo crecimiento exponencial en los estadios tempranos del desarrollo de acuerdo con Forsythe y Van Heukelem (1987).

En el presente trabajo de investigación se estimó que la edad (τ^*) y longitud de manto (L^*) a la cual la tasa de crecimiento cambia (punto de inflexión de crecimiento) a los 162.36 días y 299.52 mm de LM, respectivamente. Una vez que *D. gigas* alcanza τ^* y L^* la especie exhibe un crecimiento más gradual hasta que llega a una longitud de manto asintótica de 859.45 mm de LM. En el Golfo de California, Markaida *et al.* (2004) ajustaron un modelo de crecimiento logístico y estimaron una longitud de manto asintótica de 999.1 mm de LM para hembras y 945.0 mm de LM para machos. Utilizando la misma función de crecimiento, Mejía-Rebollo *et al.*, (2008) estimaron una longitud de manto asintótica de 877.5 mm de LM y 792.1 mm de LM para hembras y machos respectivamente, en la costa oeste de Baja California, México. Markaida *et al.* (2004) estimaron una tasa de crecimiento diario de 2.65 mm d⁻¹ para machos de entre 230 y 250 días y una tasa de 2.44 mm d⁻¹ para hembras de entre 210 y 230 días; ellos supusieron que la tasa de crecimiento diario decreció para ambos sexos, principalmente en los individuos más viejos. Comparativamente, en este trabajo se estimó una edad más temprana de inflexión en el crecimiento.

Con base en artículos publicados respecto al crecimiento de *D. gigas*, aquí se observó que aunque se reporta que las hembras alcanzan longitudes más grandes que los machos, el patrón de crecimiento es el mismo, lo que indica que crecen a tasas de crecimiento similares. Markaida *et al.* (2004) y Mejía-Rebollo *et al.* (2008) describieron una curva de tipo asintótico para hembras y machos de *D.*

gigas lo que conduce a suponer que la separación por sexos no cambió la curva ajustada. Del mismo modo, Chen *et al.* (2013) utilizaron una selección de modelo y ajustaron una curva no asintótica (lineal) para machos y hembras encontrados en las afueras de Costa Rica. Ellos no reportaron diferencias en el patrón de crecimiento por sexos. Un resultado similar fue encontrado en nuestro estudio y el mismo modelo describió los patrones de crecimiento para hembras, machos y ambos sexos.

En el presente estudio se reconoce que hay menor cantidad de puntos de datos en la primera parte de la curva para individuos que miden de 100 a 300 mm de LM (estadios de juveniles y reclutas); sin embargo, de acuerdo con la biología reproductiva de las hembras del calamar gigante, observamos que la edad de la inflexión en el crecimiento ($\tau^* = 167.51$ días, CI = 147.00 a 192.29 días) y talla a la edad de inflexión en el crecimiento ($L^* = 312.84$ mm de LM, CI = 306.18 a 322.11 mm de LM) son coincidentes para las hembras maduras reportadas por Markaida *et al.* (2004) quienes identificaron un grupo de hembras que maduró tempranamente a los 184 días y 323 mm de LM. Mejía-Rebollo *et al.* (2008) reportaron hembras maduras y madurando de 260 a 400 mm LM y de 105 a 205 días de edad respectivamente. Para machos, las estimaciones de edad de inflexión en el crecimiento ($\tau^* = 158.98$ días, CI = 133.25 a 191.01 días) y talla a la edad de inflexión en el crecimiento ($L^* = 292.86$ mm de LM, CI = 284.74 a 308.90 mm de LM) fueron consistentes con aquellos de Markaida *et al.* (2004) quienes observaron machos maduros de 196 días a los 314 mm de LM. En contraste, calamares más grandes fueron reportados por Díaz-Urbe *et al.* (2006) quienes encontraron machos maduros de 370 mm de LM y Quiñonez-Velázquez *et al.* (2013) reportaron machos maduros de 320 a 420 mm de LM. *D. gigas* puede madurar desde 200 mm de LM en adelante (Hoving *et al.*, 2013). Esta longitud puede variar en el Golfo de California o la costa oeste de la Península de Baja California. Los datos de esta tesis demostraron que la máxima edad en machos fue de 409 días, mientras que en hembras fue de 450 días. Markaida *et al.* (2004)

reportaron que la longevidad en machos de *D. gigas* es menor ya que maduran antes que las hembras. Nigmatullin *et al.* (2001) clasificaron tres grupos de individuos para machos y hembras de acuerdo con la LM, en donde definieron tallas como pequeña, mediana y grande y no mencionan que las hembras fueran más grandes que los machos en los tres grupos. La longevidad de los tres grupos es ~1 año, aunque individuos de tamaño grande (> 750 mm de LM) pueden alcanzar una longevidad de 1.5 a 2 años.

Para los análisis de captura estructurada por edades se reportan estimaciones de cantidades biomasa y manejo soportados por datos que están organizados de manera mensual. Comparativamente, el procedimiento más comúnmente aplicado para llevar a cabo el manejo a corto plazo de la pesquería del calamar gigante está basado en modelos de depleción (Beddington *et al.*, 1990; Royer *et al.*, 2002). La ventaja del modelo CAGEAN-JS es que el manejo del stock del calamar gigante se realizó utilizando toda la información que se tenía disponible para la pesquería, incluyendo las diferentes flotas que operan en el área del Golfo de California, la edad y crecimiento, la captura y las tasas de captura (CPUE). Las estimaciones previas de biomasa estuvieron espacialmente limitadas a regiones específicas tales como puntos pesqueros a las afueras de Guaymas, Sonora o Santa Rosalía, Baja California Sur (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006; 2010).

Los cambios en la biomasa total y vulnerable fueron evidentes en tres ocasiones distintas: la primera fue mayo de 2001, momento en el que se identificó un evento de reclutamiento en la pesquería, estimando 9.8×10^6 individuos; la segunda recuperación de biomasa se estimó durante noviembre de 2001, este reclutamiento fue el más importante que se observó en la serie de tiempo y el número de reclutas fue de 91×10^6 individuos; el último reclutamiento se estimó durante abril de 2002 con un número de individuos de 43×10^6 . De acuerdo con Hernández-Herrera *et al.* (1998) y Morales-Bojórquez *et al.* (2012) el reclutamiento

del calamar gigante ha sido estimado en las afueras de Guaymas, Sonora durante mayo y junio cada año; de acuerdo con los autores, el reclutamiento rara vez anticipa su incorporación a la pesquería en abril (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006). Este reclutamiento en la zona ha sido estimado y corroborado utilizando varios métodos, incluyendo tasas de captura y estructura de longitud de manto (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001; Velázquez-Abunader *et al.*, 2012). Sin embargo, el reclutamiento de noviembre no ha sido previamente reportado, este fue observado en las afueras de Santa Rosalía, Baja California Sur y fue el más abundante en la serie de tiempo. Los dos picos de reclutamiento observados en 2001 en ambas costas de la porción central del Golfo de California denotaron la presencia de dos cohortes en este año. Velázquez-Abunader *et al.* (2012), analizaron los cambios en el número de cohortes con base en las distribuciones de frecuencia de la longitud de manto, en donde entraron dos cohortes en la población del calamar gigante durante 2001 y de 2000 a 2009 la presencia de dos cohortes fue común en el Golfo de California, solamente una cohorte fue observada durante 2000 y 2006, mientras que tres cohortes se observaron en 2003.

En las pesquerías marinas, el reclutamiento usualmente se refiere a la primera edad a la cual los individuos son objetivo de captura (Hilborn y Walters, 1992; Quinn y Deriso, 1999; Haddon, 2001). Boyle y Rodhouse (2005) definieron el reclutamiento como el número de individuos que alcanzan un estadio determinado del ciclo de vida (e.g., metamorfosis, asentamiento, inclusión a la pesquería). Distintas medidas de reclutamiento son válidas y su selección a menudo depende de la facilidad de su medición. En esta tesis, el reclutamiento fue supuesto para individuos de 5 meses de edad, esta clase de edad fue solamente observada durante mayo y junio de 2001, noviembre de 2001 y de abril a septiembre de 2002, en este último periodo el pico de abundancia fue en el mes de abril y después decreció en número de individuos lo que restó del año. La influencia de esta clase de edad fue relevante para el entendimiento de los

cambios en biomasa del calamar gigante. Si los periodos de mayo a octubre de 2001 y de noviembre de 2001 a abril de 2002 son comparados, entonces se observa una diferencia notable en la composición de edades de la población. Para el periodo de mayo a octubre de 2001 se capturaron las clases de edad de 5 a 15 meses, sin embargo, las clases de edad de 5 y de 10 a 15 meses fueron observadas en el periodo de noviembre de 2001 a abril de 2002, en este lapso la pesquería tuvo individuos viejos con abundancia baja, los reclutas de 5 meses se capturaron representando una sola cohorte abundante, mientras que las clases de mayor edad desaparecieron de la pesquería en marzo de 2002. Velázquez-Abunader *et al.* (2012) reportaron la presencia de dos cohortes en el Golfo de California durante 2002, la primera con una longitud de manto de 49.5 cm de LM y la segunda con 69.9 cm de LM. Las variaciones interanuales en el reclutamiento han sido también observadas en poblaciones de calamar tales como *Illex argentinus*, *Doryteuthis gahi* y *D. pealeii* (Brodziak *et al.*, 1993; Agnew *et al.*, 1998; Beddington *et al.*, 1990). Para *D. gigas* del Golfo de California (aunque se pueden observar dos o más cohortes), la abundancia del reclutamiento es importante para definir la intensidad de explotación y tasas de mortalidad por pesca incluso si el reclutamiento es fuerte, la explotación y el manejo de la pesquería pueden ser implementados suponiendo un modelo compuesto por una sola cohorte (Hernández-Herrera *et al.*, 1998).

La flota del calamar gigante es parte de la flota pesquera de arrastre de camarón en el Golfo de California; durante los meses de verano comienza la temporada de captura de camarón y en consecuencia el esfuerzo pesquero se aplica a la misma (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001; 2013). Este cambio en las especies objetivo causa variación en la mortalidad por pesca a través del tiempo para el calamar gigante; en la presente investigación se estimaron valores bajos de mortalidad por pesca ($F < 0.1$) durante el verano de 2001 y 2002, ya que el calamar gigante es capturado principalmente durante otoño y primavera en el Golfo de California (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001). Este decaimiento en la

mortalidad por pesca no necesariamente significa un bajo nivel de biomasa, por ejemplo durante el verano de 2002 la biomasa total mensual superó 35,000 t. Estos valores relativamente constantes de biomasa total pueden ser atribuidos a los reclutamientos observados en noviembre de 2001 y de abril a septiembre de 2002. En contraste, el reclutamiento de mayo de 2001 no pudo mantener niveles constantes de biomasa y de esta manera, tuvo un declive de 45,347 a 19,704 t (octubre de 2001) durante este decaimiento la mortalidad por pesca cambió de $F = 0.178$ (mayo de 2001) a $F = 0.091$ (septiembre de 2001) incrementando a $F = 0.239$ (octubre de 2001). El rango de los niveles de reclutamiento estimado para *D. gigas* muestra cómo reacciona la pesquería ante la variabilidad en el reclutamiento.

Mediante el análisis de captura estructurado por tallas, específicamente a través del uso del modelo CASA (Sullivan *et al.*, 1990), fue posible estimar los diferentes parámetros poblacionales del calamar gigante del Golfo de California. Se pudo observar variación en la abundancia por clase de talla, observando entre 366,000 y 638,000 individuos entre las diferentes temporadas de pesca analizadas. La variabilidad observada puede ser explicada por la variación en los eventos de reclutamiento; Nevárez-Martínez *et al.* (2010), encontraron un decremento importante en el reclutamiento para los periodos de 2004-2005, lo cual es coincidente con el periodo de menor abundancia observado en nuestro análisis. Por otro lado los autores estimaron altos valores de reclutamiento para la temporada 2002-2003, que fue cuando se observó un mayor número de individuos en las capturas. La composición por tallas de la captura también mostró variación a través de los periodos estudiados, aunque principalmente se observó que durante 2002-2003, 2004-2005, 2005-2006 y 2007-2008, la captura estuvo dominada por individuos entre 60 y 80 mm de LM; esto pudiera ser explicado por la variabilidad en el crecimiento individual de la especie (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006). Debido a que el modelo CASA incorpora una función de crecimiento

estocástica, esta variabilidad existente es tomada en cuenta y por lo tanto se obtienen estimaciones más precisas de los diferentes parámetros poblacionales.

La presencia de múltiples cohortes presentes en la población de calamar gigante ha sido reportada para la parte central del Golfo de California. Morales-Bojórquez *et al.* (2001), identificó mediante el análisis de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) tres cohortes para el periodo de pesca de 1995-1996 en Guaymas, Sonora. Velázquez-Abunader *et al.* (2010), encontró la presencia de tres cohortes para el periodo comprendido entre 1997 y 2008; por otro lado Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez (2002) y Morales-Bojórquez *et al.* (2008), concluyeron que la población de calamar gigante estaba compuesta por múltiples cohortes. Velázquez-Abunader *et al.* (2012), encontraron entre 1 y 3 cohortes durante el periodo entre 2000 y 2009. En nuestro estudio durante 2003-2004 y 2006-2007 fue evidente la presencia de dos y tres clases de talla en la composición de las capturas, esto puede ser explicado por estas diferencias en el número de cohortes. Sin embargo, se reconoce que para las 6 temporadas de pesca analizadas fue más común la presencia de una sola cohorte. Hernández-Herrera *et al.* (1998) encontraron con base en la distribución de frecuencia de tallas del periodo de noviembre de 1995 a noviembre de 1996, que la captura de calamar gigante desembarcada en el puerto de Guaymas, Sonora, se obtuvo por la explotación de una sola cohorte y estimaron que ésta se reclutó a los seis meses de edad; los autores mencionan que esta cohorte que se presenta en mayo es la que soporta la pesquería para toda la temporada.

Mediante el uso del modelo CASA fue posible hacer estimaciones del reclutamiento del calamar gigante y de la tasa de explotación; metodológicamente este enfoque fue adecuado para hacer una reconstrucción de las capturas de la especie y por lo tanto podría ser adecuado para el manejo del recurso.

En el presente estudio se analizaron metodologías ampliamente utilizadas en el manejo pesquero de otros recursos pesqueros y se propusieron para su uso en los datos existentes de la pesquería de calamar gigante del Golfo de California y que arrojan estimaciones poblacionales tales como, sobrevivencia, reclutamiento, crecimiento tamaño poblacional y estimaciones de cantidades de manejo como biomasa total, biomasa vulnerable, mortalidad por pesca, tasa de explotación. Ambos procedimientos, el método estructurado por edades (CAGEAN) y el estructurado por tallas (CASA), fueron adecuados y se ajustaron de manera robusta a los datos del calamar gigante, para las temporadas analizadas. El elegir el mejor método para la correcta evaluación del recurso es una tarea que debe analizarse tomando en cuenta la cantidad y la calidad de información que se tenga disponible, ya que esta será la que alimentará los modelos y por lo tanto de esta dependerá que las estimaciones sean lo más robustas posibles.

9. CONCLUSIONES

D. gigas del Golfo de California exhibe un patrón de crecimiento asintótico descrito por el modelo general de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$).

El modelo general de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$), fue útil para describir el todo el ciclo ontogenético del calamar, el cual incluyó organismos de 1 a 450 días de edad (paralarvas, juveniles, reclutas y adultos reproductores).

Se identificó que el modelo general de Schnute ($\rho \neq 0$, $\eta \neq 0$), es más eficiente en ambos sexos, ya que fue más flexible en estimar múltiples parámetros tales como la edad de inflexión en el crecimiento (162 días), talla a la edad de inflexión de crecimiento (299.5 mm LM) y un límite asintótico (859 mm LM). Los grupos de datos (estadios tempranos y adultos) fueron útiles para analizar de manera integral el patrón de crecimiento de la especie.

El análisis de datos estructurado por edades reveló un evento de reclutamiento durante noviembre, correspondiente a más de 90 millones de individuos no vulnerables en la pesquería ($F=0.002$); este reclutamiento era previamente desconocido.

El modelo CAGEAN-JS fue capaz de estimar la variabilidad mensual de la biomasa total y vulnerable, picos de reclutamiento, cambios en la mortalidad por pesca y cambios en la supervivencia a lo largo de una serie de tiempo.

A partir del modelo CAGEAN-JS fue posible detectar variación en la mortalidad por pesca, encontrando bajos valores durante los meses de verano, principalmente durante los meses en los que la flota se enfoca en la captura de camarón; aunque durante el mismo periodo se detectaron niveles altos de biomasa debido al ingreso constante de nuevos reclutas.

El modelo CASA fue capaz de identificar la variabilidad en los picos de abundancia de la población del calamar gigante del Golfo de California, asociados probablemente a la presencia de entre una y tres cohortes, aunque se reconoce que fue más común la presencia de una sola cohorte en el periodo analizado.

El modelo CASA permitió observar una alta variabilidad en el número de reclutas que se incorporaron a la pesquería del Golfo de California durante las temporadas analizadas.

A partir del análisis de la captura estructurada por tallas, fue posible detectar cambios en la tasa de explotación a través del tiempo y a lo largo de las diferentes clases de tallas; siendo el intervalo de 65 a 75 mm de LM, la clase de talla con mayor presión de pesca.

10. LITERATURA CITADA

- Alarcón-Muñoz, R., L. Cubillos, C. Gatica. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 48:157–166.
- Agnew, D.J., R. Baranowski, J.R. Beddington, S. des Clers, C.P. Nolan. 1998. Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands. Fish. Res. 35:155–169.
- Aguirre-Villaseñor, H., F. Amezcua, J. Madrid-Vera, C. Soto. 2008. Length–weight relationship for 21 species from coastal lagoon in the southwestern Gulf of California. J. Appl. Ichthyol. 24:91–92.
- Alp, A., C. Kara, F. Ückardes, J. Carol, E. García-Berthou. 2011. Age and growth of the European catfish (*Silurus glanis*) in a Turkish Reservoir and comparison with introduced populations. Rev. Fish. Biol. Fish. 21:283–294.
- Araya, M. y L.A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. Environ. Biol. Fish. 77:293–300.
- Argüelles, J., P.G. Rodhouse, P. Villegas, G. Castillo. 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. Fish. Res. 54:51–61.
- Arkhipkin, A.I. 1991. Methods for cephalopod age and growth studies with emphasis on statolith ageing techniques. En: Jereb, P., S. Ragonese, S.V. Boletzky (Eds.). Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9–14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e

del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 11–17.

Arkhipkin, A.I. 1996. Age and growth of the squid *Abraliopsis pfefferi* (Oegopsida: Enopteuthidae) from the Central-East Atlantic based on statolith microstructure. *Sci. Mar.* 60(2-3):325–330.

Arkhipkin, A.I., V.A. Bizikov, V.V. Krylov, K.N. Nesis. 1996. Distribution, stock structure and growth of the squid *Berryteuthis magister* Berry, 1913 (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the Western Bering Sea. *Fish. Bull.* 94:1–30.

Arkhipkin, A.I. y J.A. Pérez. 1998. Life-history reconstruction. En: Rodhouse, P.G., E.G. Dawe y R.K. O'Dor (Eds.). *Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability*. FAO Fish. Tech. Paper. 376:157–180.

Arkhipkin, A.I. y R. Roa-Ureta. 2005. Identification of ontogenic growth models for squid. *Mar. Freshwater Res.* 56:371–386.

Arkhipkin, A.I., V.V. Laptikhovskiy, Ch.M. Nigmatullin, A.V. Bespyatykh, S.A. Murzov. 1998. Growth, reproduction and feeding of the tropical squid *Ornithoteuthis antillarum* (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the central-east Atlantic. *Sci. Mar.* 62(3):273–288.

Barreto, R.R., R.P. Lessaa, F.H. Hazinb, F.M. Santana. 2011. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey, 1860) off the northeastern Brazilian Coast. *Fish. Res.* 110:170–176.

- Bazzino, G., C.A. Salinas-Zavala, U. Markaida. 2007. Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California. *Cienc. Mar.* 33(2):173–186.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:982–983.
- Beddington, J.R., A.A. Rosenberg, J.A. Crombie, G.P. Kirkwood. 1999. Stock assessment and the provision of management advice for the short fin squid fishery in Falkland Islands waters. *Fish. Res.* 8:351–365.
- Boyle, P.R. y P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods. Ecology and fisheries.* Blackwell Pub. First edition. Oxford. 452p.
- Brodziak, J.K.T. y A.A. Rosenberg. 1993. A method to assess squid fisheries in the Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 50:187–194.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach.* Springer. Second edition. New York, 488p.
- Butterworth, D.S., A.E. Punt, H.F. Geromont, H. Kato, T. Miyashita. 1996. An adapt approach to the analysis of catch-at-age information for Southern Hemisphere minke whales. *Reports of the International Whaling Commission.* 46:349–359.
- Butterworth, D.S., A.E. Punt, H.F. Geromont, H. Kato, Y. Fujise. 1999. Inferences on the dynamics of Southern Hemisphere minke whales from ADAPT analyses of catch-at-age information. *J. Cetacean Res. Manage.* 1(1):11–32.

- Caddy, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? En: Jereb, P., S. Ragonese, S.V. Boletzky (Eds.). Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 53–66.
- Cailliet, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet, K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fish.* 77:211–228.
- Campana, S.E., M.C. Annand, J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124:131–138.
- Ceriola, L. y G.D. Jackson. 2010. Growth, hatch size and maturation in a southern population of the loliginid squid *Loliolus noctiluca*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 90(4): 755–767.
- Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1208–1210.
- Chen, X., H. Lu, B. Liu, Y. Chen. 2011. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 91(1):229–235.
- Chen, X., J. Li, B. Liu, Y. Chen. 2013. Age, growth and population structure of Jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 93(2):567–573

- Cosgrove, J.A. 2005. The first specimens of Humboldt squid in British Columbia. PICES Press. 13 (2):30–31.
- Cruz-Vásquez, R., G. Rodríguez-Domínguez, E. Alcántara-Razo, E.A. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes geoduck *Panopea globosa* from the central Gulf of California using a multimodel Approach. J. Shellfish Res. 31(3):725–732.
- Dawe, E.G. y Y. Natsukari. 1991. Light microscopy. En Jereb, P., S. Ragonese, S.V. Boletzky (Eds.). Squid age determination using statoliths. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 83–95.
- Dawe, E.G., R.K. O'Dor, P.H. Odense y G.V. Hurley. 1985. Validation and application of an ageing technique for short-finned squid (*Illex illecebrosus*). J. Northw. Atl. Fish. Sci. 6:107–116.
- Deriso, R.B., T.J. Quinn II, P.R. Neal. 1985. Catch-age analysis with auxiliary information. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42:815–821.
- Díaz-Uribe, JG, A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, S. Martínez-Aguilar, C. Suárez, A. Hernández. 2006. Histological validation of the gonadal maturation stages of female jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. Cienc. Mar. 32:23–31.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, A. Solis, F. García, G. González, J. Ortiz, P. Ulloa. 1982a. Crecimiento del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. Cienc. Pesq. 3:33–40.

- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, G. González, P. Ulloa, F. García, J. Ortiz y A. Solís. 1982b. Descripción de la pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas* durante 1980 en el Golfo de California. Flota y poder de pesca. Cienc. Pesq. 3:41–60.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, F. García, G. González, J.M. López, J. Ortiz, A. Solís. 1983a. Summary of the fishery and biology of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. Mem. Nat. Mus. Victoria. 44:305–311.
- Ehrhardt, N.M., P. S. Jacquemin, F. García, G. González, J.M. López, J. Ortiz, A. Solís. 1983b. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. En Caddy, J.F. (Ed.). Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Pap. 231:306–339.
- Ehrhardt, N.M., A. Solís, P.S. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, G. González, F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. Cienc. Pesq. 5:63–76.
- Esmaeili, H.R y M. Ebrahimi. 2006. Length–weight relationships of some freshwater fishes of Iran. J. Appl. Ichthyol. 22:328–329.
- Field, J.C., K. Baltz, A.J. Phillips, W.A. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 48:131–146.
- Filauri, V.N. 2005. Patrón de crecimiento y estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) en la región central del Golfo de California. Tesis de Maestría. UNAM. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Mazatlán, Sin., México. 59p.

- Flores, L., B. Ernst, A. Parma. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Mar. Biol.* 157 (5):967–977.
- Forsythe, J.W. 2004. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Mar. Freshwater Res.* 55: 331–339.
- Forsythe, J.W. y W.F. Van Heukelem. 1987. Growth. En: Boyle, P.R. (Ed.). *Cephalopod life cycles. Vol. II. Comparative reviews.* Academic Press, London. 135–156.
- Fournier, D. y C.P. Archibald. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1195–1203.
- Gilly, W.F., U. Markaida, C.H. Baxter, B.A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robison, G. Bazzino, C. Salinas-Zavala. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 324:1–17.
- Gisbert, E. 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. *J. Fish. Biol.* 54:852–862.
- Grist, E.P.M. y G.D. Jackson. 2004. Energy balance as a determinant of two-phase growth in cephalopods. *Mar. Freshwater Res.* 55:395–401.
- Grueber, C.E., S. Nakagawa, R.J. Laws, I.G. Jamieson. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* 24:699–711.

- Gwinn, D.C., M.S. Allen, M.W. Rogers. 2010. Evaluation of procedures to reduce bias in fish growth parameter estimate resulting from size-selective sampling. *Fish. Res.* 105:75–79.
- Haddon, M. 2001. *Modeling and quantitative methods in fisheries*. Chapman-Hall. First edition. Florida, 406p.
- Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez, M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez, G.I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 39:212–218.
- Hilborn, R. y C. Walters. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman-Hall. First edition. New York, 570p.
- Hilborn, R. y M. Mangel. 1997. *The Ecological Detective: confronting models with data*. Princeton University Press, First edition. Princeton, 315p.
- Hoving, H, W.F. Gilly, U. Markaida, K.J. Benoit-Bird, Z.W. Brown, P. Daniel, J.C. Field, L. Parassenti, B. Liu, B. Campos. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. *Glob. Change Biol.* 19:2089–2103.
- Jackson, G.D., R.A. Alford, J.H. Choat. 2000. Can length frequency analysis be used to determine squid growth? – An assessment of ELEFAN. *ICES J. Mar. Sci.* 57:948–954.
- Jackson, G.D. 2004. Cephalopod growth: historical context and future directions. *Mar. Freshwater Res.* 55:327–329.

- Jacobson, L.D., N.C.H. Lo, J.T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. 92:711–724.
- Johnson, J.B. y K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends Ecol. Evol. 16:700–706.
- Karkach, A.S. 2006. Trajectories and models of individual growth. Demographic Res. 15(12):347-400.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fish. Res. 81:229–235.
- Katsanevakis, S., M. Thessalou-Legaki, C. Karlou-Riga, E. Lefkaditou, E. Dimitriou, G. Verriopoulos. 2007. Information-theory approach to allometric growth of marine organisms. Mar. Biol. 151(3):949–959.
- Katsanevakis, S. y D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to *a priori* using von Bertalanffy equation. Fish. Fish. 9:178–187.
- Kwang-Ming, L., L. Mei-Ling, J. Shoou-Jeng, C. Yung-Chou. 2009. Age and growth estimates of the sharptail mola, *Masturus lanceolatus*, in waters of eastern Taiwan. Fish. Res. 95:154–160.
- Legault, C.M. y V.R. Restrepo. 1998. A flexible forward age structured assessment program. ICCAT working document. SCRS 98/58. 15p.
- Lipinski, M. 2002. Growth of cephalopods: Conceptual model. Abh. Geol. B. 57:133–138.

- Magnusson, A., A.E. Punt, R. Hilborn. 2013. Measuring uncertainty in fisheries stock assessment: the delta method, bootstrap, and MCMC. *Fish Fish.*14:325–342.
- Markaida, U. 2006. Population structure of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-1998 El Niño event. *Fish. Res.* 79(1-2):16–27.
- Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California. *Fish. Res.* 54(1):63–82.
- Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 83:507–522.
- Markaida, U., C. Quiñonez-Velázquez, O. Sosa-Nishizaki. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 66:31–47.
- Markaida, U., J.C. Rosenthal, W.F. Gilly. 2005 Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Bull.* 103:219–226.
- Martínez-Aguilar, S., E. Morales-Bojórquez, J.G. Díaz-Urbe, M.C. Suárez-Higuera, A. Hernández-Herrera. 2004. La pesquería del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California. Recomendaciones de investigación y tácticas de regulación. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, Instituto Nacional de la Pesca, Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 70p.

- McAllister, M.K., S.L. Hill, D.J. Agnew, G.P. Kirkwood, J.R. Beddington. 2004. A Bayesian hierarchical formulation of the De Lury stock assessment model for abundance estimation of Falkland Islands' squid. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61:1048–1059.
- Megrey, B.A. 1989. Review and comparison of age-structured stock assessment models from theoretical and applied points of view. *Am. Fish. Soc. Symp.* 6:8–48.
- Mejía-Rebollo, A., C.A. Salinas-Zavala, C. Quiñonez-Velázquez, U. Markaida. 2008. Age, growth and maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) off the western coast of the Baja California Peninsula. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 49:256–262.
- Mercier, L., J. Panfili, C. Paillon, A. N'diaye, D. Mouillot, A.M. Darnaude. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 92:534–545.
- Miyahara, K., T. Ota, T. Goto, S. Gorie. 2006. Age, growth and hatching season of the diamond squid *Thysanoteuthis rhombus* estimated from statolith analysis and catch data in the western Sea of Japan. *Fish. Res.* 80:211–220.
- Montgomery, S.S., C.T. Walsh, M. Haddon, C.L. Kesby, D.D. Johnson. 2010. Using length data in the Schnute Model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Mar. Freshwater. Res.* 61:1435–1445.
- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.O. Nevárez-Martínez, A.J. Díaz de León-Corral, G.I. Rivera-Parra, A. Ramos-Montiel. 1997. Abundancia

- poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en las costas de Sonora, México. *Oceánides*. 12(2):89–95.
- Morales-Bojórquez, E., M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez, A. Hernández-Herrera. 2001a. Review of the stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, México. *Fish. Res.* 54(1):83–94.
- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.O. Nevárez-Martínez, M.A. Cisneros-Mata, F. Guerrero. 2001b. Population size and exploitation of giant squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California México. *Sci. Mar.* 65(1):75–80.
- Morales-Bojórquez, E., S. Martínez-Aguilar, F. Arreguín-Sánchez, M.O. Nevárez-Martínez. 2001c. Estimations of catchability-at-length for the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 42:167–171.
- Morales-Bojórquez, E. y M.O. Nevárez-Martínez. 2002. Stochastic estimation of the catchability and recruitment of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) from the Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 28(2):193–204.
- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez. 2008. Improving estimates of recruitment and catchability of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *J. Shellfish Res.* 27:1233–1237.
- Morales-Bojórquez, E. y M.O. Nevárez-Martínez. 2010. Catch-at-size analysis for *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 106:214–221.

- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.O. Nevárez-Martínez, J.G. Díaz-Uribe. 2012. Population size of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico, based on mark-recapture data. *Aquat. Biol.* 15:27–34.
- Morales-Bojórquez, E., J. López-Martínez, L.F.J. Belendez-Moreno. 2013. Estimating biomass, recruitment, and harvest rate for Pacific yellowleg shrimp *Farfantepenaeus californiensis* from size-based model. *J. Shellfish Res.* 32(3):815–823.
- Morales-Nin, B. 1992. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. *FAO Doc. Tec. Pesca.* 322: 58p.
- Nakamura, Y. y Y. Sakurai. 1991. Validation of daily growth increments in statolith of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. *Nippon Suisan Gakk.* 57(11):2007–2011.
- Nesis, K.N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. *Oceanology.* 10:108–118.
- Nesis, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. En: Boyle, P.R. (Ed.). *Cephalopod Life Cycles. Vol. I. Species Accounts.* Academic Press, London. 215-231.
- Neter, J., M.H. Kutner, J. Nachtschien, W. Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models.* McGraw-Hill/Irwin, first edition. Chicago. 1396p.
- Nevárez-Martínez, M.O., A. Hernández-Herrera, E. Morales-Bojórquez, A. Balmori-Ramírez, M.A. Cisneros-Mata, R. Morales-Azpeitia. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 49:129–140.

- Nevárez-Martínez, M.O., F. Méndez-Tenorio, C. Cervantes, J. López-Martínez, M. Anguiano-Carrasco. 2006. Growth, mortality, recruitment, and yield of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Guaymas, México. *Fish. Res.* 79: 38-47.
- Nevárez-Martínez, M. O., E. Morales-Bojórquez, C. Cervantes-Valle, J. P. Santos-Molina, J. López-Martínez. 2010. Population dynamics of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the 2002–2008 fishing seasons off Guaymas, Mexico. *Fish. Res.* 106:132–140.
- Nigmatullin, Ch.M., K.N. Nesis, A.I. Arkhipkin. 2001. Biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.* 54:9–19.
- Osse, J.W.M. 1990. Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Neth. J. Zool.* 40:362–385.
- Pardo, S.A., A.B. Cooper, N.K. Dulvy. 2013. Avoiding fishy growth curves. *Methods Ecol. Evol.* 4(4):353–360.
- Pecl, G.T. 2004. The in situ relationships between season of hatching, growth and condition in the southern calamari *Sepioteuthis australis*. *Mar. Freshwater Res.* 55:429–438.
- Pope, J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Research Bulletin of the International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries.* 9:65–74.
- Quinn, T.J. II, R. Deriso. 1999. *Quantitative fish dynamics*. University Press, Oxford, first edition. New York, 560p.

- Rodhouse, P.G. y E.M.C. Hatfield. 1990. Age determination in squid using statolith growth increments. *Fish. Res.* 8:323–334.
- Quiñonez-Velázquez, C., M.O. Nevárez-Martínez, M.G. Gluyas-Millán. 2000. Growth and hatching dates of juvenile pacific sardine *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California. *Fish. Res.* 48:99–106.
- Quiñonez-Velázquez, C., A. Hernández-Herrera, I. Velázquez-Abunader, N. Filauri-Valencia. 2013. Maturation, age, and growth estimation of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central region of the Gulf of California. *J. Shellfish Res.* 32(2):351–359.
- Rodríguez-Domínguez, G., S.G. Castillo-Vargasmachuca, R. Pérez-González, A. Aragón- Noriega. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the Brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. *Crustaceana.* 85(1):55–69.
- Roel, B.A. y D.S. Butterworth. 2000. Assessment of the South African chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii*. Is disturbance of aggregation by the recent jig fishery having a negative impact on recruitment? *Fish. Res.* 48:213–228.
- Rogers-Bennett, L., D.W. Rogers, S.A. Schultz. 2007. Modeling growth and mortality of red abalone (*Haliotis rufescens*) in northern California. *J. Shellfish. Res.* 26 (3): 719–727.
- Rosas-Luis, R., C.A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. Del Monte Luna, V. Morales-Zarate-2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol. Model.* 218:149– 161.

- Rosenberg, A.A., G.P. Kirkwood, J.A. Crombie, J.R. Beddington. 1990. The assessment of stocks of annual squid species. *Fish. Res.* 8:335–350.
- Royer, J., P. Périès, J.P. Robin. 2002. Stock assessments of English Channel loliginid squids: updated depletion method and new analytical methods. *ICES Journal of Marine Science.* 59:445 – 457.
- SAGARPA. 2014. Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2014. CONAPESCA, México. 313p.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:1128–1140.
- Schwarz, R. y J.A. Alvarez-Perez. 2010. Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fish. Res.* 106:177–184.
- Shelton, A.O., D.A. Woodby, K. Hebert, J.D. Witman. 2006. Evaluating age determination and spatial patterns of growth in red sea urchins in Southeast Alaska. *Trans. Am. Fish. Soc.* 135(6):1670–1680.
- Sparre, P., E. Ursin, S.C. Venema. 1989. Introduction to tropical Fish stock assessment. Part 1. Manual. *FAO Fish. Tech. Pap.* 306.1, 337p.
- Sullivan, P.J., H.L. Lai, V.F. Gallucci. 1990. A catch-at-length analysis that incorporates a stochastic model of growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:184–198.
- Tanaka, M. 1982. A new growth curve which expresses infinitive increase. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab.* 6(2):167–177.

- Velázquez-Abunader, J.I., A. Hernández-Herrera, S. Martínez-Aguilar, J.G. Díaz-Uribe, E. Morales-Bojórquez. 2012. Interannual variability in mantle length structure, recruitment, and sex ratio of jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the central Gulf of California, Mexico. *J. Shellfish Res.* 31(1):125–134.
- Wang Y., Q. Liu. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stock–recruitment relationships. *Fish. Res.* 77:220–225.
- Wing, B.L. 2006. Unusual invertebrates and fish observed in the Gulf of Alaska, 2004–2005. *PICES Press.* 14(2):26–28.
- Yatsu, A. 2000. Age estimation of four oceanic squids, *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, and *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) based on statolith microstructure. *JARQ.* 34(1):75–80.
- Yatsu, A., S. Midorikawa, T. Shimada, Y. Uozumi. 1997. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean. *Fish. Res.* 29:257–270.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, first edition. New Jersey, 960p.
- Zeidberg, L.D., B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *PNAS.* 104(31):12948–12950.
- Zepeda-Benitez, V.Y. 2011. Edad y crecimiento en estadios tempranos de desarrollo de calamar gigante *Dosidicus gigas* en la parte central del Golfo de

California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, B.C.S. México. 61p.

Zepeda-Benitez, V.Y., E. Morales-Bojórquez, J. López-Martínez, A. Hernández-Herrera. 2014a. Growth model selection for the jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California, Mexico. *Aquat. Biol.* 21:231–247.

Zepeda-Benitez, V.Y., E. Morales-Bojórquez, C. Quiñonez-Velázquez, C.A. Salinas-Zavala. 2014b. Age and growth modelling for early stages of the jumbo squid *Dosidicus gigas* using multi-model inference. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 55:197–204.

11. ANEXOS

ANEXO I. Parámetros e intervalos de confianza estimados mediante simulaciones de Monte Carlo para diferentes modelos de crecimiento ajustados a hembras de *D. gigas*.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	E.E.	C.V.	Sesgo	%Sesgo	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	ρ	0.008	0.008	3.3E-04	0.039	5.500E-04	6.490	0.008	0.009
	η	0.143	0.114	0.016	0.142	-0.028	-24.572	0.082	0.145
	λ_1	3.349	3.462	0.056	0.016	0.113	3.264	3.350	3.574
	λ_2	830.933	825.968	11.977	0.015	-4.965	-0.601	800.802	847.147
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	ρ	0.011	0.011	1.3E-04	0.013	-1.5E-05	-0.142	0.010	0.011
	λ_1	3.906	3.933	0.085	0.022	0.027	0.697	3.767	4.092
	λ_2	765.829	773.868	8.439	0.011	8.039	1.039	757.292	790.728
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Gompertz (L_∞)	L_∞	800.739	800.809	7.557	0.009	797.092	99.536	785.808	815.537
	κ	0.011	0.011	1.4E-04	0.013	-5.349	-50283.93	0.010	0.011
	μ	157.981	158.047	1.881	0.012	158.036	99.993	154.139	161.388
Potencial	α	0.200	1.605	0.261	0.163	1.404	87.523	1.177	2.198
	β	1.391	0.955	0.032	0.034	-0.436	-45.674	0.892	1.017
Potencial extendido	α	0.415	0.910	0.317	0.348	0.495	54.449	0.285	1.519
	β	1.273	1.104	0.068	0.061	-0.169	-15.278	1.018	1.338
	δ	3.051	1.552	1.423	0.917	-1.499	-96.546	-3.349	3.248
Persistencia	α	0.072	0.082	0.005	0.067	0.010	12.261	0.072	0.092
	β	1.585	1.559	0.013	0.009	-0.026	-1.688	1.535	1.587
	δ	-4.215	-4.049	0.286	-0.071	0.166	-4.104	-4.641	-3.523
Gompertz (L_0)	L_0	3.690	3.726	0.083	0.022	0.037	0.981	3.551	3.877
	κ	5.380	5.370	0.020	0.004	-0.010	-0.178	5.333	5.410
	μ	0.011	0.011	1.3E-04	0.013	-1.6E-05	-0.153	0.010	0.011

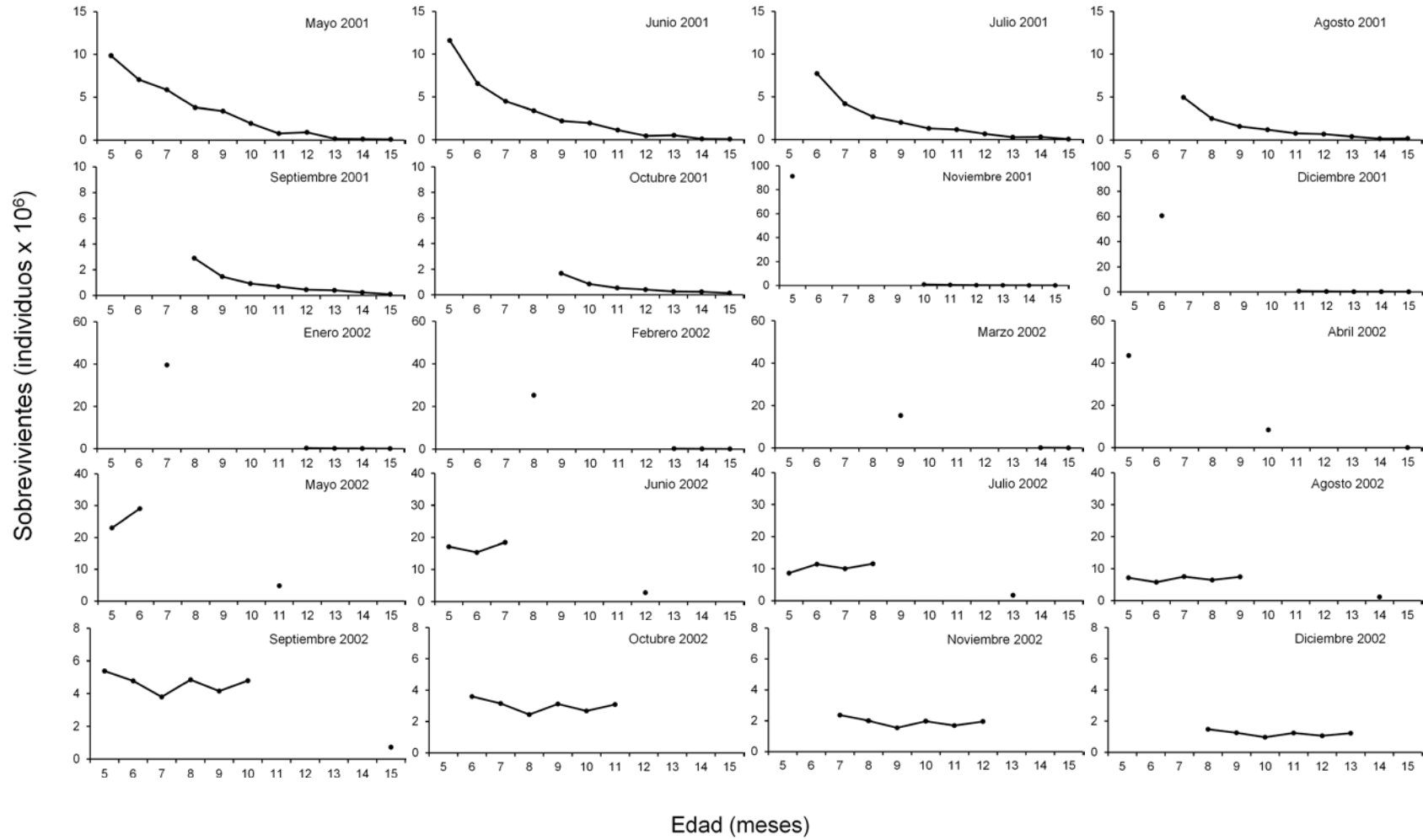
ANEXO II. Parámetros e intervalos de confianza estimados mediante simulaciones de Monte Carlo para diferentes modelos de crecimiento ajustados a machos de *D. gigas*.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	E.E.	C.V.	Sesgo	%Sesgo	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	ρ	0.009	0.009	4.9E-04	0.053	6.7E-04	7.046	0.008	0.010
	η	0.111	0.076	0.023	0.299	-0.035	-45.929	0.031	0.118
	λ_1	3.378	3.535	0.065	0.018	0.157	4.435	3.398	3.660
	λ_2	776.016	754.265	13.337	0.018	-21.751	-2.884	730.270	780.678
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	ρ	0.011	0.011	1.5E-04	0.013	-1.1E-04	-0.984	0.011	0.011
	λ_1	3.703	3.782	0.080	0.021	0.079	2.087	3.617	3.901
	λ_2	724.994	728.358	5.643	0.008	3.364	0.462	716.732	739.051
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Gompertz (L_∞)	L_∞	751.603	755.962	7.849	0.010	4.359	0.577	741.030	770.975
	κ	0.011	0.011	1.5E-04	0.014	-1.1E-04	-0.958	0.011	0.011
	μ	151.205	152.372	1.975	0.013	1.167	0.766	148.635	156.368
Potencial	α	0.214	1.635	0.283	0.173	1.421	86.923	1.167	2.262
	β	1.369	0.930	0.036	0.038	-0.439	-47.234	0.865	1.005
Potencial extendido	α	0.437	0.800	0.257	0.321	0.363	45.418	0.252	1.269
	β	1.253	1.109	0.068	0.062	-0.144	-13.008	1.040	1.384
	δ	2.982	1.015	1.548	1.525	-1.967	-193.729	-4.635	2.476
Persistencia	α	0.074	0.085	0.006	0.076	0.011	12.947	0.073	0.098
	β	1.575	1.547	0.015	0.010	-0.029	-1.849	1.518	1.578
	δ	-4.190	-4.012	0.313	-0.078	0.177	-4.419	-4.669	-3.454
Gompertz (L_0)	L_0	3.489	3.572	0.081	0.023	0.083	2.331	3.410	3.731
	κ	5.373	5.355	0.021	0.004	-0.018	-0.332	5.313	5.395
	μ	0.011	0.011	1.5E-04	0.014	-1.0E-04	-0.916	0.011	0.011

ANEXO III. Parámetros e intervalos de confianza estimados mediante simulaciones de Monte Carlo para diferentes modelos de crecimiento ajustados a machos y hembras de *D. gigas*.

Modelo	Parámetro	Valor	Promedio	E.E.	C.V.	Sesgo	%Sesgo	I.C. inferior	I.C. superior
Schnute ($\rho \neq 0, \eta \neq 0$)	ρ	0.008	0.009	2.6E-04	0.029	-2.5E-04	-2.791	0.008	0.009
	η	0.128	0.101	0.013	0.126	0.012	11.480	0.076	0.126
	λ_1	3.330	3.420	0.047	0.014	0.016	0.470	3.333	3.521
	λ_2	804.946	796.113	8.747	0.011	30.732	3.860	777.826	810.319
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Schnute ($\rho \neq 0, \eta = 0$)	ρ	0.011	0.011	1.0E-04	0.010	8.1E-05	0.756	0.011	0.011
	λ_1	3.934	3.908	0.069	0.018	-0.027	-0.679	3.782	4.051
	λ_2	756.299	753.229	3.753	0.005	-3.070	-0.408	745.792	760.340
	τ_1	1	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	450	-	-	-	-	-	-	-
Gompertz (L_∞)	L_∞	790.708	786.385	5.296	0.007	-4.323	-0.550	776.669	796.736
	κ	0.011	0.011	1.0E-04	0.010	8.0E-05	0.743	0.011	0.011
	μ	157.692	156.570	1.428	0.009	-1.122	-0.717	153.866	159.441
Potencial	α	0.195	1.465	0.212	0.145	1.270	86.665	1.136	1.965
	β	1.402	1.001	0.028	0.028	-0.401	-40.086	0.947	1.055
Potencial extendido	α	0.422	1.213	0.485	0.400	0.791	65.197	0.656	2.897
	β	1.277	1.079	0.060	0.056	-0.198	-18.331	0.956	1.188
	δ	3.250	3.141	1.357	0.432	-0.109	-3.473	0.940	6.219
Persistencia	α	0.075	0.085	0.005	0.055	0.009	10.863	0.076	0.094
	β	1.577	1.555	0.010	0.007	-0.022	-1.430	1.535	1.575
	δ	-4.139	-3.979	0.236	-0.059	0.160	-4.023	-4.472	-3.529
Gompertz (L_0)	L_0	3.717	3.693	0.064	0.017	-0.024	-0.648	3.572	3.823
	κ	5.360	5.362	0.015	0.003	0.002	0.031	5.331	5.391
	μ	0.011	0.011	9.9E-05	0.009	7.1E-05	0.661	0.011	0.011

ANEXO IV. Número de sobrevivientes de *D. gigas* por edad y mes estimados en el Golfo de California, México.



ANEXO V. Número total de individuos a lo largo de una serie de tiempo por clase de edad de *D. gigas*.

