



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

Programa de Estudios de Posgrado

ESTRUCTURA POBLACIONAL, MOVIMIENTOS  
HORIZONTALES Y MIGRACIONES VERTICALES DEL  
CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO DE  
CALIFORNIA Y EN EL OCEANO PACÍFICO FRENTE A  
LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

Presenta

Gastón A. Bazzino Ferreri

La Paz, Baja California Sur, Junio de 2008

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 19 del Mes de Mayo del 2008, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**“Estructura poblacional, movimientos horizontales y migraciones verticales del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California”**

Presentada por el alumno:

**Gastón Antonio Bazzino Ferreri**

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

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

LA COMISION REVISORA

  
Dr. César A. Salinas-Zavala

  
Dr. William F. Gilly

INSERTAR NOMBRE  
DIRECTOR DE TESIS

  
Dr. Sergio Hernández Vázquez

INSERTAR NOMBRE  
CO-TUTOR

  
Dr. Daniel Lluch-Cota

INSERTAR NOMBRE  
CO-TUTOR

  
Dr. Leonardo Huato Soberanis

INSERTAR NOMBRE  
CO-TUTOR

INSERTAR NOMBRE  
CO-TUTOR

  
DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

## **DEDICATORIA**

A toda mi familia por su apoyo incondicional, sin el cual no habría podido alcanzar este objetivo, y de forma muy especial a Violeta que me ha respaldado en todo momento a lo largo del Doctorado.

A esta maravillosa tierra, la Península de Baja California (México), que ha sido mi hogar durante los últimos años.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, y de forma muy especial quisiera agradecer públicamente al Dr. César A. Salinas Zavala por haberme orientado y apoyado, tanto en lo académico como en lo económico, a lo largo de todo el Doctorado. De la misma forma, agradezco sinceramente al Dr. Luis Felipe Beltrán Morales, quien me ayudó a consolidar los contactos para postular al Doctorado y me hizo sentir parte de su familia. Al Dr. William F. Gilly y al Dr. Unai Markaida por su orientación en el tema de las marcas satelitales y su aprobación para el usufructo de los datos. A los Drs. Sergio Hernández, Daniel Lluch Cota y Leonardo Huato por los aportes y sugerencias que enriquecieron esta Tesis.

A todos los compañeros del Grupo de Trabajo en Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) por el apoyo recibido de diversas formas a lo largo del Doctorado. En este contexto, me gustaría agradecer a: César, Susana, Arminda, Nestor, Raúl, Rigoberto, Jorge, Cony, Javier, y otros.

A la Secretaría de Relaciones Exteriores (SRE) de México por el otorgamiento de una beca durante una parte del Doctorado. También quisiera agradecer de forma muy especial a la Sra. Nancy Burnett por el apoyo económico brindado, sin el cual hubiera sido muy difícil cubrir los costos de manutención una vez finalizada la beca de la SRE. Además, quisiera agradecer el financiamiento parcial de esta Tesis a través de los proyectos: a) “Cadena productiva de la pesquería de calamar gigante - Segunda Etapa - Aseguramiento

de la materia prima y determinación de preferencias de consumo en México y en el mundo”. CIBNOR–CONAPESCA (México, 2004); b) “Estudio para incrementar el valor agregado del calamar gigante e infraestructura de comercialización”. CIBNOR–SAGARPA (México, 2005).

Al personal de la Dirección de Posgrado del CIBNOR por el apoyo económico y logístico para asistir a diferentes congresos y simposios durante la realización del Doctorado. También quisiera agradecer al personal de la Sala de Cómputos del Posgrado, Horacio y Manuel, por su buena disposición a colaborar.

A todos los amigos y compañeros del Doctorado y de la Maestría, quienes me recibieron con los brazos abiertos y siempre me impulsaron a concretar esta etapa.

## Resumen

El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) es considerado en la actualidad la especie de cefalópodo más importante en términos de captura a nivel mundial y posiblemente el depredador de tamaño mediano más abundante del Océano Pacífico oriental. Teniendo en cuenta estos antecedentes, y sumados a la reciente expansión observada en el área de distribución de esta especie, el objetivo general de la presente tesis consiste en analizar algunos aspectos poblacionales del calamar gigante en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California, los cuales podrían representar habilidades o ventajas para que esta especie pueda invadir y colonizar nuevas áreas. Por un lado, se detectó la existencia de una fuerte variabilidad interanual en la estructura poblacional de *D. gigas* en el área de Santa Rosalía (región central del Golfo de California) durante el período 1996-2004, la cual se vio reflejada en la composición de tallas y en la talla media de madurez sexual. Dicha variabilidad o plasticidad interanual parece estar relacionada no sólo con la ocurrencia de eventos El Niño o La Niña, sino también con la intensidad o magnitud de los mismos. Factores tales como los cambios en la disponibilidad de presas o en el hábitat reproductivo podrían contribuir con la plasticidad fenotípica observada en la población de calamar gigante dentro del Golfo de California. Por otro lado, se realizó la primera aplicación exitosa de marcas satelitales (PAT) en una especie de calamar, lo cual permitió describir y monitorear los movimientos horizontales, así como las migraciones verticales y las preferencias de hábitat (profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, presas) de *D. gigas* tanto en el Golfo de California (Octubre de 2004), así como en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California (Junio de 2005). De acuerdo a las posiciones de liberación de las marcas satelitales colocadas en ambas regiones, se hizo evidente la existencia de una considerable variabilidad en la dirección exacta de los desplazamientos horizontales. De hecho, los calamares fueron marcados en el mismo lugar y casi al mismo tiempo pero reflejaron posiciones finales muy diferentes entre sí. Las marcas satelitales colocadas dentro del Golfo de California confirmaron parcialmente el desplazamiento de *D. gigas* entre Santa Rosalía y Guaymas, el cual forma parte del circuito migratorio recíproco y estacional descrito entre ambas áreas de pesca. Sin embargo, también se observaron movimientos hacia la región sur del Golfo o incluso con dirección norte hacia la región de San Pedro Mártir. Lamentablemente, la duración de nuestros experimentos (liberación prematura de algunas marcas) no fue suficiente como para poder confirmar o rechazar la existencia de movimientos por fuera del Golfo de California hacia el Océano Pacífico o viceversa. A pesar de las diferencias obvias que existen entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, y entre las épocas del año en que se realizaron los experimentos de marcaje satelital, nuestros resultados reflejaron tendencias comunes así como una marcada flexibilidad en el comportamiento vertical y en la dieta de esta especie. Las migraciones verticales diarias de *D. gigas* reflejaron un patrón muy claro entre el día (aguas profundas, frías e hipóxicas) y la noche (aguas superficiales, más cálidas y bien oxigenadas), el cual fue consistente en ambas regiones aunque también se detectaron algunas diferencias en el patrón general. Por ejemplo, la distribución vertical diurna de *D. gigas* en el Océano Pacífico fue más somera (10-250 m) que la observada dentro del Golfo de California en donde los calamares se localizaron a profundidades > 200 m durante la mayor parte del día. Estas diferencias en la utilización vertical del hábitat parecen estar

directamente relacionadas con un mayor aprovechamiento de la plataforma continental en el Océano Pacífico y también con un cambio en los hábitos alimenticios del calamar gigante entre ambas regiones. En el Océano Pacífico se observó una clara preferencia por presas neríticas más abundantes en la región de la plataforma continental (langostilla, merluza y otras especies de peces), a diferencia de lo reportado para el Golfo de California en donde los peces mictófidios constituyen la presa principal. Estos resultados indican un alto grado de flexibilidad y adaptabilidad de acuerdo a las condiciones ambientales existentes en la región geográfica donde habitan. Además, se observó un solapamiento entre la distribución vertical de *D. gigas* y los movimientos verticales de sus presas principales, lo cual es consistente con la naturaleza oportunista de esta especie. Al parecer, este predador rastrea activamente una determinada franja de profundidad con gran abundancia de presas y luego aprovecha dicha zona. Nuestros resultados también reflejaron que *D. gigas* habita a profundidades hipóxicas de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) durante una gran parte del día, tanto en el Golfo de California, así como en el Océano Pacífico. En ambas regiones se observó un activo comportamiento de buceo con una alta frecuencia de inmersiones por debajo del límite superior de la ZMO, lo cual representa un desafío fisiológico para cualquier predador activo con una alta tasa metabólica como es el caso de *D. gigas*. De hecho, las marcas satelitales reflejaron una gran dinámica vertical del calamar gigante dentro de la ZMO, comparable con la existente en aguas superficiales bien oxigenadas. Esto sugiere que *D. gigas* posee adaptaciones fisiológicas (e.g. inhibición del metabolismo), que le permiten habitar y depredar bajo condiciones de hipoxia dentro de la ZMO, aprovechando el solapamiento existente con la capa de dispersión acústica, la cual presenta una alta riqueza y abundancia de presas. De esta forma, se hace evidente la existencia de una fuerte asociación entre el calamar *D. gigas* y la ZMO, independientemente de la región geográfica donde habita. Esta capacidad para alimentarse tanto en aguas superficiales así como dentro de la ZMO podría ser altamente ventajoso para un depredador de rápido crecimiento como *D. gigas*. Otros beneficios adicionales podrían incluir una reducción de la competencia y una mayor protección respecto a los depredadores que no toleran las condiciones de hipoxia, tales como los grandes peces pelágicos. Todas estas habilidades, en conjunto con la alta fecundidad y el corto ciclo de vida, le otorgan a *D. gigas* una gran ventaja para poder invadir y colonizar nuevas áreas.

**Palabras clave:** *Dosidicus gigas*, variabilidad en la estructura poblacional, marcaje satelital, desplazamientos horizontales, utilización vertical del hábitat, composición de la dieta, Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO), Golfo de California-Océano Pacífico.

## Abstract

The jumbo squid (*Dosidicus gigas*) is considered the most important cephalopod species in world catches and perhaps, the most abundant middle-size predator in the eastern Pacific Ocean. Over the last few years, this species exhibited a significant range expansion to the north. Given the commercial and ecological significance of this species, the general objective of this thesis is the analysis of some population features of jumbo squid in the Gulf of California and the Pacific Ocean off Baja California Peninsula, which may represent abilities or advantages to invade and colonize new areas. The first section of the results showed a strong interannual variability in the population structure of *D. gigas* from Santa Rosalia (central Gulf of California) during the period 1996-2004, which was reflected in the size composition and sexual maturity mean size. Such variability or plasticity seemed to be related with the occurrence and intensity of El Niño or La Niña events. Potentially changes in food availability or reproductive habitat may contribute with the phenotypic plasticity observed in jumbo squid population from the Gulf of California. On the other section of this thesis, we performed the first successful deployment of pop-up archival satellite tags (PAT) on a squid species, which allowed the description and monitoring of horizontal movements, vertical migrations and habitat preferences (depth, temperature, dissolved oxygen, preys) of *D. gigas* in the Gulf of California (October 2004) as well as in the Pacific Ocean off Baja California Peninsula (June 2005). According with the pop-up position of PAT tags in both regions, it was evident a considerable variability in the direction of horizontal movements. In fact, jumbo squids were tagged in the same place and nearly at the same time, but showed final positions very different between each other. PAT tag deployments inside the Gulf partially confirmed the displacement of *D. gigas* from Santa Rosalia to Guaymas, which constitutes the one way trip of the seasonal and reciprocal migration described between both fishing areas. We also observed some movements to the southern regions of the Gulf and to the north towards the San Pedro Mártir basin. Unfortunately, the duration of our tagging experiments (premature release of some PAT tags) was not enough to confirm or reject possible movements of jumbo squid outside the Gulf of California to the Pacific Ocean and inverse. Despite the obvious differences between both geographic regions, and between the seasons of tagging experiments, our results showed some common trends, as well as a considerable flexibility in the vertical behavior and the diet composition of this species. Daily vertical migrations of *D. gigas* reflected a clear pattern between day (deep, cold and hipoxic waters) and night (near surface, warmer and well oxygenated waters), which was consistent in both regions. However, some differences were also detected in the general pattern. For example, daytime vertical distribution of jumbo squid in the Pacific Ocean was shallower (10-250 m) than the observed in the Gulf of California where squids spent the majority of daylight hours at depths > 200 m. Theses differences in the utilization of vertical habitat seemed to be related with an invasion of the continental shelf in the Pacific Ocean, and also with a change in the feeding habits of jumbo squid between both regions. In the Pacific we observed a clear preference for neritic preys, more abundant over the continental shelf (pelagic red crab, hake, and other fish species), in contrast with the diet reported for the Gulf where the myctophid fishes constitute the main prey. Theses results indicate a high flexibility and adaptability according with the environmental conditions of the geographic regions where



jumbo squid inhabit. Besides, we observed an overlapping between the vertical distributions of *D. gigas* and the main preys, which is consistent with the opportunistic nature of this species. It seems that this predator actively searches for a depth that happens to be rich in prey species and then exploits that zone. Our results also showed that *D. gigas* inhabits hypoxic depths of the Oxygen Minimum Zone (OMZ) during the majority of daytime in the Gulf of California and the Pacific Ocean. In both regions we observed an active diving behavior with a high frequency of descents below the upper limit of OMZ, which represents a physiological challenge for any active predator with a high aerobic metabolic rate like *D. gigas*. In fact, our satellite tagging data reflected a strong vertical dynamic of jumbo squid within the OMZ, similar of that observed in well oxygenated near-surface waters. These findings suggest that *D. gigas* has physiological adaptations (e.g. metabolic suppression) that permit foraging under hypoxic conditions of OMZ, taking advantage of the overlapping with the deep scattering layer, which shows a high richness and abundance of preys. It is evident the existence of a strong association between the jumbo squid *D. gigas* and the OMZ, independently of the geographic region where inhabits. This capacity to forage either in near-surface waters or within the OMZ could be highly advantageous for a fast growing predator like *D. gigas*. Other additional benefits include a reduction of competition and protection against predators that not tolerate hypoxic conditions such as big pelagic fishes. These abilities, coupled with an extremely high fecundity and short generation time, would allow jumbo squid to invade and colonize new areas.

**Keywords:** *Dosidicus gigas*, population structure variability, satellite tagging, horizontal movements, utilization of vertical habitat, diet composition, Oxygen Minimum Zone (OMZ), Gulf of California-Pacific Ocean.

## Tabla de contenidos

<b>1. Introducción</b> .....	1
1.1. Antecedentes biológicos y ecológicos de <i>Dosidicus gigas</i> .....	1
1.2. Antecedentes Pesqueros de <i>Dosidicus gigas</i> .....	5
1.3. Estructura poblacional .....	7
1.4. Migraciones horizontales.....	9
1.5. Selección vertical de hábitat (profundidad, temperatura y oxígeno).....	10
1.6. Objetivo General.....	13
1.7. Objetivos Específicos .....	13
1.8. Hipótesis de trabajo .....	14
<b>2. Materiales y Métodos</b> .....	16
2.1. Área de estudio .....	16
2.1.1. Región Central del Golfo de California.....	16
2.1.2. Océano Pacífico frente a la Península de Baja California .....	18
2.2. Estructura poblacional de <i>Dosidicus gigas</i> .....	19
2.2.1. Muestras Biológicas en Santa Rosalía (Golfo de California).....	19
2.3. Movimientos horizontales y migraciones verticales de <i>Dosidicus gigas</i> .....	21
2.3.1. Marcaje satelital en el Golfo de California.....	21
2.3.2. Marcaje satelital y análisis de contenido estomacal en el Océano Pacífico .....	23
<b>3. Resultados</b> .....	26
3.1. Variabilidad interanual de la estructura poblacional de <i>D. gigas</i> .....	26
3.1.1. Proporción de sexos.....	26
3.1.2. Madurez sexual.....	28
3.1.3. Estructura de tallas.....	30
3.1.4. Talla media de madurez (LM <sub>50</sub> ).....	32
3.1.5. Variabilidad interanual en la estructura de tallas (período 1996-2004).....	34
3.2. Movimientos horizontales y migraciones verticales de <i>D. gigas</i> .....	36
3.2.1. Marcaje satelital en el Golfo de California.....	36
3.2.2. Marcaje satelital en el Océano Pacífico.....	52
<b>4. Discusión</b> .....	72
4.1. Variabilidad interanual en la estructura poblacional de <i>D. gigas</i> en Santa Rosalía ..	72
4.2. Movimientos horizontales y migraciones verticales de <i>D. gigas</i> .....	80
4.2.1. Golfo de California .....	82
4.2.2. Océano Pacífico .....	90
<b>5. Conclusiones</b> .....	108
5.1. Variabilidad interanual en la estructura poblacional de <i>D. gigas</i> .....	108
5.2. Marcaje satelital de <i>D. gigas</i> .....	109
5.3. Movimientos horizontales de <i>D. gigas</i> .....	109
5.4. Migraciones verticales y selección de hábitat en <i>D. gigas</i> .....	111
<b>6. Literatura citada</b> .....	114
<b>7. Anexos (publicaciones)</b> .....	134

## Lista de figuras

- Figura 1. Distribución espacial de *Dosidicus gigas*. Se observa una expansión progresiva en años recientes (Roper *et al.*, 1984; Nigmatullin, 2001; Gilly, 2005)..... 1
- Figura 2. Diagrama esquematizado de las relaciones tróficas de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California y en aguas adyacentes del Océano Pacífico. (A) Golfo de California: Cuenca de Guaymas; (B) Golfo de California: Cuencas de Carmen y Farallón; (C) Océano Pacífico frente a la Península de Baja California (lejos de la costa); (D) Océano Pacífico frente a Bahía Magdalena (cerca y lejos de la costa) (tomado de Markaida *et al.*, 2007). ..... 2
- Figura 3. Evidencias del desove de *D. gigas* en el Golfo de California: paralarvas (izquierda), juveniles (centro), adultos durante supuesto apareamiento (derecha) (tomado de Gilly *et al.*, 2006a). ..... 4
- Figura 4. Capturas anuales de calamar gigante en el Golfo de California y aguas adyacentes del Océano Pacífico durante el período 1988-2005 (datos proporcionados por SAGARPA, México). ..... 7
- Figura 5. Región central del Golfo de California en donde se puede apreciar la localización de Santa Rosalía. La zona de mayor profundidad corresponde a la cuenca de Guaymas (en letras blancas). Los contornos batimétricos están en brazas (1 braza = 1.83 m). ..... 20
- Figura 6. Marcaje satelital de *Dosidicus gigas*. En el recuadro derecho se observa con mayor detalle la marca satelital PAT y los puntos de anclaje durante la colocación. .... 22
- Figura 7. Valores de la proporción de sexos para el total de calamares y para los individuos sexualmente maduros durante los muestreos mensuales del 2003 y 2004 en Santa Rosalía. .... 28
- Figura 8. Distribución porcentual de los estadios de madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) para ambos sexos durante los muestreos mensuales de 2003 y 2004. .... 29
- Figura 9. Distribución de la longitud del manto (LM; cm) de machos y hembras según la madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) durante 2003 y 2004. .... 31
- Figura 10. Distribución porcentual de ejemplares maduros (machos y hembras) para cada intervalo de talla (largo del manto, LM) durante las temporadas de pesca 2003 (izquierda) y 2004 (derecha). Se ajustaron curvas sigmoideas para estimar la talla media de madurez equivalente al momento en que el 50% de los individuos está maduro. .... 32
- Figura 11. Talla media anual (largo del manto, LM) e intervalo de confianza (95 %) para hembras (izquierda) y machos (derecha), sexualmente maduros, durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). En el año 1998 no se capturaron machos maduros. .... 35

Figura 12. Marcado satelital de <i>D. gigas</i> en la región central del Golfo de California. El rombo negro localizado frente a Santa Rosalia indica el lugar de captura y del marcado satelital. Los círculos blancos con números (2-3-4) indican la posición de liberación de las marcas satelitales (ver Tabla V para mayor detalle). Los contornos batimétricos son cada 200 metros. El recuadro inferior izquierdo muestra una vista detallada del área de Santa Rosalía. Los rombos negros con números blancos (2-3-4) indican la posición de colocación de cada marca satelital. El cuadrado blanco indica el lugar en donde se realizaron los perfiles verticales de oxígeno. Los contornos batimétricos en el recuadro inferior izquierdo son cada 100 metros.....	38
Figura 13. Marcas satelitales en el Golfo de California (PAT 2-4). Histogramas con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises representan al día mientras que las barras negras corresponden a la noche. ....	40
Figura 14. Marcas satelitales en el Golfo de California (PAT 2-4). Histogramas con el tiempo de ocupación en cada categoría de temperatura. Las barras grises corresponden al día y las barras negras a la noche.....	41
Figura 15. Valores mínimos y máximos de profundidad registrados en cada intervalo de tiempo (1-2 horas) por las marcas PAT 2-3-4 en el Golfo de California. Los períodos sombreados corresponden a las noches. ....	44
Figura 16. Profundidades máximas registradas por las 3 marcas satelitales PAT en relación al tiempo transcurrido después del marcado.....	45
Figura 17. Serie de tiempo completa con los datos de profundidad registrados por la marca PAT 3 en el Golfo de California. Las líneas punteadas en el intervalo de profundidad 200-300 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches. ....	46
Figura 18. Histograma día-noche con la distribución de velocidades verticales de la marca PAT 3 en el Golfo de California. La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos. ....	47
Figura 19. Histogramas de distribución con las velocidades verticales de la marca PAT 3 según el nivel de oxígeno en la columna de agua (O <sub>2</sub> alto = 0-100 m profundidad; O <sub>2</sub> medio = 100-200 m profundidad; O <sub>2</sub> bajo (hipoxia) > 200 m profundidad). La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos. ....	48
Figura 20. Perfiles verticales de oxígeno disuelto registrados durante Noviembre de 2005 en cuatro estaciones oceanográficas localizadas frente a Santa Rosalía (ver Fig. 12). ....	49

Figura 21. Golfo de California. Histograma día-noche con el tiempo ocupado por el calamar PAT 3 en cada franja de profundidad. Perfil de la concentración de oxígeno disuelto según la profundidad en una de las estaciones oceanográficas analizadas (SR5)...50

Figura 22. Serie de tiempo expandida con los datos de profundidad de buceo (línea continua) y temperatura (línea punteada) registrados por el calamar con la marca PAT 3 durante los días 26-Oct (arriba), 29-Oct (medio) y 30-Oct (abajo) en el Golfo de California. Las líneas punteadas en el intervalo de profundidad 200-300 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los periodos sombreados corresponden a las noches. ....52

Figura 23. Marcado satelital de *D. gigas* en el Océano Pacífico sobre la costa occidental de la Península de Baja California, frente a Bahía Magdalena. El triángulo negro (▲) indica el lugar de captura y del marcado satelital. Los círculos blancos con números (1-4) indican la posición de liberación de las marcas satelitales (ver Tabla VI para mayor detalle). Los círculos blancos pequeños con un punto negro en el centro indican la posición de los perfiles verticales de oxígeno y corresponden a estaciones oceanográficas del Programa IMECOCAL (A, B, C y D). Los contornos batimétricos son cada 100 m (- -) hasta los 500 m (—) y luego cada 200 m (—).....53

Figura 24. Histogramas con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises corresponden al día mientras que las barras negras corresponden a la noche. 55

Figura 25. Histogramas con el tiempo de ocupación en cada categoría de temperatura correspondientes a las marcas satelitales del Océano Pacífico. Las barras grises corresponden al día y las barras negras a la noche. ....56

Figura 26. Valores mínimos y máximos de profundidad registrados en cada intervalo de tiempo (1-2 horas) por las marcas PAT 1-2-3 en el Océano Pacífico. Los periodos sombreados corresponden a las noches. ....59

Figura 27. Profundidades máximas registradas por cada una de las 4 marcas satelitales PAT en relación al tiempo transcurrido después del marcado. ....59

Figura 28. Histogramas diarios de la marca PAT 1 con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises representan al día y las barras negras a la noche. .61

Figura 29. Serie de tiempo completa con los datos de profundidad de la marca PAT 4 en el Océano Pacífico. Las líneas punteadas en el rango de profundidad 100-150 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los periodos sombreados corresponden a las noches.....63

Figura 30. Histograma día-noche con la distribución de velocidades verticales de la marca PAT 4 en el Océano Pacífico. La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores

negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.....	64
Figura 31. Histogramas de distribución con las velocidades verticales de la marca PAT 4 según el nivel de oxígeno en la columna de agua (O <sub>2</sub> alto = 50-100 % valor en superficie ~ 0-50 m de profundidad; O <sub>2</sub> medio = 10-50 % ~ 100-150 m prof.; O <sub>2</sub> bajo <10 % ~ >100 m prof.). La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.....	64
Figura 32. Perfiles verticales de oxígeno disuelto registrados durante Julio de 2005 en 4 estaciones oceanográficas (A-D; ver Fig. 23) localizadas en el Océano Pacífico cerca del lugar del marcado satelital.....	66
Figura 33. Histograma día-noche con el tiempo ocupado por el calamar PAT 4 en cada franja de profundidad (barras). Concentración de oxígeno disuelto según la profundidad en las cuatro estaciones oceanográficas analizadas (líneas A-D).....	67
Figura 34. Serie de tiempo expandida con los datos de profundidad (línea continua) y temperatura (línea punteada) registrados por la marca PAT 4 durante los días 14-Jun (arriba), 15-Jun (medio) y 16-Jun (abajo) en el Océano Pacífico. Las líneas punteadas en el rango de profundidad 100-150 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches.....	68
Figura 35. Posiciones de colocación (triángulos) y liberación (círculos) de las marcas satelitales utilizadas con <i>Dosidicus gigas</i> , tanto en el Golfo de California, así como en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California. Cabe destacar que la nomenclatura que se observa en el mapa es diferente a la utilizada en este documento con nuestras marcas satelitales. Las marcas G2-G3-G4 corresponden a nuestras marcas del Golfo PAT 2-3-4, mientras que las marcas P1-P2-P3 corresponden a nuestras marcas del Océano Pacífico PAT 1-2-3. Las marcas G5-G6-G7 corresponden al marcaje satelital realizado dentro del Golfo en Noviembre de 2005 (ver Gilly <i>et al.</i> , 2006b). Los contornos batimétricos son cada 300 m (tomado de Gilly, 2007).....	84
Figura 36. Mediciones de la tasa respiratoria en <i>Dosidicus gigas</i> . Se observa la dependencia que existe entre la tasa respiratoria y la concentración de oxígeno en el agua de mar (tomado de Gilly <i>et al.</i> , 2006b).....	88
Figura 37. Capturas mensuales de calamar gigante efectuadas durante el año 2005 tanto en el Golfo de California (principalmente en el área de Santa Rosalía) así como en el Océano Pacífico (área frente a Bahía Magdalena). Datos proporcionados por SAGARPA (México). .....	92
Figura 38. Histograma de tallas (LM, cm) de calamar gigante capturados en el área frente a Bahía Magdalena (Océano Pacífico; n = 57) durante el marcado satelital (10-11 de Junio) y	

en el área de Santa Rosalía (Golfo de California; n = 99) un par de días después (12-13 de Junio). .....93

## Lista de tablas

Tabla I. Cantidad (n) de hembras y machos analizados durante los muestreos del 2003 y 2004. Valores de la proporción de sexos (H/M) y del análisis Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) con su probabilidad (p) asociada. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).....	26
Tabla II. Valores de la proporción de sexos para los ejemplares inmaduros, madurando y maduros durante el 2003 y 2004. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). .....	28
Tabla III. Talla media (largo del manto en cm) de hembras y machos según el estadio de madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). Probabilidad asociada al análisis Kruskal-Wallis. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).....	34
Tabla IV. Valores de probabilidad (p) asociados a los análisis a posteriori Mann-Whitney con las tallas medias de los ejemplares sexualmente maduros: hembras (arriba) y machos (abajo). Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre años.....	36
Tabla V. Información general del marcado satelital de <i>D. gigas</i> en el Golfo de California. La fecha de liberación (“Pop-up”) corresponde al último período de tiempo con datos colectados utilizables, el cual finaliza cuando la marca se libera en la fecha programada o se libera del calamar de forma prematura. La posición de liberación corresponde a la primera localización geográfica de la marca reportada a través del sistema satelital ARGOS (primera transmisión). En algunos casos la posición de liberación es incierta. Las marcas PAT 3 y 4 se soltaron accidentalmente del calamar antes de la fecha programada (liberación prematura) y permanecieron flotando en superficie por 4 días hasta la primera transmisión.....	39
Tabla VI. Información general del marcado satelital de <i>D. gigas</i> en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California. La fecha de liberación (“Pop-up”) corresponde al último período de tiempo con datos colectados utilizables, el cual finaliza cuando la marca se libera en la fecha programada o se libera del calamar de forma prematura. La posición de liberación corresponde a la primera localización geográfica de la marca reportada a través del sistema satelital ARGOS (primera transmisión). En algunos casos la posición de liberación es incierta. Las marcas PAT 1 y 2 se soltaron accidentalmente del calamar antes de la fecha programada (liberación prematura) y permanecieron flotando en superficie por algunos días hasta la primera transmisión. ....	54
Tabla VII. Análisis del contenido estomacal de los ejemplares de <i>D. gigas</i> capturados en el área del marcado satelital en el Océano Pacífico. La cuantificación de la presas se realizó de acuerdo a la frecuencia de ocurrencia (FO), al número (N) y al peso (P). Se presentan las estimaciones realizadas para determinar los tamaños de las presas consumidas.....	71



## 1. Introducción

### 1.1. Antecedentes biológicos y ecológicos de *Dosidicus gigas*

El calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) es una especie endémica del Océano Pacífico oriental que se distribuye desde California (aprox. 40° N) hasta el sur de Chile (45° S) (Nesis, 1983; Nigmatullin *et al.*, 2001). En años recientes se ha observado una expansión significativa de su distribución hacia el norte desde la región de California, pasando por British Columbia, hasta Alaska (Fig. 1; Cosgrove, 2005; Gilly, 2005; Wing, 2006; Zeidberg y Robison, 2007).

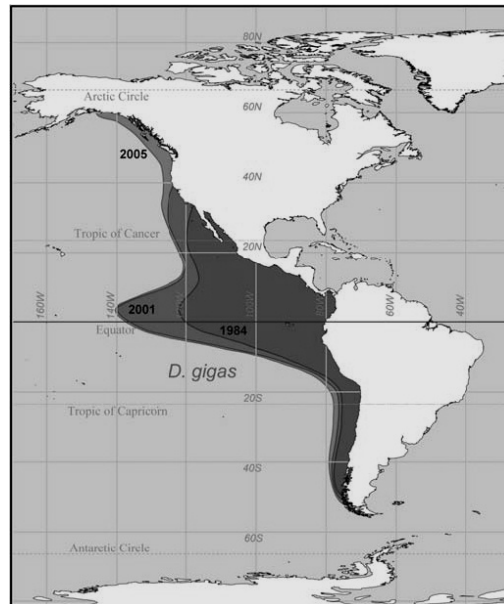


Figura 1. Distribución espacial de *Dosidicus gigas*. Se observa una expansión progresiva en años recientes (Roper *et al.*, 1984; Nigmatullin, 2001; Gilly, 2005).

*D. gigas* es un componente trófico importante dentro de los ecosistemas donde habita. Por un lado, los juveniles son una de las principales presas de tiburones (Aguilar-Castro y Galván-Magaña, 2003) y grandes peces pelágicos (Abitia-Cárdenas *et al.*, 1999, 2002; Rosas-Aloya *et al.*, 2002), mientras que los ejemplares adultos constituyen el principal alimento de los cachalotes (Clarke y Paliza, 2001; Jaquet y Gendron, 2002; Ruiz-Cooley *et al.*, 2004; Davis *et al.*, 2007). A su vez, el calamar gigante es un activo depredador que tiene gran impacto en los ecosistemas locales (Nigmatullin *et al.*, 2001), alimentándose de peces mictófidos, calamares y crustáceos, dependiendo de la región geográfica y de la oferta alimenticia (Fig. 2; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006a). Por todo lo anterior, *D. gigas* es considerada una especie clave en el funcionamiento trófico del Golfo de California y del Océano Pacífico oriental (Rosas-Luis, 2005; Markaida *et al.*, 2007).

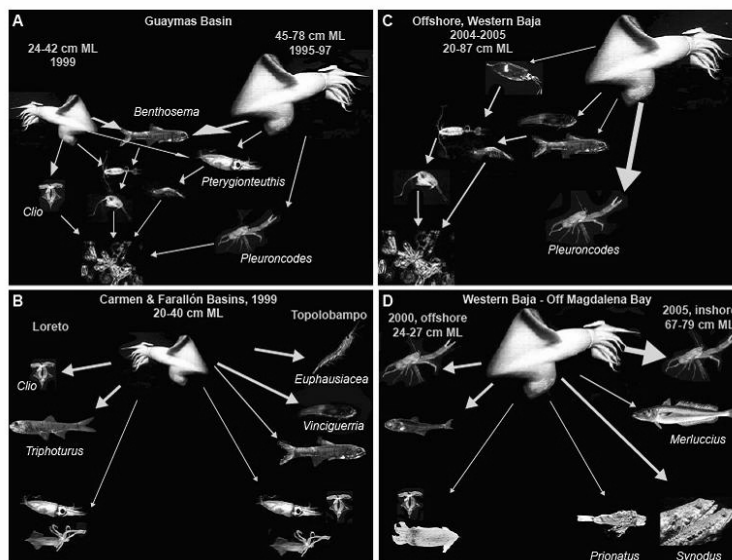


Figura 2. Diagrama esquematizado de las relaciones tróficas de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California y en aguas adyacentes del Océano Pacífico. (A) Golfo de California: Cuenca de Guaymas; (B) Golfo de California: Cuencas de Carmen y Farallón; (C) Océano Pacífico

frente a la Península de Baja California (lejos de la costa); (D) Océano Pacífico frente a Bahía Magdalena (cerca y lejos de la costa) (tomado de Markaida *et al.*, 2007).

En años recientes se ha comprobado que *D. gigas* realiza desoves dentro del Golfo de California. Por un lado, se han colectado paralarvas en el área general de Santa Rosalía (identificación morfológica; datos inéditos del Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR) y en la cuenca de San Pedro Mártir (identificación genética; Gilly *et al.*, 2006a; Fig. 3). Además, se han observado ejemplares de *D. gigas* durante el comportamiento de apareamiento (Gilly *et al.*, 2006a), y más recientemente, se ha descubierto la primer masa gelatinosa de huevos de esta especie en su medio natural (Staaf *et al.*, *en prensa*). Cabe mencionar que también se han encontrado algunas evidencias que indican posibles desoves de *D. gigas* en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California (colecta e identificación de paralarvas; Camarillo *et al.*, 2007). De todas formas, aún se requiere de más investigación a fin de poder detectar todas las áreas y períodos de desove. De hecho, algunos autores han sugerido que el calamar gigante es una especie con desoves ocasionales en diferentes regiones y épocas del año, lo cual se refleja en una estructura poblacional compleja, con múltiples cohortes intra-anales (Ehrhardt *et al.*, 1983; Markaida *et al.*, 2004; Filauri, 2005).

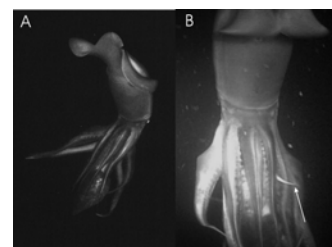
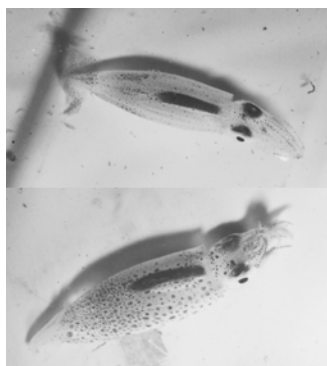
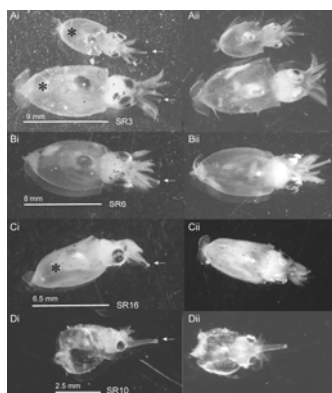


Figura 3. Evidencias del desove de *D. gigas* en el Golfo de California: paralarvas (izquierda), juveniles (centro), adultos durante supuesto apareamiento (derecha) (tomado de Gilly *et al.*, 2006a).

Es una especie que muestra un crecimiento extremadamente rápido, con tallas (largo del manto, LM) que van desde 1 mm al nacer hasta alcanzar 1 m de LM durante su ciclo de vida de 1-2 años (Nigmatullin *et al.*, 2001; Markaida *et al.*, 2004). La tasa de crecimiento en la fase adulta muestra un incremento aproximado de 1 mm por día de LM (Markaida *et al.*, 2005), lo cual requiere un consumo de alimentos considerablemente alto.

El rápido crecimiento y el corto ciclo de vida que exhiben muchas especies de calamar (oportunistas: estrategias r), sugieren que sus patrones de distribución y abundancia pueden ser especialmente sensibles a los cambios en las condiciones ambientales (Caddy, 1983; Rodhouse, 2001). De hecho, numerosos estudios han demostrado la influencia de la variabilidad oceanográfica sobre la distribución y abundancia de varias especies de calamar (González *et al.*, 1997; Waluda *et al.*, 1999; Dawe *et al.*, 2000; Sakurai *et al.*, 2000; Waluda *et al.*, 2001a,b; Ichii *et al.*, 2002; Bazzino *et al.*, 2005). En el caso particular del calamar gigante *Dosidicus gigas*, se ha sugerido que existe una migración fuera del Golfo de California cuando las condiciones ambientales no son favorables, como por ejemplo durante los eventos El Niño (Morales-Bojorquéz *et al.*, 2001; Nevárez-Martínez *et al.*, 2002).

Los calamares nerítico-oceánicos (e.g. *Dosidicus gigas*) muestran una tendencia a distribuirse en relación a grandes sistemas de corrientes oceánicas (O'Dor y Coelho, 1993).

De hecho, los ciclos de vida de varias especies de calamar están sincronizados con los movimientos de las masas de agua donde habitan (Bakun y Csirke, 1998; Anderson & Rodhouse, 2001) y asociados con las zonas de surgencia, convergencia o frentes (Caddy, 1983; Rodhouse *et al.*, 1996; González *et al.*, 1997; Waluda *et al.*, 2001a; Ichii *et al.*, 2002; Bazzino *et al.*, 2005). En este contexto, algunos autores han mencionado la existencia de una asociación entre el calamar gigante y las áreas de surgencia localizadas en la región central del Golfo de California (Brito-Castillo *et al.*, 2000; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2001) y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California, lo cual parece estar relacionado a una mejor oferta alimenticia

## **1.2. Antecedentes Pesqueros de *Dosidicus gigas***

El calamar gigante *D. gigas* es un importante recurso pesquero en el Golfo de California (Ehrhardt *et al.*, 1983; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001), alrededor del domo de Costa Rica (Ichii *et al.*, 2002; Waluda y Rodhouse, 2006) y frente a las costas de Perú y Chile (Yamashiro *et al.*, 1998; Taibe *et al.*, 2001; Waluda *et al.*, 2004; Waluda y Rodhouse, 2006). De hecho, en los últimos años se ha convertido en la mayor pesquería de cefalópodos del mundo con capturas o desembarques que han alcanzado las 800,000 toneladas (estadísticas de FAO; <ftp://ftp.fao.org/fi/stat/summary/a1e.pdf>). De acuerdo a los datos reportados por FAO, la mayor parte de estas capturas provienen de las pesquerías frente a Perú y Chile, esta última ha mostrado un desarrollo muy grande en los últimos 2-3 años.

La pesquería de *D. gigas* en la región central del Golfo de California se realiza en diferentes áreas según la época del año dependiendo de la distribución y disponibilidad del recurso. Desde el año 1994 se observa un patrón estacional bien marcado, localizándose en la región de Santa Rosalía (Baja California Sur) durante los meses de verano (mayo-octubre) y en la región de Guaymas (Sonora) durante el invierno (noviembre-mayo) (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Experimentos convencionales de marcado y recaptura han demostrado una migración recíproca y estacional del calamar gigante entre ambas costas, lo cual define las temporadas de pesca mencionadas (Markaida *et al.*, 2005). Por otro lado, las capturas comerciales de *D. gigas* en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California son esporádicas u ocasionales, centrándose principalmente en la región de Bahía Magdalena sólo durante cortas temporadas de pesca observadas en los años 1998 y 2005.

Las capturas mexicanas de calamar gigante han alcanzado o superado las 100,000 toneladas en algunos de los últimos años (Fig. 4), reflejando la gran abundancia de esta especie. De hecho es considerado uno de los recursos de mayor importancia dentro del sistema productivo pesquero de México. Sin embargo, se ha observado una fuerte variabilidad interanual en la serie histórica de las capturas (Fig. 4). Hasta la fecha se desconocen las causas de esta variabilidad aunque algunos autores sugieren que puede estar relacionada a cambios en las condiciones ambientales u oceanográficas, como la ocurrencia de eventos El Niño o La Niña (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001; Lluch-Cota *et al.*, 1999; Nevárez-Martínez *et al.*, 2002; Markaida, 2006b), mientras que otros sugieren que puede haber una relación con los patrones migratorios de alimentación, de reproducción o con el

éxito en el reclutamiento (Klett-Traulsen, 1981; Ehrhardt *et al.*, 1982, 1986; Ramírez y Klett-Traulsen, 1985).

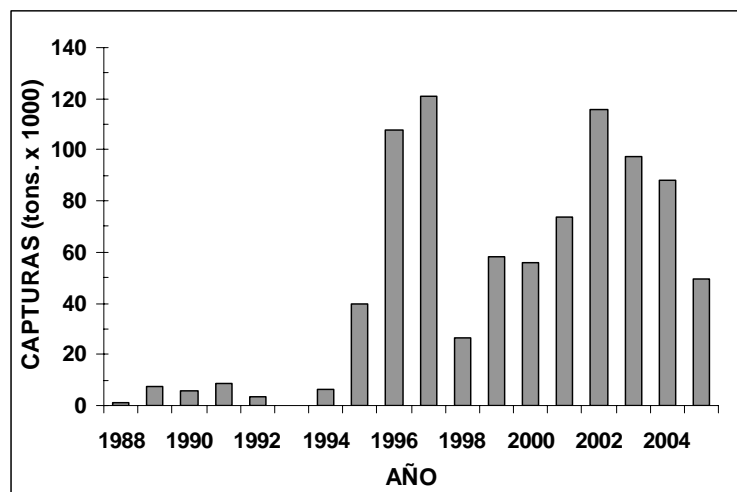


Figura 4. Capturas anuales de calamar gigante en el Golfo de California y aguas adyacentes del Océano Pacífico durante el período 1988-2005 (datos proporcionados por SAGARPA, México).

### 1.3. Estructura poblacional

De acuerdo a los antecedentes existentes en la literatura, la estructura poblacional del calamar gigante *Dosidicus gigas* está compuesta por tres grupos de talla a la madurez: a) ejemplares de pequeño tamaño (machos madurando a los 13-26 cm y hembras a los 14-34 cm de largo del manto; LM) principalmente en la región ecuatorial, b) ejemplares de tamaño mediano (24-42 y 28-60 cm) en toda el área de distribución de la especie, y c) ejemplares grandes (> 40-50, y > 55-65 cm, respectivamente) en los extremos norte y sur de la distribución geográfica (Nesis, 1983; Nigmatullin *et al.*, 2001).

Según algunos autores, la estructura poblacional del calamar gigante dentro del Golfo de California puede variar considerablemente entre algunos años (Ramírez y Klett-Traulsen, 1985; Markaida, 2006b). Entre 1994 y 1997, la pesquería de calamar gigante dentro del Golfo de California estuvo operando sobre ejemplares de gran tamaño (♀-hembras madurando a los 75 cm LM y ♂-machos a los 53–67 cm LM; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001), con capturas que alcanzaron las 108,000 y 121,000 toneladas en 1996 y 1997, respectivamente (Fig. 4). Después de la ocurrencia del evento El Niño 1997-1998 la pesquería se desvaneció dentro del Golfo de California y las capturas alcanzaron niveles moderados (aprox. 32,000 toneladas) en el Océano Pacífico frente al área de Bahía Magdalena (Morales-Bojórquez *et al.* 2001). Dicho evento no sólo impactó la abundancia de calamar gigante sino también la estructura poblacional. En el año 1999 se observaron grandes cantidades de calamares madurando a tallas medianas (< 45 cm LM) en varias regiones del Golfo y las capturas se recuperaron hasta alcanzar las 58,000 toneladas (Markaida 2006b). Luego de este período de transición, se volvieron a observar calamares de gran tamaño en la pesquería durante el período 2000-2002 (Filauri 2005, Díaz-Uribe *et al.* 2006) y las capturas continuaron en ascenso hasta sobrepasar las 100,000 toneladas en algunos años recientes (Fig. 4).

#### **1.4. Migraciones horizontales**

Al igual que otros miembros de la familia Ommastrephidae, *D. gigas* realiza migraciones de larga distancia (Nesis, 1983; Nigmatullin *et al.*, 2001). Por ejemplo, se ha comprobado la existencia de migraciones estacionales en la región central del Golfo de



California (al menos 100-200 km) entre las principales áreas de pesca en Santa Rosalía y Guaymas (Markaida *et al.*, 2005).

Las migraciones de calamar gigante hacia fuera y dentro del Golfo de California (Klett-Traulsen, 1981; Ehrhardt *et al.*, 1983) aún no son bien comprendidas. Con base en los desembarques pesqueros y los movimientos de la flota, se ha propuesto que *D. gigas* realiza migraciones hacia fuera del Golfo de California durante la ocurrencia de fuertes eventos de El Niño, tales como el observado en 1997-1998 y que resultó en un cambio espacial del esfuerzo pesquero, disminuyendo notoriamente dentro del Golfo y concentrándose en el Océano Pacífico frente al área de Bahía Magdalena (Morales-Bojórquez *et al.*, 2001; Nevárez-Martínez *et al.*, 2002).

Un desplazamiento similar fue observado durante los primeros meses del 2005, coincidiendo con la ocurrencia de un episodio moderadamente cálido en el Océano Pacífico tropical con anomalías positivas  $>0.5$  °C en el índice oceánico de El Niño entre Agosto-2004 y Marzo-2005 (datos disponibles en <http://www.cpc.ncep.noaa.gov>). Las capturas de calamar gigante en el área de Bahía Magdalena durante el período Marzo-Julio de 2005 alcanzaron aproximadamente las 4,500 toneladas (datos proporcionados por SAGARPA, México). En Julio la pesquería regresó al Golfo de California con capturas provenientes de las tradicionales áreas de pesca en la región de Santa Rosalía. Si bien una migración masiva de calamar gigante por fuera del Golfo y hacia el Océano Pacífico es consistente con los movimientos de la flota pesquera comercial, dicha ruta migratoria nunca ha sido demostrada directamente.

La gran mayoría de los estudios previos realizados para identificar los patrones migratorios del calamar gigante han sido basados en datos pesqueros y los movimientos fueron inferidos de acuerdo a los cambios en la distribución espacial de las capturas (Klett-Traulsen, 1981; Ehrhardt *et al.*, 1983). Por otro lado, los métodos convencionales de marcado y recaptura han proporcionado evidencia directa de la existencia de migraciones estacionales de *D. gigas* (Markaida *et al.*, 2005) aunque dependen totalmente de la recuperación de las marcas plásticas a través de la pesquería y no proporcionan ninguna información respecto de los movimientos o la selección de hábitat entre el marcado y la recaptura. Tomando en cuenta estas consideraciones, las marcas satelitales constituyen un enfoque novedoso para abordar el tema de las migraciones horizontales de larga distancia, así como los movimientos verticales, debido a que es una metodología independiente de la pesquería (Block *et al.*, 2003; Semmens *et al.*, 2007).

### **1.5. Selección vertical de hábitat (profundidad, temperatura y oxígeno)**

De acuerdo a los antecedentes publicados, *D. gigas* realiza activas migraciones verticales diarias desde grandes profundidades durante el día hasta aguas someras cercanas a la superficie en la noche (Yatsu *et al.*, 1999; Nigmatullin *et al.*, 2001). Este comportamiento es común entre las especies de calamares omastreídeos (Roper y Young, 1975; Nakamura, 1991, 1993; Kawabata *et al.*, 2006).

Una migración vertical de este tipo representa un misterio para un calamar activo como *D. gigas*. Las profundidades habitadas durante el día están asociadas con la capa de dispersión acústica que a su vez, muestra relación con una capa de media agua con déficit de oxígeno (Dunlap, 1970) denominada Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Dentro del Golfo de California, esta zona hipóxica es estable y típicamente se extiende aproximadamente en el intervalo 250-800 m (Roden, 1964; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Este fenómeno es causado por una alta productividad biológica en las capas superficiales y a medida que la materia orgánica se hunde es descompuesta por organismos microbianos, lo cual produce una reducción del oxígeno disuelto en la columna de agua.

Las migraciones verticales profundas hacia la ZMO llevarían a *D. gigas* hasta un ambiente con déficit de oxígeno ( $0.5 \text{ ml/l} \approx 7.5 \% \text{ saturación} \approx 20 \text{ } \mu\text{M}$ ; Levin, 2003), lo cual es una rareza entre las especies de calamares activos. Estas especies tienen altas tasas metabólicas (alto consumo de oxígeno) y no toleran la hipoxia (Webber *et al.*, 2000; Pörtner, 2002), por lo que se excluye su presencia en la ZMO. De hecho, se ha observado la existencia de una fuerte caída en el metabolismo de los cefalópodos a medida que aumenta la profundidad de su hábitat (Seibel *et al.*, 1997; Seibel, 2007).

## 1.6. Objetivo General

Teniendo en cuenta la reciente expansión observada en el rango de distribución de *Dosidicus gigas*, y la gran abundancia poblacional reflejada en la magnitud de las capturas, el objetivo general de la presente tesis consiste en analizar algunos aspectos poblacionales del calamar gigante en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California, los cuales podrían representar habilidades o ventajas para que esta especie pueda invadir y colonizar nuevas áreas.

## 1.7. Objetivos Específicos

**1) Estructura poblacional:** a) Describir la estructura poblacional de *D. gigas* en el área de Santa Rosalía (región central del Golfo de California) durante los años 2003-2004; b) Analizar la variabilidad interanual en la estructura de tallas durante el período 1996-2004.

**2) Movimientos horizontales de larga distancia:** Describir los movimientos horizontales de *D. gigas* en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California, a través del uso de marcas satelitales.

**3) Migraciones verticales y selección del hábitat:** Describir las migraciones verticales e identificar las preferencias de hábitat (profundidad, temperatura, oxígeno disuelto) de *D. gigas* en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California.

## **1.8. Hipótesis de trabajo**

### **1) Estructura poblacional**

Hipótesis: existe una fuerte variabilidad interanual en la estructura poblacional de *D. gigas* dentro del Golfo de California, la cual se refleja principalmente en la estructura de tallas y en la talla media de madurez sexual.

### **2) Movimientos horizontales**

**a)** Hipótesis: *D. gigas* realiza una migración desde Santa Rosalía, cruzando el Golfo de California, hacia la región de Guaymas que forma parte del circuito migratorio recíproco y estacional entre ambas áreas de pesca.

**b)** Hipótesis: *D. gigas* también realiza movimientos por fuera del Golfo de California hacia aguas adyacentes del Océano Pacífico y viceversa.

### **3) Migraciones verticales y selección del hábitat**

**a)** Hipótesis: existe un patrón diario en la distribución vertical de *D. gigas*. Durante la mayor parte del día permanece en aguas profundas y frías cerca de la zona de mínimo oxígeno (ZMO), mientras que en la noche se localiza en aguas superficiales más cálidas y bien oxigenadas.

**b)** Hipótesis: la distribución vertical de *D. gigas* en el Océano Pacífico frente a la Bahía Magdalena es más somera que la observada en el Golfo de California, lo cual parece estar directamente relacionado con un mayor aprovechamiento de la plataforma continental y con un cambio en la composición de la dieta.

## **2. Materiales y Métodos**

### **2.1. Área de estudio**

#### **2.1.1. Región Central del Golfo de California**

El Golfo de California tiene una longitud promedio de 1000 km de largo y 150 km de ancho, presentando una batimetría muy compleja la cual incluye una gran cuenca de evaporación que esta abierta al Océano Pacífico en su extremo sur (Alvarez-Borrego, 1983).

En la región central del Golfo de California se localiza la cuenca de Guaymas, la cual es la más extensa (240 x 60 km) y la más norteña de las grandes cuencas, con una profundidad máxima de 2100 m aproximadamente (Rusnak *et al.*, 1964). En la superficie encontramos agua del Golfo central, cálida y salada (salinidades 34.7-35.4 ‰), producto de la mezcla entre aguas de la región norte del Golfo y aguas de origen Pacífico. A mayores profundidades (> 600 m) encontramos agua intermedia y agua profunda del Pacífico. En años “El Niño” se ha llegado a detectar agua de la corriente de California y agua subtropical subsuperficial en la cuenca de Guaymas (Robles y Marinone, 1987; Bray, 1988).

El campo de vientos sobre el Golfo de California es de naturaleza monzónica, con vientos del noroeste durante el invierno (noviembre-mayo) y del sur o sureste en verano (junio-septiembre). Este patrón de vientos produce surgencias costeras en la costa oriental (continente) durante el invierno y en la costa occidental (península de Baja California) durante verano (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Bray y Robles, 1991). Sin embargo, estas surgencias alternas no tienen la misma intensidad. A lo largo de la costa oriental es más intensa y se extiende sobre una mayor distancia que en la costa occidental. Incluso se ha sugerido que el agua proveniente de la surgencia en la costa oriental podría alcanzar la costa occidental gracias al transporte horizontal superficial. De hecho, la temperatura superficial del agua en ambas costas también refleja este patrón de surgencias alternas. En invierno se observan aguas más frías frente a Guaymas y en verano frente a Santa Rosalía.

Durante los años “El Niño” el Golfo de California se ve afectado debido a la entrada de aguas tropicales superficiales y subsuperficiales. Esto produce cambios en los 500 m superficiales afectando la temperatura y la concentración de nutrientes (Bray y Robles, 1991). Con respecto a la productividad dentro del Golfo durante los años “El Niño”, aún existe cierta controversia. Algunos autores detectaron altos niveles de productividad (mayor concentración de nutrientes y biomasa fitoplanctónica) en el Golfo durante “El Niño” 1982-1983, en contraste con el Océano Pacífico adyacente donde la productividad decrece con estos eventos (Valdéz-Holguín y Lara-Lara, 1987). Otros autores han sugerido que la productividad primaria no disminuye durante “El Niño” en la parte norte del Golfo, mientras que si lo hace en la parte sur, con condiciones hidrológicas semejantes a las del Océano Pacífico adyacente. Los eventos “El Niño” alteran

considerablemente el ecosistema pelágico de la mitad sur del Golfo (Bray y Robles, 1991). Según Thunell (1998), la productividad en la cuenca de Guaymas disminuye durante los años “El Niño” y se incrementa en los años no “El Niño”.

### **2.1.2. Océano Pacífico frente a la Península de Baja California**

La costa occidental de la Península de Baja California incluye la porción más austral del Sistema de la Corriente de California (SCC), que forma el margen oriental del gran giro oceánico del Pacífico Norte (Lynn y Simpson, 1987). En esta región se localizan importantes zonas de surgencia costera por viento, las cuales estacionalmente incorporan a la superficie aguas subsuperficiales, frías y ricas en nutrientes (Huyer, 1983). Adicionalmente, se ha demostrado que una parte muy importante de la productividad total del SCC proviene de la advección de la propia Corriente de California, especialmente la que se refleja en la abundancia del macrozooplancton (Bernal, 1979).

Las surgencias por viento que se registran en las costas del SCC -aunque permanentes- son más fuertes hacia mediados de año, durante abril-mayo en Bahía Magdalena desfasándose hasta julio en el extremo norte del SCC, alrededor de 45° N. En la parte sur del SCC, tanto las surgencias como la advección de la Corriente de California, las dos fuentes principales de enriquecimiento superficial, ocurren durante la primavera, al mismo tiempo que se presentan los valores más bajos en el nivel medio del mar que corresponden con la máxima intensidad de la Corriente de California.



En la costa occidental de la Península de Baja California se han identificado tres áreas con una alta productividad biológica: Punta Baja (30° N), Punta Eugenia (28° N) y Bahía Magdalena (25° N), las cuales han sido catalogadas como Centros de Actividad Biológica (Lluch-Belda, 2000).

## **2.2. Estructura poblacional de *Dosidicus gigas***

### **2.2.1. Muestreos Biológicos en Santa Rosalía (Golfo de California)**

Durante las temporadas de pesca de los años 2003 y 2004 se recolectaron muestras mensuales de calamar gigante en el área de Santa Rosalía, región central del Golfo de California (Fig. 5). El método de captura fue el mismo que se utiliza en la pesquería artesanal de *D. gigas* con botes (“pangas”) de 6-8 m y dos pescadores que operan manualmente líneas de pesca con poteras de 40 cm. Todos los muestreos fueron exitosos a excepción del realizado en noviembre del 2003 en el cual no se capturaron calamares.

Se registró el sexo y el largo del manto (LM en cm; superficie dorsal) de cada calamar capturado. Además, se asignaron estadios de madurez sexual de acuerdo a la clasificación de Lipinski y Underhill (1995) (I y II, inmaduro; III, madurando; IV y V, maduro; VI, desovado).

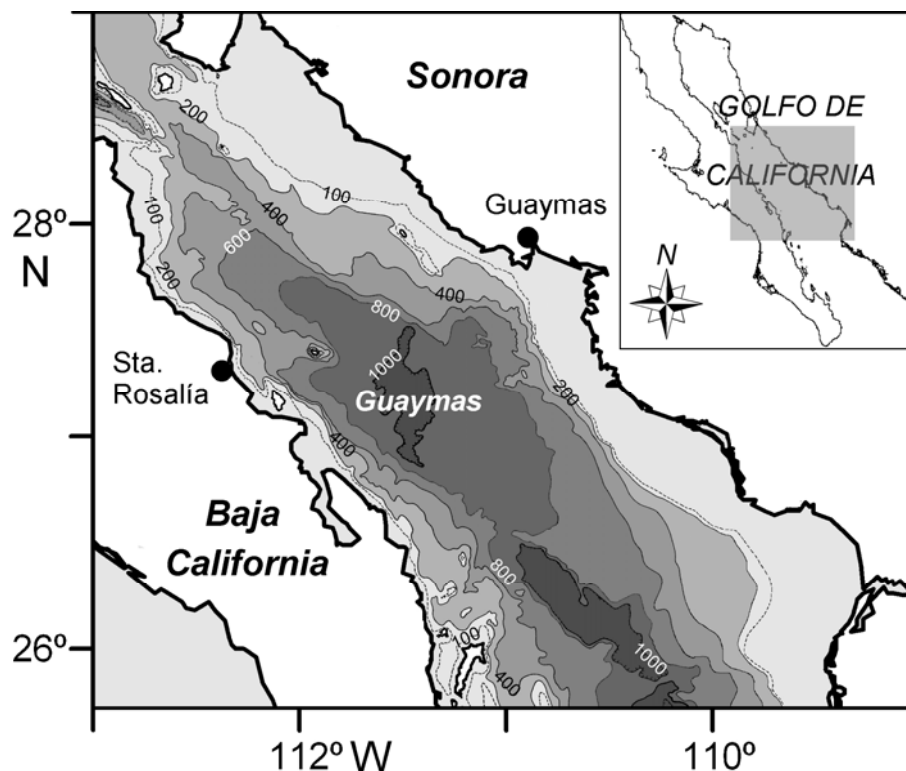


Figura 5. Región central del Golfo de California en donde se puede apreciar la localización de Santa Rosalía. La zona de mayor profundidad corresponde a la cuenca de Guaymas (en letras blancas). Los contornos batimétricos están en brazas (1 braza = 1.83 m).

La proporción de sexos se calculó para cada muestra y se aplicaron análisis  $\chi^2$  para probar si existen desviaciones significativas del valor esperado 1:1 (hembras:machos). La talla media de madurez se estimó gráficamente ajustando curvas sigmoideas al porcentaje de individuos maduros en intervalos de talla de 2 cm y observando la talla cuando el 50 % de los calamares estuvo maduro ( $LM_{50}$ ).

Se aplicaron métodos estadísticos no paramétricos debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Por un lado, se utilizaron análisis de ANOVA no paramétricos Kruskal-Wallis para detectar la existencia de

diferencias significativas en la estructura de tallas de cada sexo según la madurez sexual y el año. De forma complementaria se aplicaron análisis a posteriori Mann-Whitney para detectar diferencias significativas entre años.

Para analizar la variabilidad interanual en la estructura de tallas se tomaron en cuenta los siguientes períodos: 1996-1997 (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001), 1998-1999 (Markaida, 2006b) y 2003-2004 (nuestros muestreos biológicos).

### **2.3. Movimientos horizontales y migraciones verticales de *Dosidicus gigas***

#### **2.3.1. Marcaje satelital en el Golfo de California**

Se colocaron 3 marcas satelitales PAT 3.0 (por sus siglas en inglés: Pop-up Archival Transmitting; Wildlife Computers) en ejemplares de *D. gigas* de gran tamaño (> 77 cm LM) en el área frente a Santa Rosalía (Golfo de California) durante los días 25 y 26 de Octubre de 2004 (ver Fig. 12 y Tabla V).

Los calamares fueron capturados en las zonas de pesca comercial utilizando grandes poteras luminiscentes (40 cm) entre el atardecer y la medianoche. La posición de colocación de las marcas satelitales fue establecida con un GPS de mano (Garmin GPSMAP 76).

Durante el procedimiento de marcaje, las marcas satelitales fueron adheridas a la superficie ventral de la aleta a través de 2 puntos de anclaje (Fig. 6), y el calamar es liberado lo más rápido posible para maximizar la probabilidad de supervivencia. De forma paralela, se realizó una irrigación de las branquias con agua de mar a lo largo del procedimiento de marcado, el cual tiene una duración aproximada de 5 minutos.

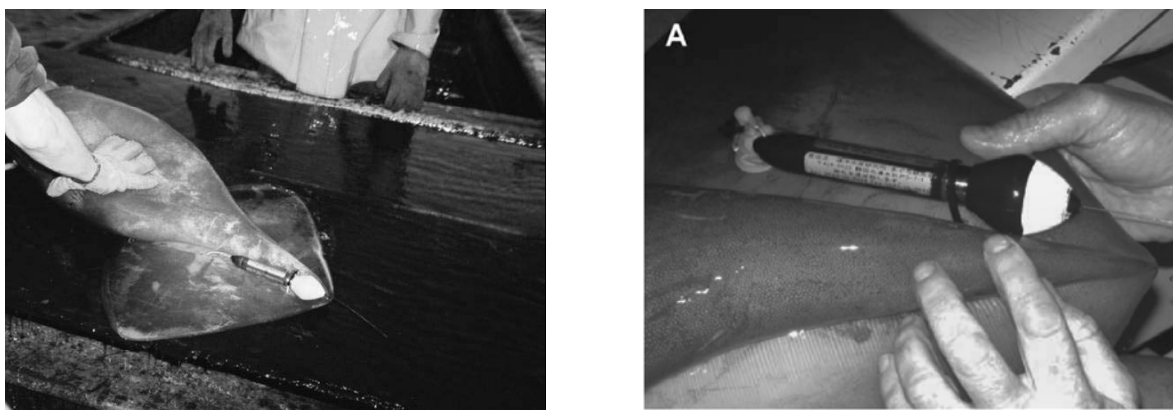


Figura 6. Marcaje satelital de *Dosidicus gigas*. En el recuadro derecho se observa con mayor detalle la marca satelital PAT y los puntos de anclaje durante la colocación.

Las marcas satelitales PAT registran presión (profundidad), temperatura y nivel de luz a una frecuencia de muestreo de 0.2 Hertz. Estas marcas son programadas para liberarse activamente del calamar en una fecha establecida; luego flotan a la superficie y comienzan a transmitir un resumen de los datos al sistema satelital ARGOS desde donde pueden ser recuperados. Dicho resumen de datos incluye histogramas del tiempo de ocupación a diferentes profundidades y temperaturas (12 categorías de profundidad/temperatura, períodos de 1-2 horas). También incluye los valores máximos y mínimos de profundidad y temperatura en cada período. La serie de tiempo completa de los datos es almacenada en un chip y sólo se tiene acceso cuando la marca es recuperada.

Una vez que la marca es liberada y se encuentra flotando en superficie, la posición aproximada es informada por ARGOS en cada transmisión (varias veces por día), las cuales continúan hasta que se termina la batería de la marca (típicamente 2 semanas). Cabe destacar que no fue posible aplicar los métodos de geo-localización basados en el nivel de luz (Teo *et al.*, 2004) debido a que la calidad de los datos no fue la adecuada tomando en cuenta que los calamares no pasan mucho tiempo en superficie.

### **2.3.2. Marcaje satelital y análisis de contenido estomacal en el Océano Pacífico**

**a) Pesca de calamar gigante.** Las operaciones de pesca fueron realizadas a bordo del buque pesquero comercial B/P “Jurel XI” durante la noche del 10 y 11 de Junio de 2005 en la costa occidental de la Península de Baja California, frente a la entrada principal de Bahía Magdalena con profundidades de fondo de 84-90 m (ver Fig. 23). El arte de pesca utilizado para la captura de los calamares gigantes fueron poteras luminiscentes de 40 cm

**b) Marcado satelital.** Se colocaron cuatro marcas satelitales PAT (por sus siglas en inglés: Pop-up Archival Transmitting; Wildlife Computers) en ejemplares de *D. gigas* de gran tamaño durante la noche del 10 de Junio de 2005 (ver Tabla VI). La posición inicial de colocación fue determinada a través de la unidad GPS del buque pesquero. El procedimiento de marcado fue igual al mencionado durante el marcaje satelital en el Golfo de California.

**c) Análisis de contenido estomacal.** Se capturaron 48 calamares gigantes en el mismo lugar y de manera simultánea con el marcado satelital. Los ejemplares fueron medidos (LM; largo del manto), se determinó el sexo y se les asignó un estadio de madurez sexual (Lipinski y Underhill, 1995). Los estómagos fueron colectados y preservados congelados hasta los análisis en el laboratorio. A cada estómago se le asignó un índice subjetivo de llenado desde 0 hasta 4 (0 = vacío, 4 = lleno). Los peces consumidos fueron identificados de acuerdo a la anatomía general externa, a los otolitos y a los huesos siguiendo el trabajo de García-Godos (2001) y consultando las colecciones del CICIMAR y CIBNOR (La Paz, México). Los picos de los cefalópodos fueron identificados de acuerdo al trabajo de Clarke (1986). Los crustáceos fueron identificados por su exoesqueleto. El análisis cuantitativo estuvo basado en la frecuencia de ocurrencia (FO), número (N) y peso (P) de cada componente individual de la dieta (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006a). Las dimensiones de los peces consumidos fueron estimadas de acuerdo a los otolitos a partir de las relaciones disponibles (Aurióles-Gamboa, 1991). Los crustáceos intactos fueron medidos del cefalotórax a la cola y pesados.

**d) Perfiles verticales de oxígeno.** Los perfiles de oxígeno fueron colectados a través del Programa Oceanográfico IMECOCAL (Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California) durante el crucero IMECOCAL 0507/08 (Julio-Agosto 2005) en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California. Para la obtención de los datos se utilizó un CTD (Sea-Bird Electronics; SBE-911), el cual fue lanzado desde el buque oceanográfico B/O Francisco de Ulloa. Fueron seleccionadas 4 estaciones oceanográficas

localizadas cerca del lugar del mercado satelital, las cuales forman parte del transecto más austral de la grilla de estaciones IMECOCAL (ver Fig. 23).

### 3. Resultados

#### 3.1. Variabilidad interanual de la estructura poblacional de *D. gigas*

##### 3.1.1. Proporción de sexos

Tanto en el 2003 como en el 2004, las hembras superaron significativamente a los machos ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ) y la proporción de sexos fue de 1.45:1 y de 1.72:1 respectivamente (Tabla I). Los muestreos mensuales registraron una fuerte variabilidad en la proporción de sexos, oscilando entre un máximo de 4.67:1 en agosto de 2004 y un mínimo de 0.76:1 en abril de 2004 (Fig. 7). Las hembras superaron en número a los machos en la mayoría de los muestreos a excepción de octubre 2003 y abril 2004. No obstante, estas diferencias fueron significativas sólo en algunos meses ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ; Tabla I).

Tabla I. Cantidad (n) de hembras y machos analizados durante los muestreos del 2003 y 2004. Valores de la proporción de sexos (H/M) y del análisis Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) con su probabilidad (p) asociada. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Fecha	Hembras	Machos	H/M	$\chi^2$	p
Mayo-2003	31	17	1.82	4.08	p<0.04*
Junio-2003	31	25	1.24	0.64	p<0.42
Agosto-2003	31	16	1.94	4.79	p<0.03*
Octubre-2003	17	18	0.94	0.03	p<0.86
<b>Total 2003</b>	<b>110</b>	<b>76</b>	<b>1.45</b>	<b>6.22</b>	<b>p&lt;0.01*</b>
Marzo-2004	18	14	1.29	0.50	p<0.48
Abril-2004	16	21	0.76	0.68	p<0.41
Junio-2004	56	50	1.12	0.34	p<0.56
Julio-2004	33	17	1.94	5.12	p<0.02*
Agosto-2004	56	12	4.67	28.47	p<0.01*
Octubre-2004	29	7	4.14	13.44	p<0.01*
<b>Total 2004</b>	<b>208</b>	<b>121</b>	<b>1.72</b>	<b>23.01</b>	<b>p&lt;0.01*</b>



**a) Ejemplares inmaduros:** en todos los muestreos del 2003 y 2004 las hembras inmaduras superaron en número a los machos de la misma condición. Sin embargo, las diferencias fueron significativas sólo en algunos meses ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ).

**b) Ejemplares madurando:** durante el 2003 las hembras madurando superaron en número a los machos de esa condición mientras que en el 2004 se observó lo opuesto. De todas formas, las diferencias fueron significativas sólo en algunos meses ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ).

**c) Ejemplares maduros:** en la mayoría de los muestreos del 2003 y 2004 se observaron más machos maduros que hembras de esa condición. Sólo en los muestreos de agosto 2003 y abril 2004 las hembras superaron en número a los machos (Fig. 7). Sin embargo, las diferencias no fueron significativas en ningún muestreo ( $\chi^2$ ,  $p > 0.05$ ).

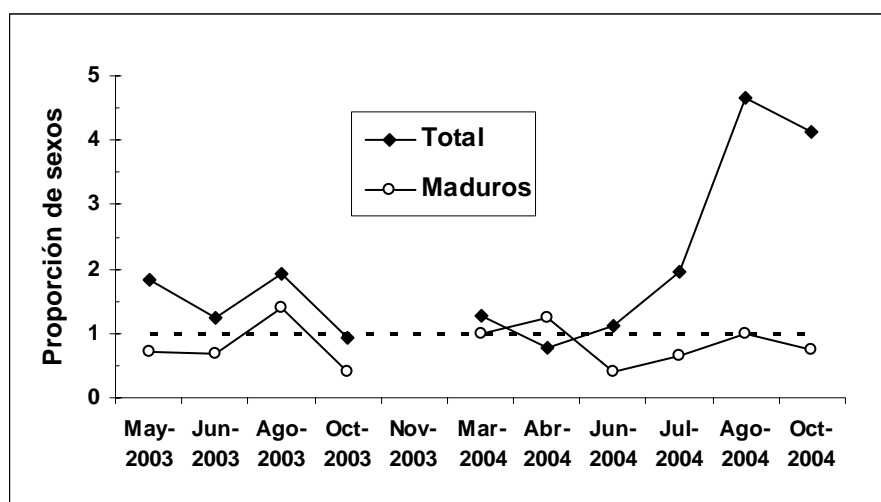


Figura 7. Valores de la proporción de sexos para el total de calamares y para los individuos sexualmente maduros durante los muestreos mensuales del 2003 y 2004 en Santa Rosalía.

Con respecto a la variabilidad interanual, el valor de la proporción de sexos del 2003 no difirió significativamente del obtenido en el 2004 ( $\chi^2$ ,  $p > 0.05$ ; Tabla II). Esto se verificó con los ejemplares inmaduros y maduros. No obstante, en el caso de los especímenes madurando la proporción de sexos del 2003 difirió significativamente del valor obtenido en el 2004 ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ; Tabla II).

Tabla II. Valores de la proporción de sexos para los ejemplares inmaduros, madurando y maduros durante el 2003 y 2004. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Proporción de sexos	2003	2004	$\chi^2$	p
Inmaduros	2.73	2.59	0.0036	$p < 0.95$
Madurando	6.75	0.32	5.8479	$p < 0.02^*$
Maduros	0.76	0.74	0.0003	$p < 0.99$
<b>Total</b>	<b>1.45</b>	<b>1.72</b>	<b>0.0233</b>	<b><math>p &lt; 0.88</math></b>

### 3.1.2. Madurez sexual

**a) Hembras:** durante la temporada de pesca del 2003 se observó una mayor proporción de hembras maduras y madurando en comparación con la temporada de pesca del 2004, en la cual se observó una fuerte dominancia de hembras inmaduras.

Los porcentajes de hembras inmaduras durante los muestreos del 2003 (26-45 %) fueron menores a los valores del 2004 (63-94 %; Fig. 8). Por su parte, los porcentajes de hembras madurando durante los muestreos del 2003 (10-42 %) fueron mayores a los del 2004 (0-7 %). Los porcentajes de hembras maduras durante los muestreos del 2003 fueron

superiores al 30 % con un máximo entre junio y agosto (42 y 45 %, respectivamente) mientras que en los muestreos del 2004 las hembras maduras no superaron el 10 % a excepción de abril alcanzando el 31 % (Fig. 8).

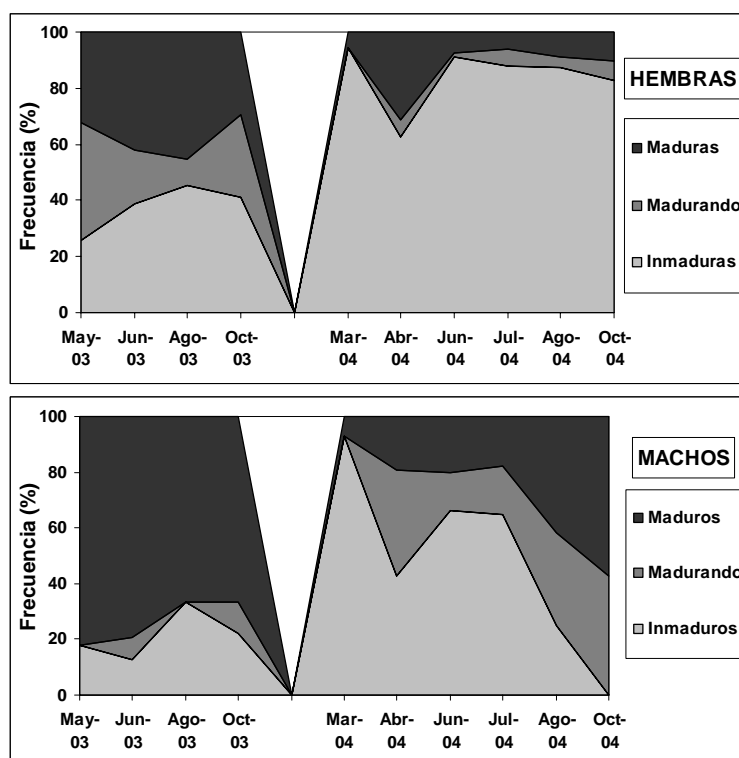


Figura 8. Distribución porcentual de los estadios de madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) para ambos sexos durante los muestreos mensuales de 2003 y 2004.

**b) Machos:** durante la temporada de pesca del 2003 se observó una mayor proporción de machos maduros en comparación con la temporada de pesca del 2004 en la cual se observó una fuerte dominancia de machos inmaduros.

Los porcentajes de machos inmaduros durante los muestreos del 2003 reflejaron valores bajos que oscilaron en el rango 13-33 %, mientras que los muestreos del 2004

reflejaron una clara dominancia de los machos inmaduros (43-93 %) con la excepción de los últimos 2 muestreos (agosto y octubre) en los cuales se observó un aumento de machos madurando y maduros (Fig. 8). Con respecto a los porcentajes de machos madurando durante los muestreos del 2003, los valores fueron muy bajos o incluso nulos en algunos muestreos (0-11 %), mientras que los valores del 2004 fueron mayores y oscilaron en el rango 14-43 %, con la excepción del muestreo de marzo en el cual no se registraron machos madurando (Fig. 8). La proporción de machos maduros fue dominante en todos los muestreos del 2003 (67-82 %), mientras que en el 2004 los valores fueron menores mostrando un aumento progresivo a lo largo de la temporada, con un mínimo en marzo (7 %) y un máximo en octubre (57 %; Fig. 8).

### 3.1.3. Estructura de tallas

Tanto en el 2003 así como en el 2004, la talla media de las hembras fue significativamente mayor a la de los machos (Mann-Whitney;  $p < 0.05$ ). Esta característica se observó en todos los estadios de madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros).

**a) Hembras:** durante el 2003, las hembras mostraron tallas (LM) entre 34 y 88 cm con una moda en 74 cm, mientras que en el 2004 se observaron tallas más pequeñas, en el intervalo 32-78 cm LM y una moda entre 52 y 58 cm (Fig. 9). La talla media de las hembras en el 2003 fue significativamente mayor (Mann-Whitney;  $p < 0.05$ ) a la del 2004. Esta diferencia significativa se verificó con las hembras madurando y maduras, pero no en el caso de las hembras inmaduras.

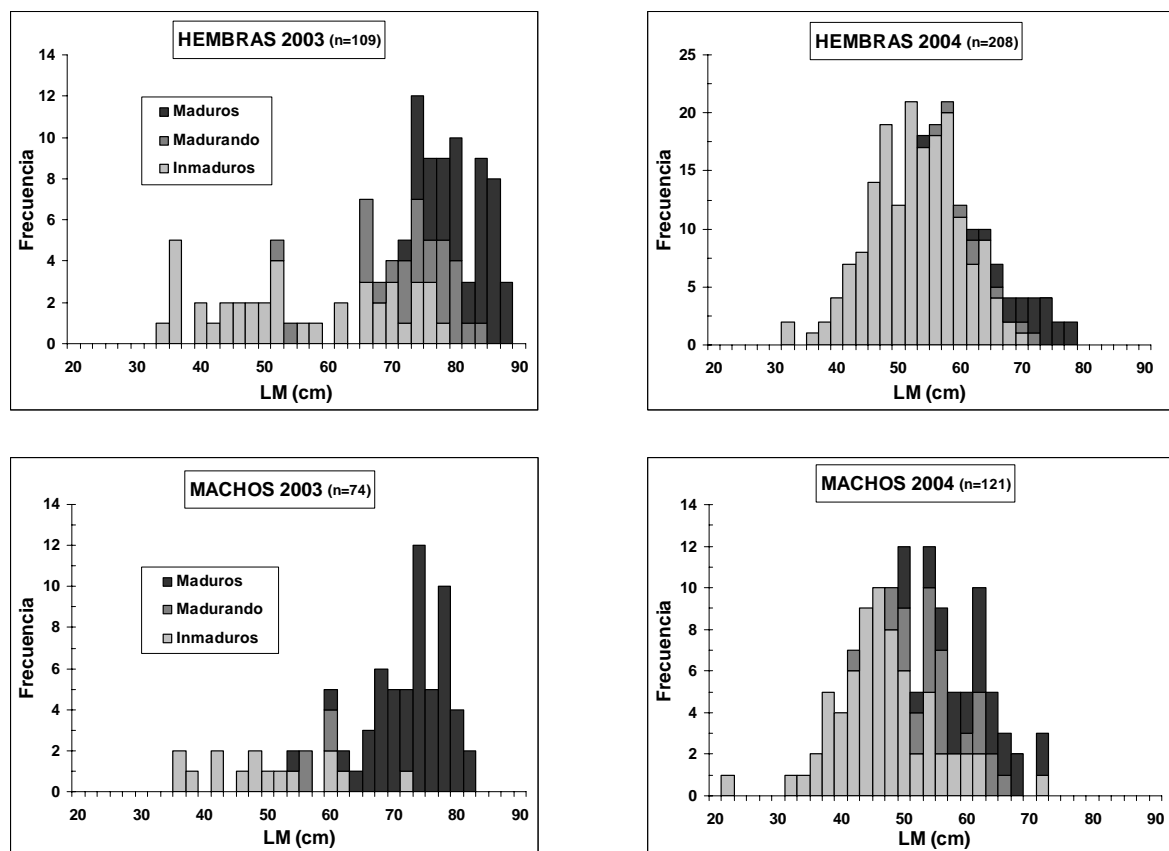


Figura 9. Distribución de la longitud del manto (LM; cm) de machos y hembras según la madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) durante 2003 y 2004.

**b) Machos:** los machos analizados durante el 2003 mostraron tallas (LM) entre 36 y 82 cm con una moda en 74 cm, mientras que en el 2004 se observaron tallas más pequeñas, en el rango 22-72 cm con una moda a los 50-54 cm (Fig. 9). La talla media de los machos durante el 2003 fue significativamente mayor (Mann-Whitney;  $p < 0.05$ ) a la del 2004. Esta diferencia significativa se verificó exclusivamente con los machos maduros pero no en el caso de los inmaduros y madurando.

### 3.1.4. Talla media de madurez ( $LM_{50}$ )

Durante el 2003 las hembras maduraron a los 77 cm LM y los machos a los 57 cm LM, mientras que en el 2004 las hembras maduraron a tallas menores (69 cm LM) y los machos a tallas levemente mayores (59 cm LM; Fig. 10).

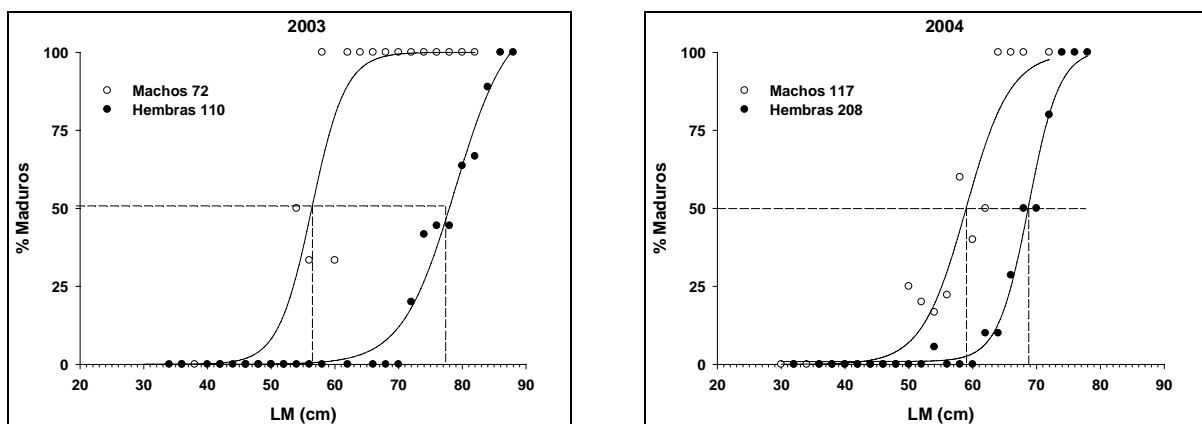


Figura 10. Distribución porcentual de ejemplares maduros (machos y hembras) para cada intervalo de talla (largo del manto, LM) durante las temporadas de pesca 2003 (izquierda) y 2004 (derecha). Se ajustaron curvas sigmoideas para estimar la talla media de madurez equivalente al momento en que el 50% de los individuos está maduro.

### 3.1.5. Variabilidad interanual en la estructura de tallas (período 1996-2004)

Se observó una fuerte variabilidad interanual en la talla media, de machos y hembras en la región de Santa Rosalía, durante el período 1996-2004 (excepto 2000-2002). Los resultados del ANOVA no paramétrico Kruskal-Wallis mostraron diferencias muy significativas ( $p < 0.01$ ) en las tallas medias según el sexo y la madurez sexual para todos los años considerados (Tabla III). Existieron importantes diferencias en el tamaño de las muestras debido a que la cobertura de los muestreos mensuales fue parcial en 1997 y también a la baja disponibilidad de calamar gigante en 1998.

Tabla III. Talla media (largo del manto en cm) de hembras y machos según el estadio de madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). Probabilidad asociada al análisis Kruskal-Wallis. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

<b>Hembras</b>	<b>1996</b>	<b>1997</b>	<b>1998</b>	<b>1999</b>	<b>2003</b>	<b>2004</b>	<b>p</b>
Inmaduras	51.5	46.0	20.9	32.3	55.5	52.2	$p < 0.01^*$
Madurando	67.4	59.9	26.4	35.0	72.4	62.3	$p < 0.01^*$
Maduras	74.4	75.3	25.4	36.2	80.4	69.9	$p < 0.01^*$
Total	60.2	57.3	23.2	33.5	69.2	54.4	$p < 0.01^*$
n	274	64	13	384	110	208	
<b>Machos</b>							
Inmaduros	42.9	40.3	22.3	27.9	49.3	46.1	$p < 0.01^*$
Madurando	46.8	43.4	27.6	29.1	57.6	54.8	$p < 0.01^*$
Maduros	61.4	61.7	-	33.3	72.5	59.8	$p < 0.01^*$
Total	57.8	51.1	23.8	31.1	66.7	51.0	$p < 0.01^*$
n	113	19	4	180	76	121	

Durante los períodos 1996-1997 y 2003-2004, la población de calamar gigante en Santa Rosalía estuvo dominada por calamares maduros de gran tamaño, mientras que en el período 1998-1999 se observaron calamares maduros de tamaño mediano (Fig. 11).

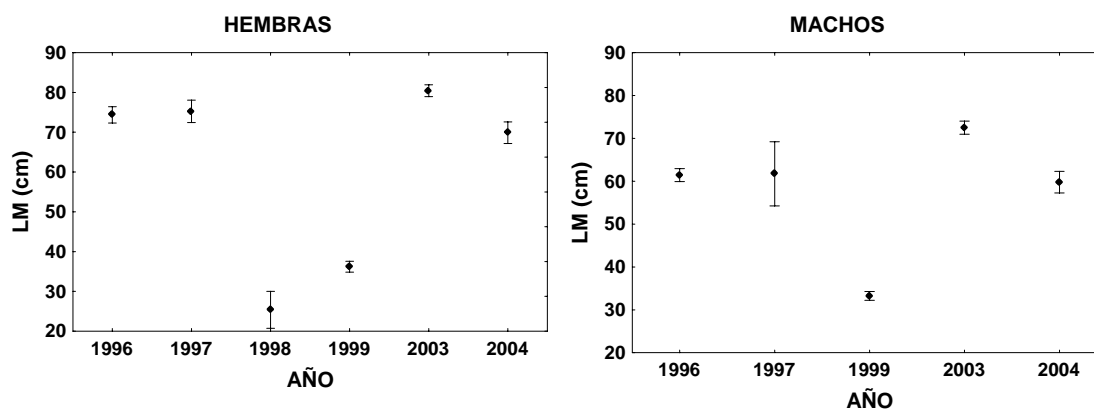


Figura 11. Talla media anual (largo del manto, LM) e intervalo de confianza (95 %) para hembras (izquierda) y machos (derecha), sexualmente maduros, durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). En el año 1998 no se capturaron machos maduros.

También se realizaron análisis a posteriori Mann-Whitney para detectar aquellos años con tallas medias similares. La mayoría de dichos análisis registraron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los años considerados. Los únicos años que mostraron ejemplares con tallas medias similares fueron 1996-1997 en el caso de las hembras y 1996-1997-2004 en los machos (Tabla IV).



Tabla IV. Valores de probabilidad (p) asociados a los análisis a posteriori Mann-Whitney con las tallas medias de los ejemplares sexualmente maduros: hembras (arriba) y machos (abajo). Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre años.

Hembras	1997	1998	1999	2003	2004
1996	p< 0.31	p<0.01*	p<0.01*	p<0.01*	p<0.01*
1997		p<0.01*	p<0.01*	p<0.01*	p< 0.01*
1998			p<0.01*	p<0.01*	p<0.01*
1999				p<0.01*	p<0.01*
2003					p<0.01*

Machos	1997	1998	1999	2003	2004
1996	p< 0.81	-	p<0.01*	p<0.01*	p<0.20
1997		-	p<0.01*	p<0.01*	p< 0.64
1998			-	-	-
1999				p<0.01*	p<0.01*
2003					p<0.01*

### 3.2. Movimientos horizontales y migraciones verticales de *D. gigas*

#### 3.2.1. Marcaje satelital en el Golfo de California

##### a) Movimientos horizontales de larga distancia

De acuerdo a los desembarques pesqueros y a los estudios convencionales de marcado y recaptura (Markaida *et al.*, 2005), los ejemplares adultos de *D. gigas* realizan una migración durante el otoño tardío (finales de Noviembre) alejándose del área de pesca

localizada frente a Santa Rosalía. Se piensa que la mayoría de los calamares cruzan el Golfo de California hacia el área de pesca frente a Guaymas pero los detalles de dicha migración (rutas y tiempos) aún no son bien comprendidos. En este contexto, y tomando en cuenta las fechas de nuestro marcado satelital (Octubre), nuestros resultados podrían confirmar algunas de estas migraciones horizontales o reflejar otras rutas migratorias.

Las posiciones de colocación y liberación (“pop-up”) de las marcas satelitales PAT utilizadas en el presente estudio se indican en la Figura 12 y Tabla V. Las 3 marcas PAT colocadas a finales de Octubre de 2004 (PAT 2-4) aparecieron en superficie a una distancia considerable del lugar del marcado. La marca PAT 2 se liberó en el tiempo programado luego de 7 días y apareció en la Cuenca del Carmen, aproximadamente 200 km al sur del lugar del marcado, lo cual es consistente con una velocidad de migración de 30 km/día ( $0.35 \text{ m s}^{-1}$  o  $0.5 \text{ LM s}^{-1}$ ). Por su parte, la marca PAT 4 se reportó aún más lejos en la misma dirección sureste, mientras que PAT 3 apareció al este de Santa Rosalía del otro lado de la Cuenca de Guaymas. De todas formas, hay que mencionar que las marcas PAT 3-4 se liberaron de forma prematura y estuvieron flotando en superficie por varios días antes de reportarse al sistema satelital ARGOS, razón por la cual su posición exacta de liberación es incierta.

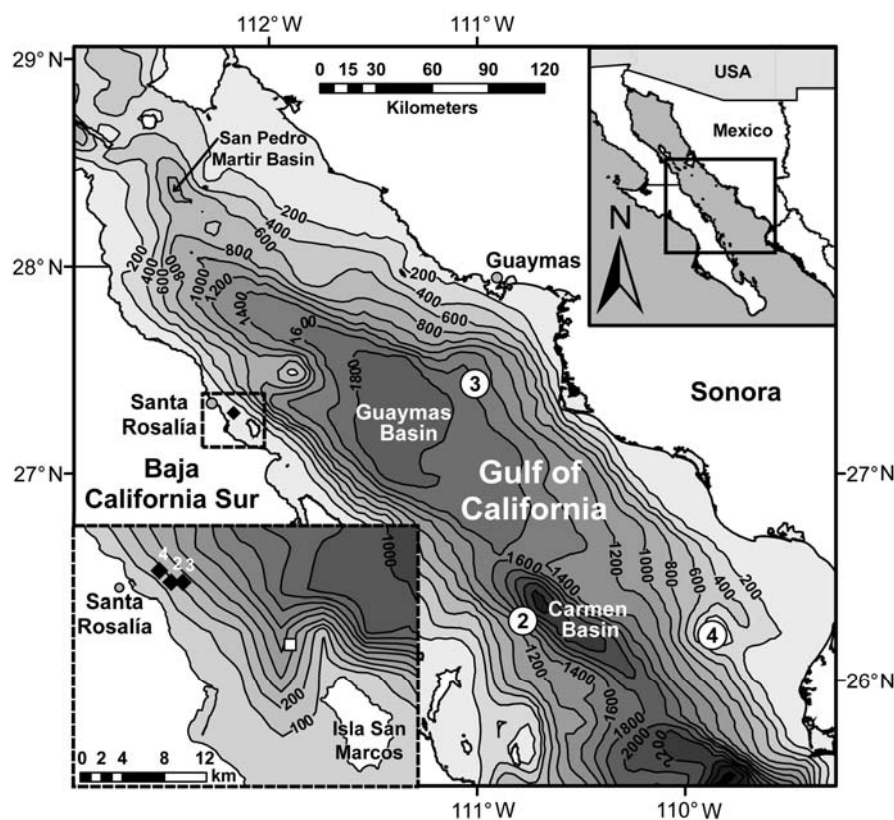


Figura 12. Marcado satelital de *D. gigas* en la región central del Golfo de California. El rombo negro localizado frente a Santa Rosalia indica el lugar de captura y del marcado satelital. Los círculos blancos con números (2-3-4) indican la posición de liberación de las marcas satelitales (ver Tabla V para mayor detalle). Los contornos batimétricos son cada 200 metros. El recuadro inferior izquierdo muestra una vista detallada del área de Santa Rosalía. Los rombros negros con números blancos (2-3-4) indican la posición de colocación de cada marca satelital. El cuadrado blanco indica el lugar en donde se realizaron los perfiles verticales de oxígeno. Los contornos batimétricos en el recuadro inferior izquierdo son cada 100 metros.

Tabla V. Información general del marcado satelital de *D. gigas* en el Golfo de California. La fecha de liberación (“Pop-up”) corresponde al último período de tiempo con datos colectados utilizables, el cual finaliza cuando la marca se libera en la fecha programada o se libera del calamar de forma prematura. La posición de liberación corresponde a la primera localización geográfica de la marca reportada a través del sistema satelital ARGOS (primera transmisión). En algunos casos la posición de liberación es incierta. Las marcas PAT 3 y 4 se soltaron accidentalmente del calamar antes de la fecha programada (liberación prematura) y permanecieron flotando en superficie por 4 días hasta la primera transmisión.

PAT (ID no.)	Largo del manto (cm)	Colocación		Liberación (“Pop-up”)		Profundidad máxima (m)	Comentarios
		Fecha (d/m/a)	Lat./Long. (°N/°W)	Fecha (d/m/a)	Lat./Long. (°N/°W)		
<b>2</b> (52868)	81	25/10/04	27.34/112.22	02/11/04	26.29/110.78	424	Liberación en la fecha programada.
<b>3</b> (52869)	83	25/10/04	27.34/112.22	02/11/04	27.43/111.01	428	Se liberó de forma prematura y permaneció flotando en superficie por 4 días hasta la primera transmisión. <sup>a</sup>
<b>4</b> (52865)	77	26/10/04	27.35/112.24	31/10/04	26.22/109.87	484	Se liberó de forma prematura y permaneció flotando en superficie por 4 días hasta la primera transmisión.

<sup>a</sup> Esta marca fue recuperada físicamente algunos meses después de culminado nuestro experimento de marcado satelital.

## b) Migraciones verticales diarias

Los datos de las marcas satelitales PAT indicaron que *D. gigas* ocupa una gran parte del tiempo a profundidades  $> 200$  m, principalmente durante las horas del día. Los histogramas con el tiempo de ocupación por franja de profundidad (Fig. 13) reflejaron patrones claramente distintos entre el día y la noche. Las diferencias diarias en la distribución vertical fueron evidentes en cada una de las marcas satelitales analizadas aunque también se observaron variaciones entre ellas y en el grado de solapamiento entre el día y la noche. El pico de la distribución nocturna se localizó en el intervalo 50-150 m, mientras que el pico de la distribución diurna fue más profundo entre 200 y 350 m (Fig. 13). El histograma de la marca PAT 2 reflejó una distribución nocturna más equitativa entre las diferentes categorías batimétricas, permaneciendo una cantidad de tiempo anormalmente alta en la franja 300-400 m.

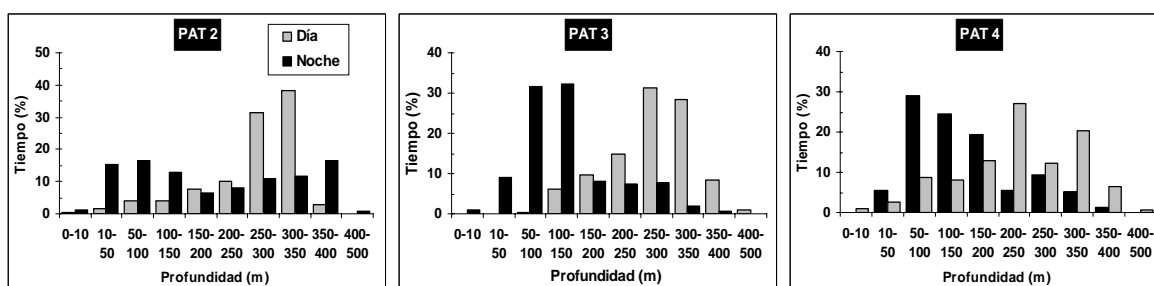


Figura 13. Marcas satelitales en el Golfo de California (PAT 2-4). Histogramas con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises representan al día mientras que las barras negras corresponden a la noche.

La distribución vertical de los calamares en relación a las categorías de temperatura revelaron un solapamiento considerable entre la selección día-noche, principalmente en las

marcas PAT 2 y 4 (Fig. 14). Las preferencias de temperatura observadas durante el día se centraron en el intervalo 12-14 °C, aunque en el caso de PAT 4 dicho intervalo fue un poco más amplio 10-16 °C. Por otro lado, la selección de hábitat nocturna reflejó una mayor variabilidad entre las 3 marcas analizadas. De todas formas, las temperaturas experimentadas durante la noche fueron generalmente más cálidas que las diurnas, lo cual se asocia con profundidades más someras (Fig. 14).

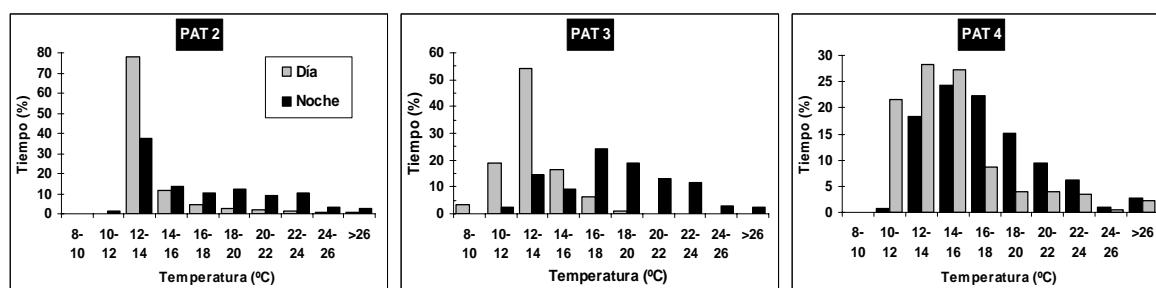


Figura 14. Marcas satelitales en el Golfo de California (PAT 2-4). Histogramas con el tiempo de ocupación en cada categoría de temperatura. Las barras grises corresponden al día y las barras negras a la noche.

### c) Cambios en la distribución vertical durante las migraciones horizontales

La pesquería comercial de *D. gigas* en el área frente a Santa Rosalía se realiza fundamentalmente a lo largo de la isobata de 300-400 m, la cual corresponde al borde occidental del cañón submarino localizado entre la Isla San Marcos y la costa de la península (ver Fig. 12). La profundidad aumenta rápidamente cuando nos movilizamos al este hacia la Cuenca de Guaymas. Es de suponer que los calamares marcados (PAT 2-4) hayan tenido que pasar a través de esta zona con grandes profundidades durante sus migraciones horizontales.

El análisis de los valores máximos y mínimos de profundidad en cada intervalo de tiempo (1-2 horas) reveló que los calamares aumentaron progresivamente su amplitud vertical total a medida que se alejaron del área frente a Santa Rosalía y se movilizaron hacia aguas más profundas en la región central del Golfo de California (Fig. 15). Esta tendencia a profundizarse se evidenció principalmente con los datos de las marcas PAT 2 y 3, en las cuales después del tercer día, casi toda la actividad diurna de ambos calamares se registró a profundidades > 300 m. En el caso de PAT 2, las mayores profundidades se registraron durante las noches, lo cual es atípico, mientras que en el caso de PAT 3 se observaron durante las horas del día, lo cual es consistente con el patrón general de distribución vertical diario descrito anteriormente (día = profundo / noche = somero).

Los datos registrados por la marca PAT 4 fueron diferentes a los observados en las otras marcas (PAT 2 & 3). Este calamar mostró una actividad nocturna poco usual, descendiendo a grandes profundidades (400 m), incluso desde la primera noche luego del marcado (Fig. 15). Además, no reflejó de forma clara el patrón de distribución vertical día-noche ni tampoco la profundización observada en las otras marcas durante los movimientos horizontales.

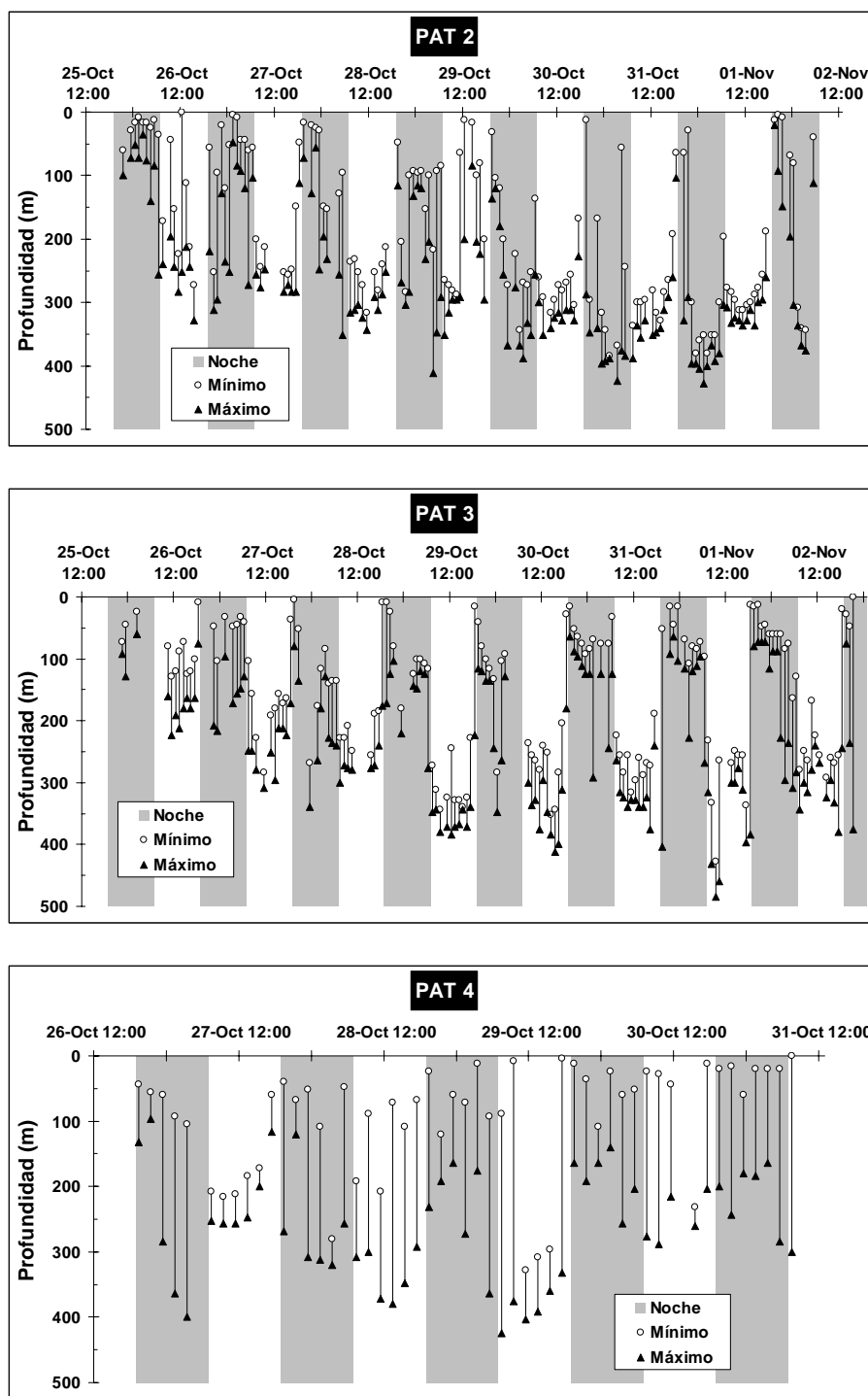


Figura 15. Valores mínimos y máximos de profundidad registrados en cada intervalo de tiempo (1-2 horas) por las marcas PAT 2-3-4 en el Golfo de California. Los períodos sombreados corresponden a las noches.



La Figura 16 muestra las profundidades máximas registradas por cada una de las marcas satelitales en relación al tiempo transcurrido después del marcado. En dicha figura se hace evidente la profundización progresiva de los calamares PAT 2 & 3 y el comportamiento diferente exhibido por PAT 4.

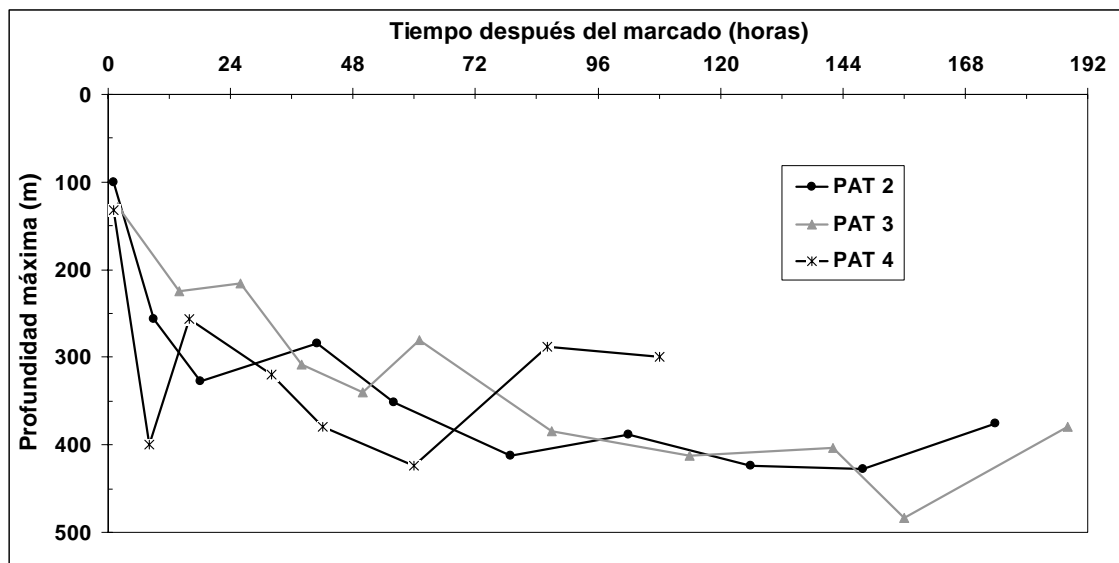


Figura 16. Profundidades máximas registradas por las 3 marcas satelitales PAT en relación al tiempo transcurrido después del marcado.

#### d) Dinámica de las migraciones verticales

Tomando en cuenta que la marca PAT 3 fue recuperada físicamente, fue posible analizar la serie de tiempo completa de los datos (Fig. 17), la cual es mucho más detallada que el resumen de datos transmitido a través del sistema ARGOS. Este calamar reflejó claramente el patrón batimétrico diario descrito anteriormente. Se localizó a profundidades > 200 m durante gran parte del día y registró rápidos movimientos verticales de ascenso en la columna de agua cerca de cada atardecer. Por su parte, durante la noche se mantuvo a

profundidades más someras, aunque fue posible observar rápidos movimientos verticales de descenso hasta profundidades típicamente diurnas en varios momentos de la noche, generalmente hacia el final de la noche y cerca del amanecer (Fig. 17).

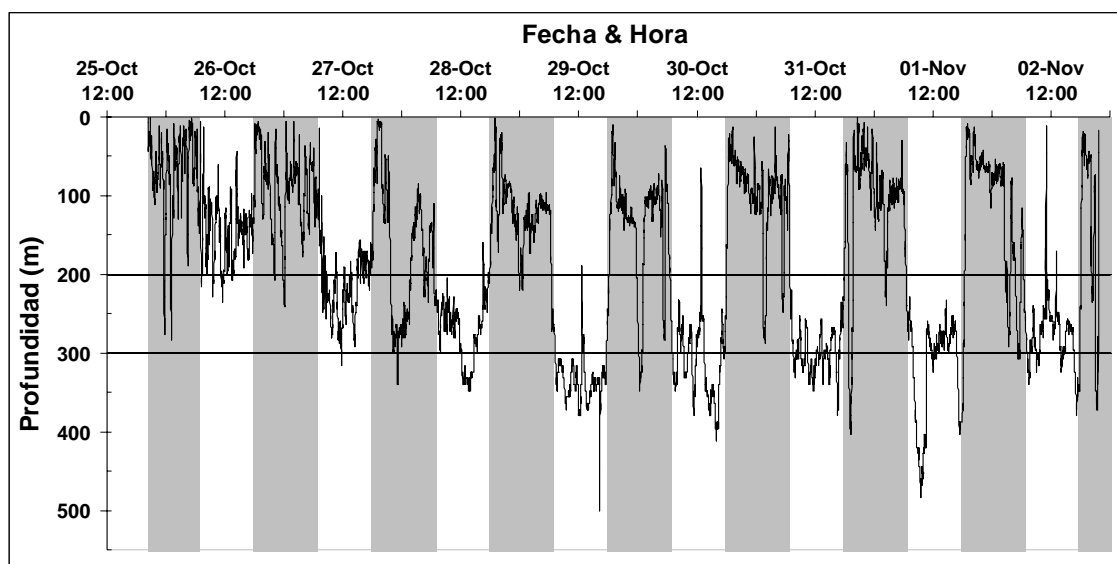


Figura 17. Serie de tiempo completa con los datos de profundidad registrados por la marca PAT 3 en el Golfo de California. Las líneas punteadas en el intervalo de profundidad 200-300 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches.

La frecuencia de buceo o inmersiones fue bastante variable tanto en el día como en la noche. Por ejemplo, en algunas fechas este calamar se mantuvo todo el día en un intervalo de profundidades estrecho, mientras que en otros días mostró una frecuencia de buceo mucho más alta, ampliando su alcance total de profundidades. También se observaron algunos aspectos más constantes o regulares en la dinámica vertical de este calamar tales como los movimientos hacia la superficie cerca del atardecer y los movimientos hacia aguas más profundas cerca del amanecer (Fig. 17).

La alta frecuencia de muestreo (cada 2 segundos) reflejada en la serie de tiempo completa de los datos de PAT 3 permitió calcular las velocidades verticales exhibidas por este calamar. Los valores máximos registrados fueron de  $4.0 \text{ m s}^{-1}$  tanto descendiendo así como ascendiendo. La distribución de velocidades verticales no reflejó ninguna relación evidente con la hora del día (Fig. 18). Además, se analizó la existencia de algún tipo de dependencia con la profundidad, teniendo en cuenta la presencia de una marcada hipoxia a profundidades  $> 200 \text{ m}$  ( $< 20 \text{ } \mu\text{M} \approx 0.5 \text{ ml/l}$  oxígeno disuelto). No se observaron diferencias evidentes en la distribución de velocidades verticales según el nivel de oxígeno (alto, medio y bajo; Fig. 19). Sin embargo, cabe destacar que los valores máximos de velocidad ( $4.0 \text{ m s}^{-1}$ ) fueron observados exclusivamente a profundidades  $> 200 \text{ m}$  dentro de la Zona de Mínimo Oxígeno ( $\text{O}_2$  bajo = hipoxia), lo cual representa un desafío fisiológico para cualquier predador activo con una alta tasa metabólica como es el caso de *D. gigas*.

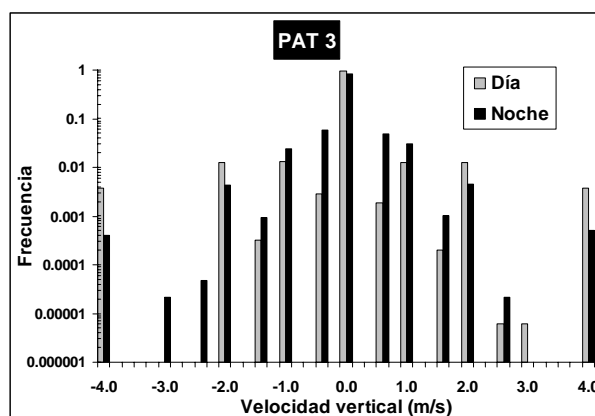


Figura 18. Histograma día-noche con la distribución de velocidades verticales de la marca PAT 3 en el Golfo de California. La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.

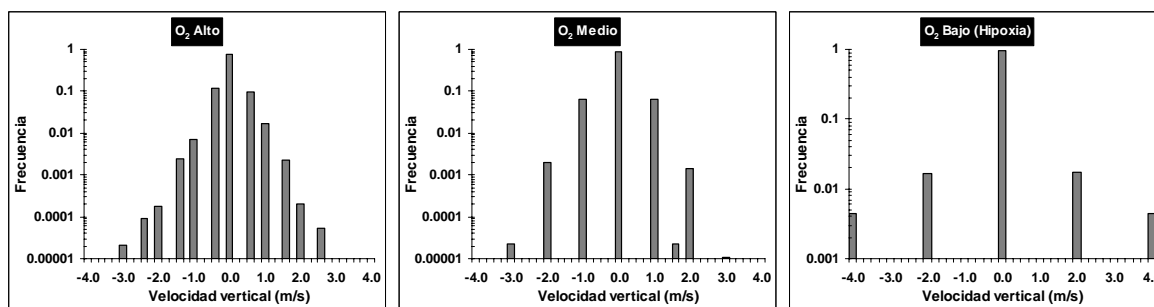


Figura 19. Histogramas de distribución con las velocidades verticales de la marca PAT 3 según el nivel de oxígeno en la columna de agua ( $O_2$  alto = 0-100 m profundidad;  $O_2$  medio = 100-200 m profundidad;  $O_2$  bajo (hipoxia) > 200 m profundidad). La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.

#### e) Distribución vertical en relación con la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO)

Las profundidades > 200-300 m en el Golfo de California están generalmente asociadas con la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991), en donde la concentración de oxígeno disuelto es < 0.5 ml/l (~ 22  $\mu$ M). Por este motivo, resulta sorprendente que un calamar tan activo como *Dosidicus gigas* ocupe la mayor parte de su tiempo, principalmente durante el día, a profundidades > 200 m dentro de esta zona con una marcada hipoxia.

Los perfiles verticales de oxígeno disuelto que se analizaron para caracterizar y localizar la ZMO fueron realizados durante Noviembre de 2005 en cuatro estaciones localizadas frente al área general de Santa Rosalía (Fig. 12). A pesar de haber sido realizados un año después de nuestro marcado satelital (Oct-Nov de 2004), se asume que dichos perfiles son representativos de área y de la época del año. Todos los perfiles

analizados fueron similares y la concentración de oxígeno disuelto a los 200 m de profundidad (0.34-0.52 ml/l) alcanzó aproximadamente el 10 % del valor en superficie (4.0-4.2 ml/l). A los 300 m de profundidad el nivel de oxígeno estuvo en el rango 0.13-0.27 ml/l, lo cual es equivalente a < 5 % del valor en superficie (Fig. 20).

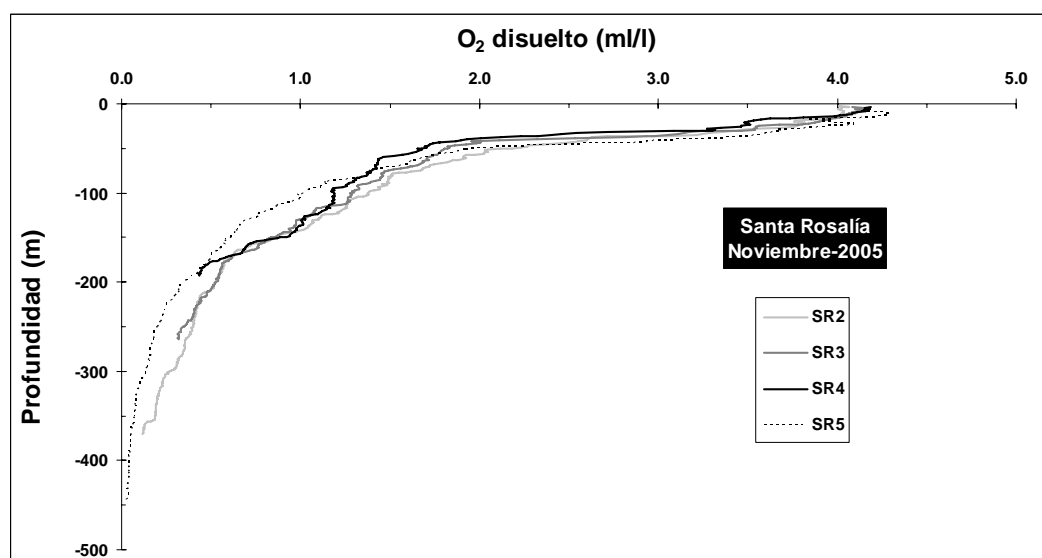


Figura 20. Perfiles verticales de oxígeno disuelto registrados durante Noviembre de 2005 en cuatro estaciones oceanográficas localizadas frente a Santa Rosalía (ver Fig. 12).

En la Figura 21 se observa uno de los perfiles verticales de oxígeno sobrepuesto con el histograma del tiempo ocupado por franja de profundidad para el calamar PAT 3. A pesar de la hipoxia existente a profundidades > 200 m, *Dosidicus gigas* ocupa una gran parte de las horas diurnas en dicha zona, la cual corresponde al límite superior de la ZMO.

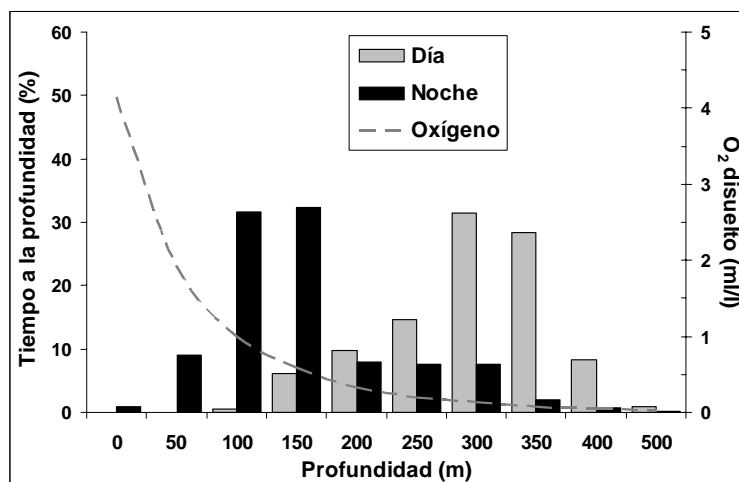


Figura 21. Golfo de California. Histograma día-noche con el tiempo ocupado por el calamar PAT 3 en cada franja de profundidad. Perfil de la concentración de oxígeno disuelto según la profundidad en una de las estaciones oceanográficas analizadas (SR5).

El nivel de actividad (frecuencia de buceo) exhibido por el calamar PAT 3 en este ambiente con déficit de oxígeno parece ser tan activo como el observado en las aguas más superficiales bien oxigenadas (Fig. 22). Esta particularidad fue evidente tanto en las horas diurnas así cómo en las nocturnas. Durante los primeros 2 días después del marcado se observó una alta frecuencia de inmersiones entre la superficie y los 200 m (Fig. 22). En los días sucesivos, a partir del 27 de Octubre, la actividad diurna de este calamar se registró casi exclusivamente por debajo de los 200 m mientras que la actividad nocturna fue más somera pero con rápidas inmersiones profundas en casi todas las noches analizadas. El tiempo de permanencia del calamar PAT 3 en la ZMO mostró una alta variabilidad, desde cortos períodos de tiempo, generalmente en las noches, hasta permanecer todas las horas del día en dicha zona. Además, es importante destacar que dicho calamar se mostró extremadamente activo durante las extensas inmersiones a la ZMO (Fig. 22).

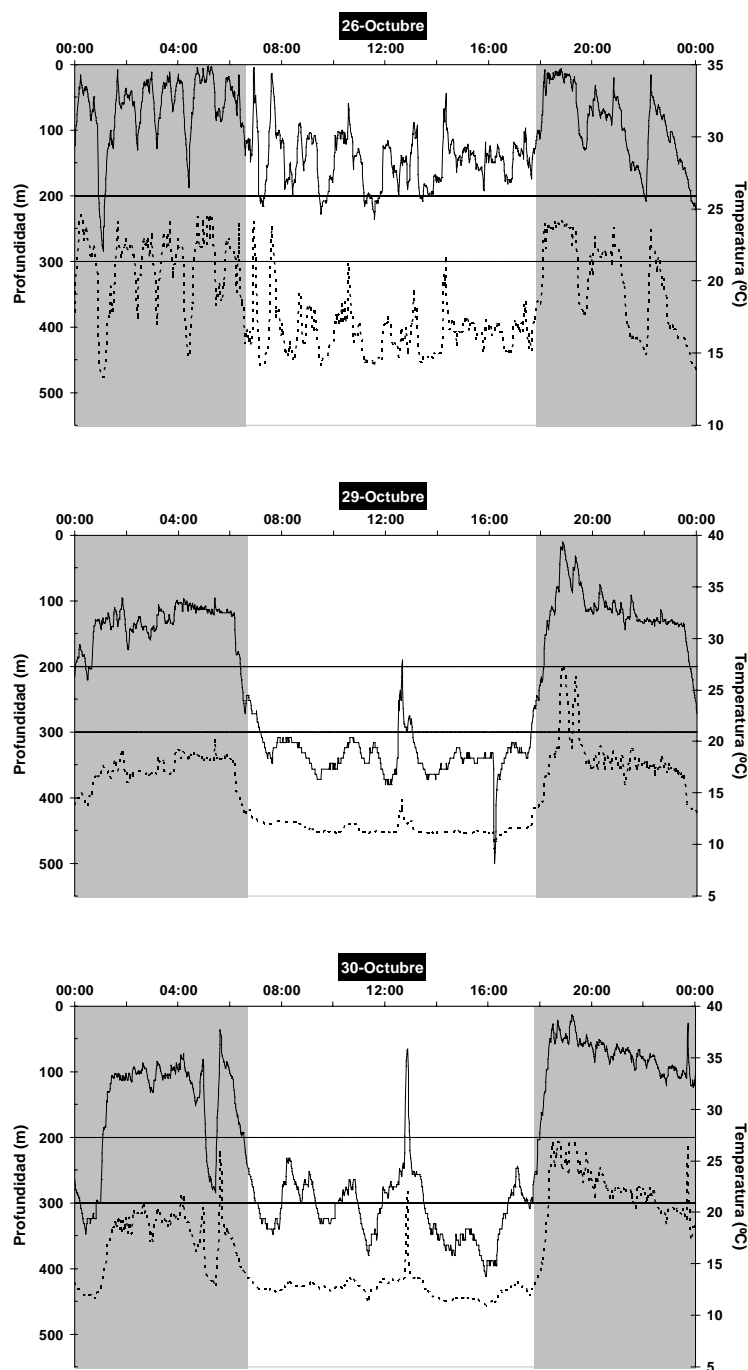


Figura 22. Serie de tiempo expandida con los datos de profundidad de buceo (línea continua) y temperatura (línea punteada) registrados por el calamar con la marca PAT 3 durante los días 26-Oct (arriba), 29-Oct (medio) y 30-Oct (abajo) en el Golfo de California. Las líneas punteadas en el intervalo de profundidad 200-300 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches.

### 3.2.2. Marcaje satelital en el Océano Pacífico

#### a) Migraciones horizontales

Las posiciones de colocación y liberación de las 4 marcas satelitales utilizadas en el Océano Pacífico se indican en la Figura 23 y Tabla VI. Los calamares marcados fueron ejemplares hembras de gran tamaño (77-80 cm LM), presumiblemente maduras. La marca PAT 3 se liberó del calamar en la fecha programada (2 semanas después de la fecha de colocación) y se localizó a 74 km al sur del lugar del marcado. Tanto PAT 1, así como PAT 2, estuvieron flotando en superficie por varios días antes de reportarse al sistema ARGOS, razón por la cual se desconoce la posición exacta de liberación (“pop-up”). De acuerdo a los patrones de deriva observados con estas 2 marcas después de liberarse y mientras flotaban en superficie, daría la impresión que el calamar con la marca PAT 2 permaneció en las cercanías de Bahía Magdalena, mientras que el calamar con la marca PAT 1 migró hacia el sur, probablemente de manera similar a lo observado con PAT 3. Por otra parte, la marca PAT 4 nunca se reportó al sistema ARGOS pero fue recuperada físicamente (28 de Julio de 2005) en una playa cercana a Todos Santos, aproximadamente 200 km al sur del lugar del marcado satelital. Suponemos que este calamar también realizó una migración con dirección sur (Fig. 23).



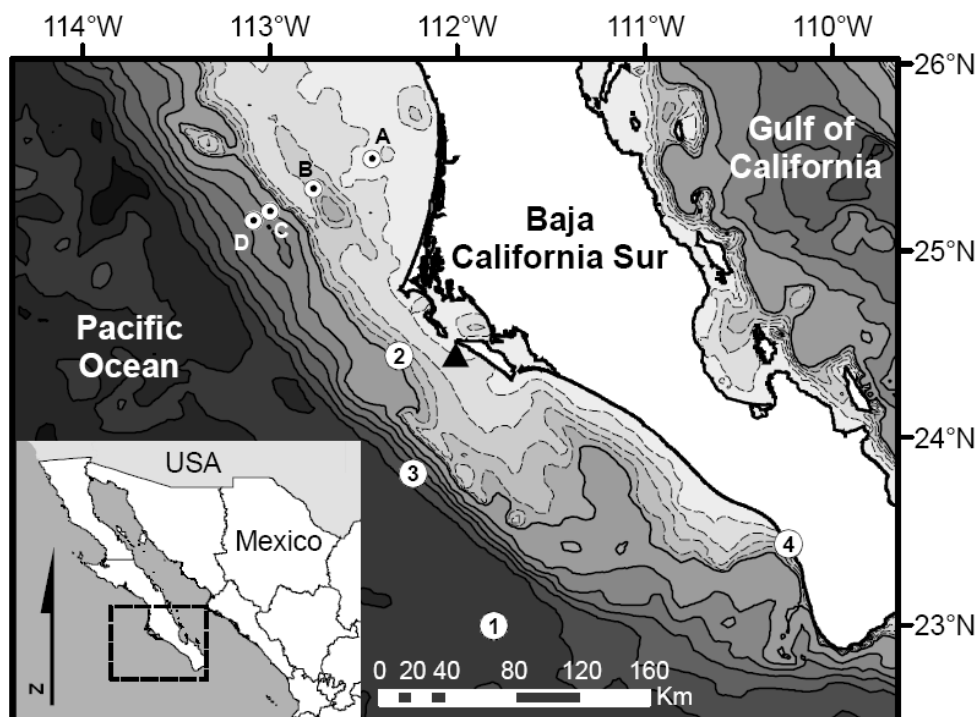


Figura 23. Marcado satelital de *D. gigas* en el Océano Pacífico sobre la costa occidental de la Península de Baja California, frente a Bahía Magdalena. El triángulo negro (▲) indica el lugar de captura y del marcado satelital. Los círculos blancos con números (1-4) indican la posición de liberación de las marcas satelitales (ver Tabla VI para mayor detalle). Los círculos blancos pequeños con un punto negro en el centro indican la posición de los perfiles verticales de oxígeno y corresponden a estaciones oceanográficas del Programa IMECOCAL (A, B, C y D). Los contornos batimétricos son cada 100 m (---) hasta los 500 m (—) y luego cada 200 m (—).

Tabla VI. Información general del marcado satelital de *D. gigas* en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California. La fecha de liberación (“Pop-up”) corresponde al último período de tiempo con datos colectados utilizables, el cual finaliza cuando la marca se libera en la fecha programada o se libera del calamar de forma prematura. La posición de liberación corresponde a la primera localización geográfica de la marca reportada a través del sistema satelital ARGOS (primera transmisión). En algunos casos la posición de liberación es incierta. Las marcas PAT 1 y 2 se soltaron accidentalmente del calamar antes de la fecha programada (liberación prematura) y permanecieron flotando en superficie por algunos días hasta la primera transmisión.

PAT (ID no.)	Largo del manto (cm)	Colocación		Liberación (“Pop-up”)		Profundidad máxima (m)	Comentarios
		Fecha (d/m/a)	Lat./Long. (°N/°W)	Fecha (d/m/a)	Lat./Long. (°N/°W)		
<b>1</b> (52910)	79	10/06/05	24.45/112.01	19/06/05	22.99/111.80	260	Luego de la liberación (19/06), permaneció flotando en superficie hasta la primera transmisión o hasta la activación de la función “liberación prematura” (21/06).
<b>2</b> (54560)	77	10/06/05	24.45/112.01	23/06/05	24.44/112.31	348	Luego de la liberación (21/06), permaneció flotando en superficie hasta la primera transmisión o hasta la activación de la función “liberación prematura” (27/06).
<b>3</b> (54562)	80	10/06/05	24.45/112.01	03/07/04	23.81/112.24	432	Liberación en la fecha programada.
<b>4</b> (23792)	78	10/06/05	24.45/112.01	-	-	452	Nunca se reportó al sistema satelital ARGOS pero fue recuperada (28/07) en Todos Santos (aprox. 200 km al sur del lugar de colocación).

## b) Movimientos verticales diarios

Todos los calamares marcados mostraron una clara preferencia nocturna por un intervalo de profundidades somero entre 10 y 50 metros (Fig. 24). Sin embargo, la distribución vertical durante el día reflejó 2 patrones generales. En el caso de las marcas PAT 1 y 2, las distribuciones verticales fueron similares para el día y la noche, con una preferencia diurna por el rango 10-100 m. En el caso de PAT 3 y 4, las distribuciones durante el día estuvieron desplazadas hacia profundidades mayores (100-150 m), y la mayoría de las horas diurnas fueron ocupadas a profundidades >100 m. De esta forma, existen 2 patrones que se diferencian básicamente por la selección de hábitat durante el día.

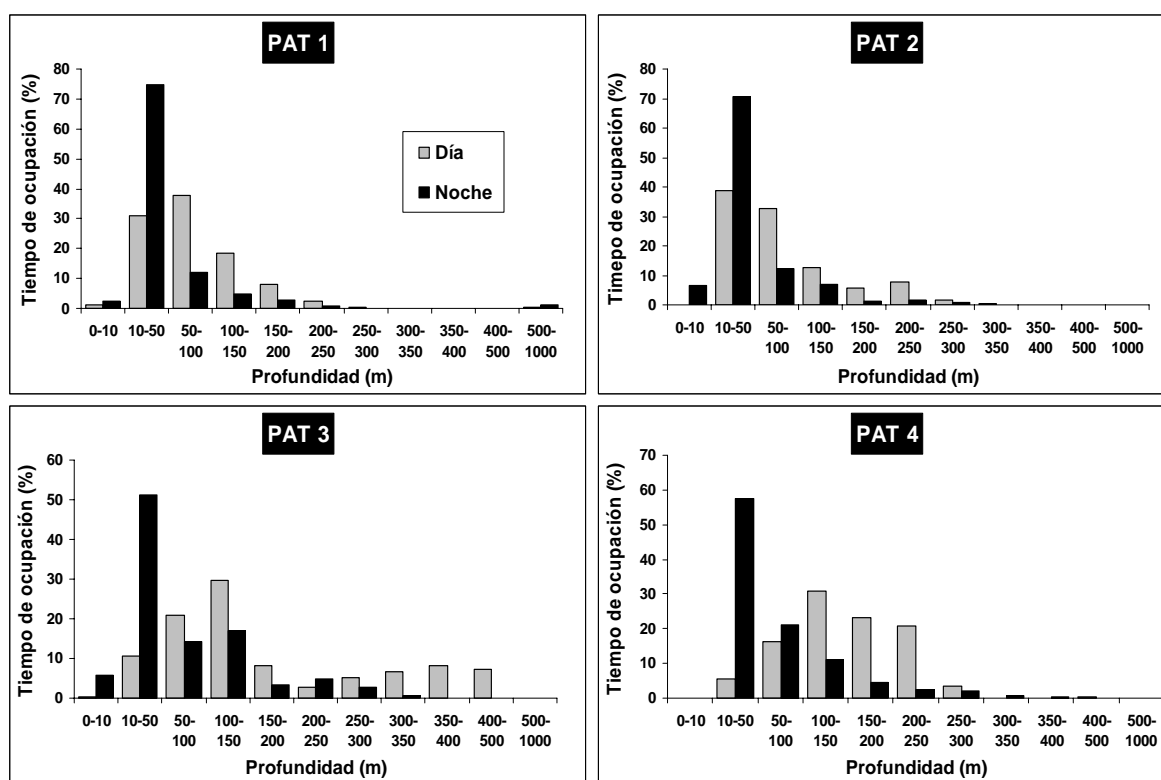


Figura 24. Histogramas con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises corresponden al día mientras que las barras negras corresponden a la noche.

Los histogramas con el tiempo de ocupación por categorías de temperatura (Fig. 25) revelaron una relación más consistente entre la selección de hábitat día-noche. Los 4 calamares marcados ocuparon la mayor parte del día a temperaturas entre 10 y 14 °C. En cambio, las temperaturas experimentadas durante la noche fueron notoriamente más cálidas que las diurnas. Esta tendencia fue particularmente evidente en los datos reflejados por las marcas PAT 1, 3 y 4 (Fig. 25).

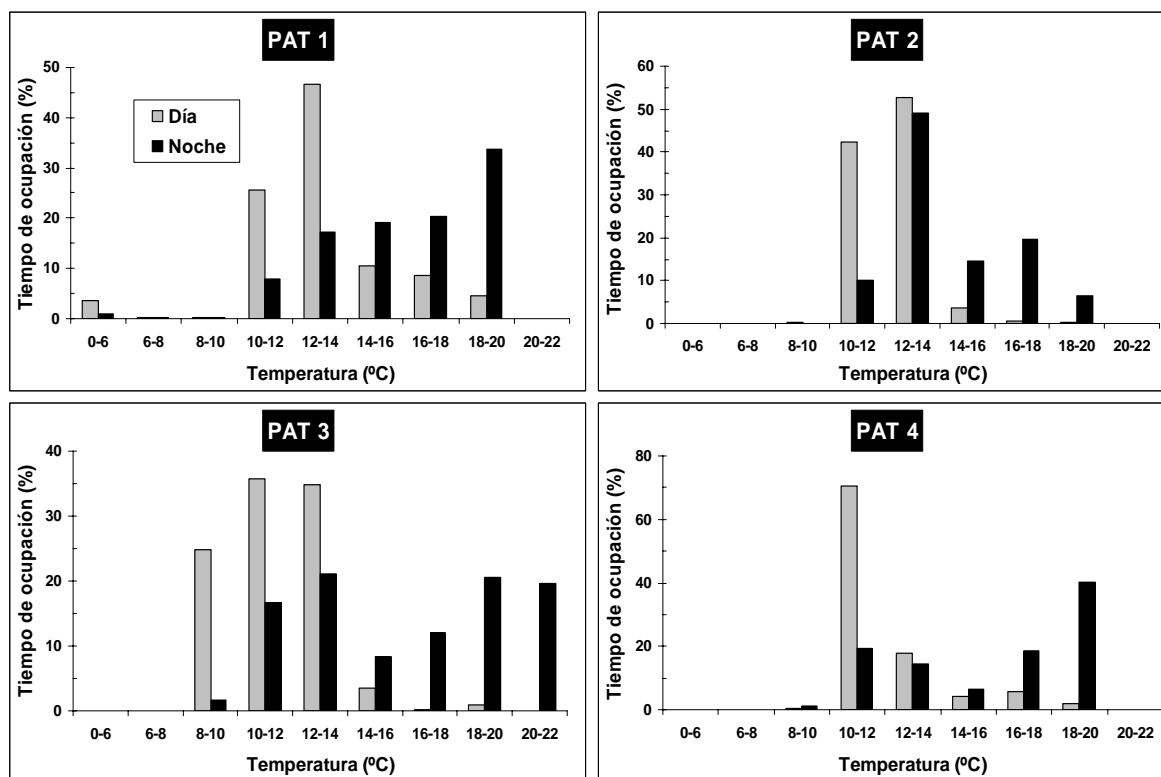


Figura 25. Histogramas con el tiempo de ocupación en cada categoría de temperatura correspondientes a las marcas satelitales del Océano Pacífico. Las barras grises corresponden al día y las barras negras a la noche.

De esta forma, se observa un patrón diario en la selección de hábitat de los 4 calamares marcados que se correlaciona claramente con la temperatura y la profundidad. Cabe mencionar que dicho patrón no resulta tan claro en los datos registrados por la marca

PAT 2, lo cual podría estar reflejando las características someras del área geográfica en donde dicho calamar permaneció después del marcado. De acuerdo a lo discutido anteriormente, los otros calamares marcados (PAT 1, 3 y 4) parecen haber migrado hacia el sur y alejándose de la costa hacia aguas abiertas en donde pueden experimentar un rango más amplio de profundidades y temperaturas.

### **c) Cambios en la distribución vertical durante las migraciones horizontales**

El marcado satelital fue realizado sobre la isobata de 100 m, la cual corresponde al área inmediatamente afuera de Bahía Magdalena (ver Fig. 23). De acuerdo a lo observado en las distribuciones de profundidad (Fig. 24), los 4 calamares se movilizaron desde el lugar del marcado hacia aguas más profundas en algún momento determinado. El análisis de los valores máximos y mínimos de profundidad (períodos de tiempo de 1-2 horas) nos permitió establecer cuando ocurrió dicho movimiento alejándose de la costa.

En el caso de la marca PAT 1, este calamar no superó los 50-100 m de profundidad durante los primeros 4-5 días post-marcado, mientras que en el quinto día la profundidad máxima cambió abruptamente hasta los 200-250 m. Podemos suponer que dicho calamar permaneció por algunos días en el área somera donde se realizó el marcado y posteriormente se movilizó alejándose de la costa hacia aguas más profundas, incrementando su rango vertical total hasta los 250 m (Fig. 26).

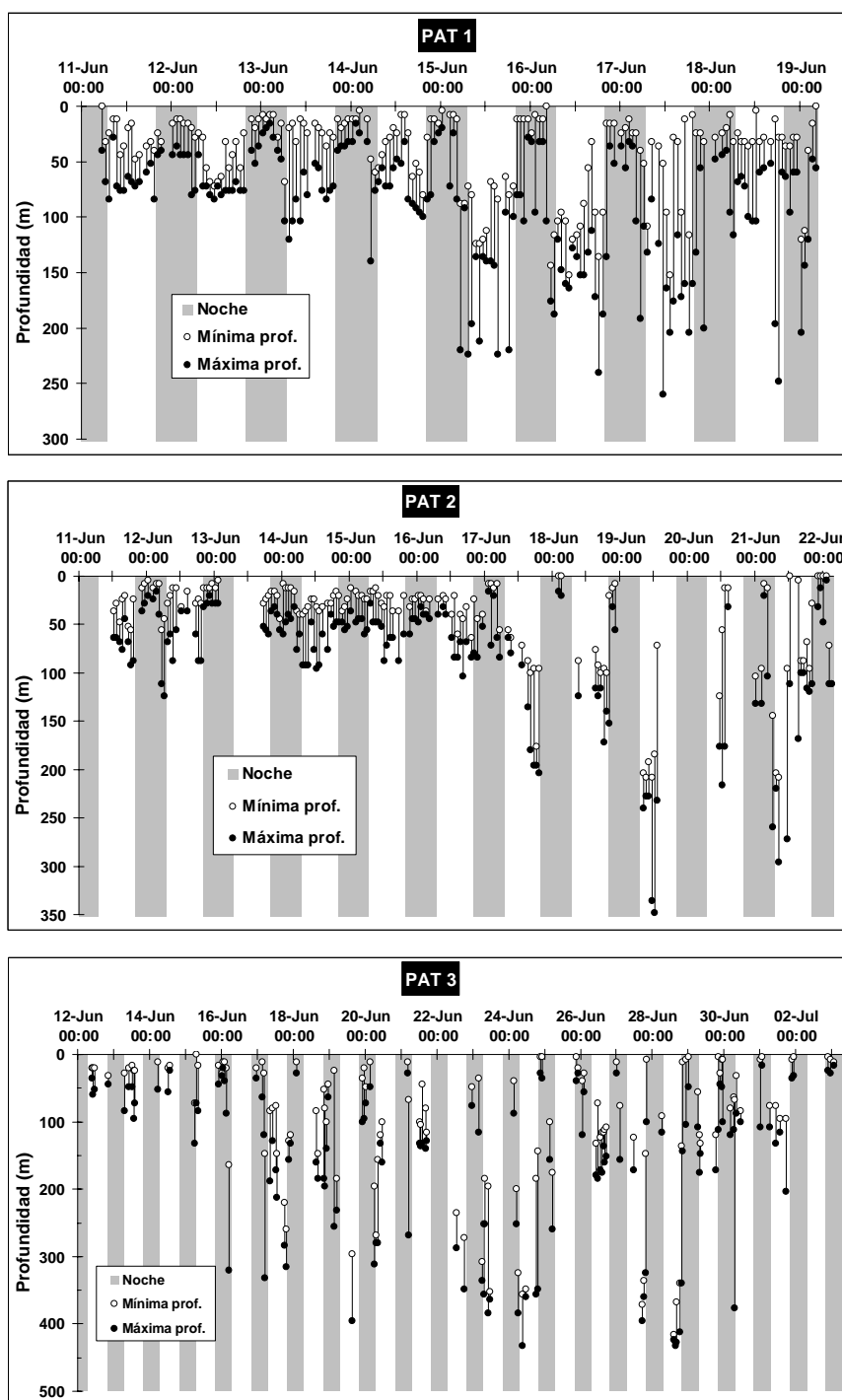


Figura 26. Valores mínimos y máximos de profundidad registrados en cada intervalo de tiempo (1-2 horas) por las marcas PAT 1-2-3 en el Océano Pacífico. Los períodos sombreados corresponden a las noches.

Los calamares PAT 2 y 3 mostraron cambios similares en sus distribuciones batimétricas, lo cual sugiere que también se movilizaron hacia aguas más profundas en algún momento después del marcado. Cabe destacar que el aumento progresivo en la profundidad máxima se observó principalmente en horas del día (Fig. 26). Por su parte, el calamar PAT 4 mostró un comportamiento diferente localizándose a profundidades > 250 m antes que transcurrieran los primeros 2 días después del marcado (Fig. 27).

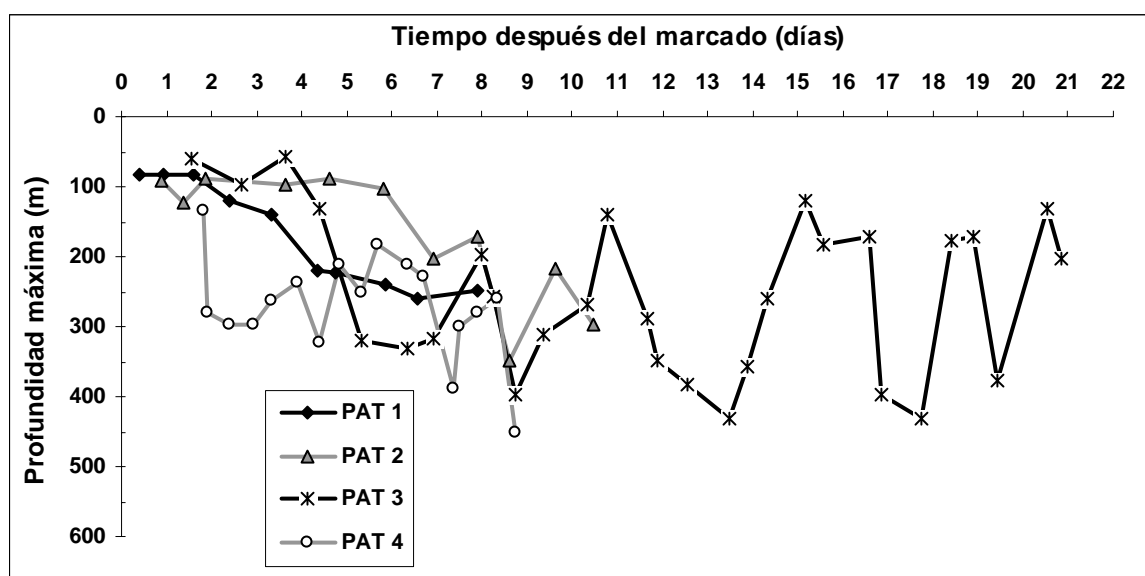


Figura 27. Profundidades máximas registradas por cada una de las 4 marcas satelitales PAT en relación al tiempo transcurrido después del marcado.

En la Figura 28 se ilustran las distribuciones verticales del calamar PAT 1 en días sucesivos. Durante los días 1-4 no se observaron grandes diferencias entre las distribuciones diurna y nocturna, y prácticamente dicho calamar no superó los 150 m. En el día 5, se estableció una clara diferencia entre las distribuciones verticales del día y la noche, principalmente experimentando mayores profundidades en horas del día (hasta 300 m). Dicho patrón se mantuvo relativamente constante hasta el día 8, cuando cambió

nuevamente al tipo de patrón somero descrito anteriormente, incluso cuando dicho calamar parecería estar transitando por aguas profundas (ver PAT 1 en las Figs. 26 y 27).

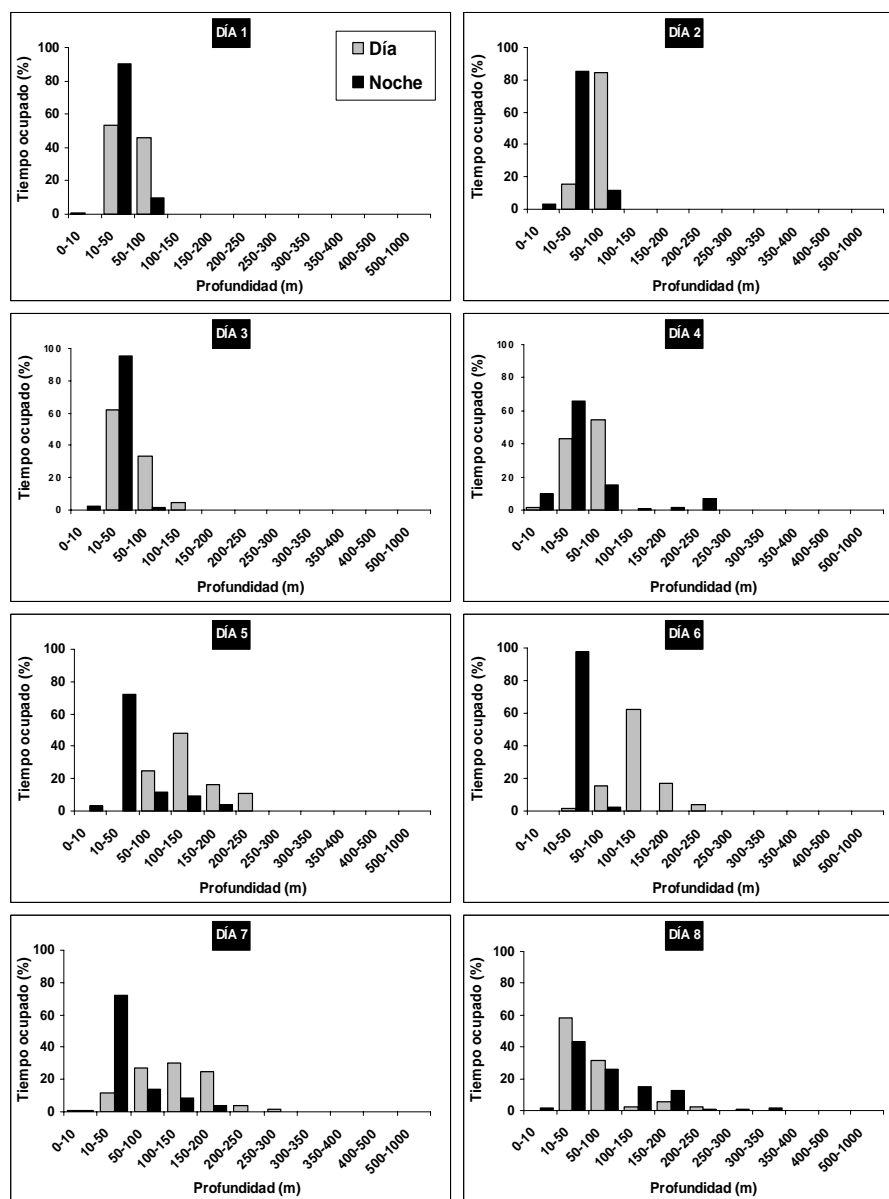


Figura 28. Histogramas diarios de la marca PAT 1 con el tiempo de ocupación en cada franja de profundidad. Las barras grises representan al día y las barras negras a la noche.



#### **d) Dinámica de las migraciones verticales**

Para analizar en mayor detalle la dinámica de las migraciones verticales, se utilizó la serie de tiempo completa de datos de la marca PAT 4 (Fig. 29), la cual es mucho más detallada que el resumen de datos transmitido a través del sistema ARGOS. Durante los primeros días post-marcado, este calamar reflejó claramente el patrón batimétrico diario descrito anteriormente. Se localizó a profundidades  $> 100$  m durante gran parte del día y registró movimientos verticales de ascenso en la columna de agua cerca de cada atardecer (y comúnmente descensos al amanecer). Por su parte, durante la noche se mantuvo a profundidades relativamente someras, aunque fue posible observar rápidos movimientos verticales hasta profundidades típicamente diurnas hacia el final de la noche y cerca del amanecer (Fig. 29).

La frecuencia de buceo o inmersiones fue bastante variable tanto en el día como en la noche. Por ejemplo, en algunas fechas este calamar se mantuvo todo el día en un rango de profundidades estrecho (14 y 18 Junio), mientras que en otros días mostró una frecuencia de buceo mucho más alta, ampliando su rango total de profundidades (13 y 17 Junio). También se observaron algunos aspectos más constantes o regulares en la dinámica vertical de este calamar tales como los movimientos hacia la superficie cerca del atardecer y los movimientos hacia aguas más profundas cerca del amanecer (Fig. 29).

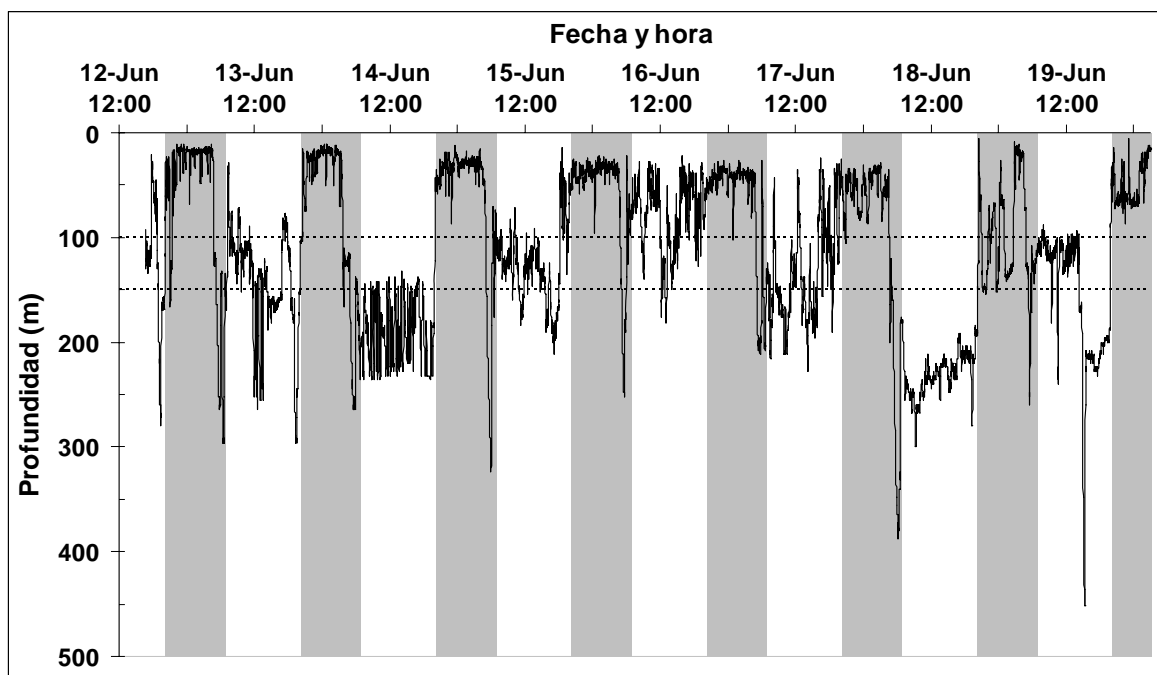


Figura 29. Serie de tiempo completa con los datos de profundidad de la marca PAT 4 en el Océano Pacífico. Las líneas punteadas en el rango de profundidad 100-150 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches.

Las velocidades verticales máximas registradas por PAT 4 fueron  $2.6 \text{ m s}^{-1}$  en descenso y  $2.0 \text{ m s}^{-1}$  en ascenso. Estos valores máximos fueron ocasionales y no reflejaron una periodicidad evidente. Se construyeron histogramas con la distribución de velocidades verticales pero no se observó ninguna relación con la hora del día (Fig. 30). Tampoco se reflejó ninguna dependencia con la profundidad, a pesar de la existencia de una marcada hipoxia a profundidades  $>125 \text{ m}$  ( $<20 \mu\text{M} \approx 0.5 \text{ ml/l}$  oxígeno disuelto). De hecho, no se observó ninguna diferencia evidente en las velocidades verticales según el nivel de oxígeno (alto, medio y bajo; Fig. 31).

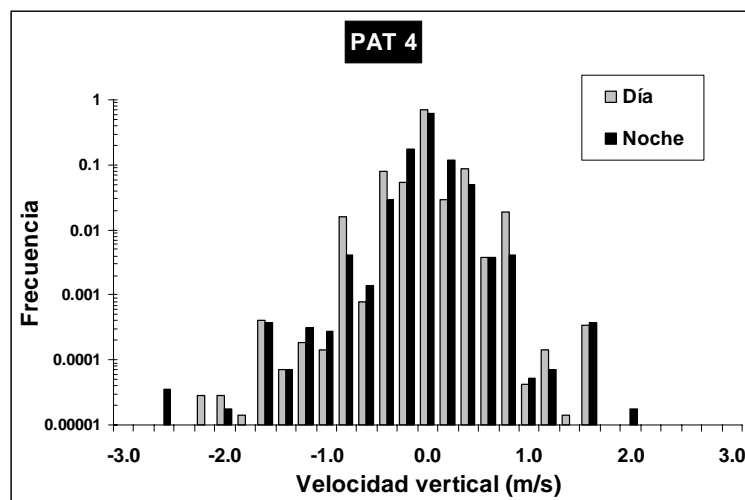


Figura 30. Histograma día-noche con la distribución de velocidades verticales de la marca PAT 4 en el Océano Pacífico. La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.

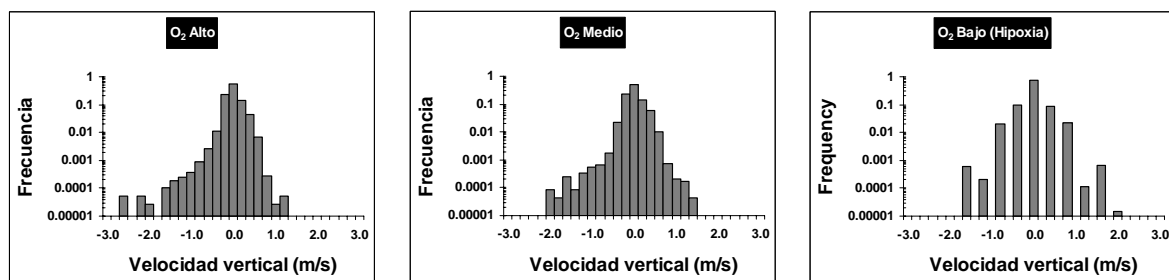


Figura 31. Histogramas de distribución con las velocidades verticales de la marca PAT 4 según el nivel de oxígeno en la columna de agua ( $O_2$  alto = 50-100 % valor en superficie ~ 0-50 m de profundidad;  $O_2$  medio = 10-50 % ~ 100-150 m prof.;  $O_2$  bajo <10 % ~ >100 m prof.). La frecuencia se encuentra en escala logarítmica. Los valores negativos corresponden a velocidades durante los descensos mientras que los valores positivos son velocidades durante los ascensos.

### **e) Distribución vertical en relación con el oxígeno disuelto**

Las profundidades >200 m en el Océano Pacífico oriental, y más precisamente en nuestra área de estudio, están generalmente asociadas con la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO), en donde la concentración de oxígeno disuelto es < 0.5 ml/l (~ 22  $\mu$ M; Levin, 2003). Este fenómeno es causado por las fuertes surgencias que se registran en dicha región y que conllevan a una alta productividad biológica superficial. A medida que la materia orgánica se hunde, es descompuesta por organismos microbianos, lo cual produce una reducción del oxígeno disuelto en la columna de agua. A profundidades > 800 m el nivel de oxígeno aumenta hasta alcanzar valores cercanos al 30 % de la superficie.

Los perfiles verticales de oxígeno utilizados en este estudio fueron realizados durante Julio de 2005 en cuatro estaciones oceanográficas localizadas en el Océano Pacífico cerca del lugar del marcado satelital frente a Bahía Magdalena (A-D en Fig. 23). Todos los perfiles verticales analizados fueron similares y reflejaron un hábitat extremadamente hipóxico a profundidades > 200 m (Fig. 32). Además, se observó que la concentración de oxígeno disuelto en la columna de agua disminuía más rápidamente en aquellas estaciones localizadas más cerca de la costa. Por ejemplo, la concentración de oxígeno disuelto en la estación A (más cercana a la costa) alcanzó los 0.5 ml/l a los 75 m de profundidad. Este nivel de oxígeno es equivalente al observado en el límite superior de la ZMO. En las estaciones B y C, dicho nivel de oxígeno fue observado aproximadamente a los 100 m de profundidad, mientras que en la estación D (más alejada de la costa) se

registró a los 150 m (Fig. 32). Si bien estas mediciones no fueron realizadas en el lugar exacto del marcado satelital, se asume que son representativos de dicha área.

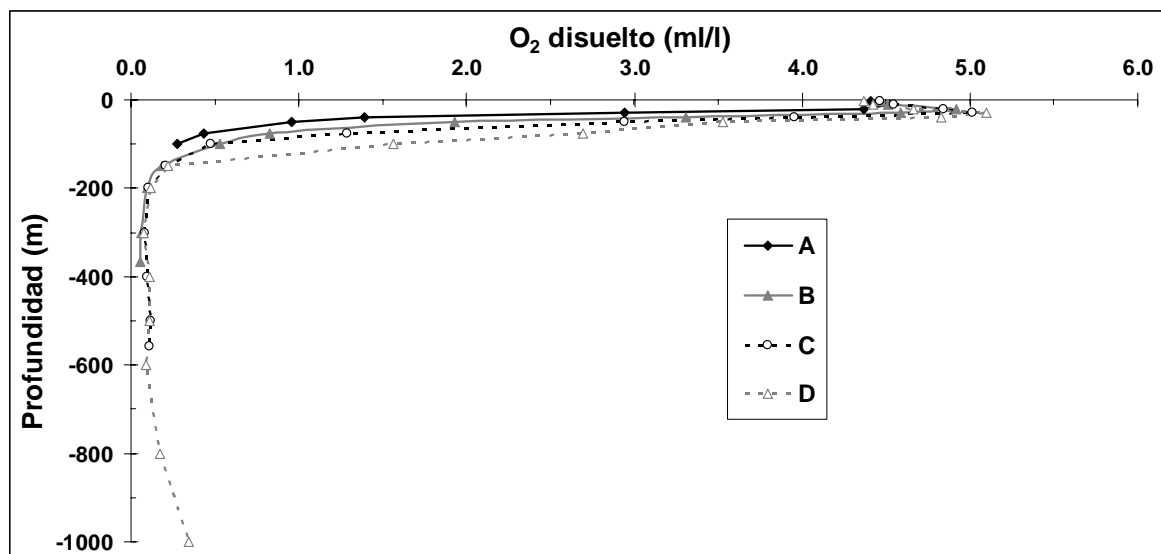


Figura 32. Perfiles verticales de oxígeno disuelto registrados durante Julio de 2005 en 4 estaciones oceanográficas (A-D; ver Fig. 23) localizadas en el Océano Pacífico cerca del lugar del marcado satelital.

En la Figura 33 se comparan los perfiles verticales de oxígeno con el histograma del tiempo ocupado por franja de profundidad para el calamar PAT 4. A pesar de observarse niveles de oxígeno extremadamente bajos ( $< 0.5$  ml/l) a profundidades mayores a los 100-150 m, dicho calamar (PAT 4) permaneció gran parte del tiempo en esta zona hipóxica. Esta observación se cumplió principalmente en horas del día y sólo parcialmente durante las noches (Fig. 33).

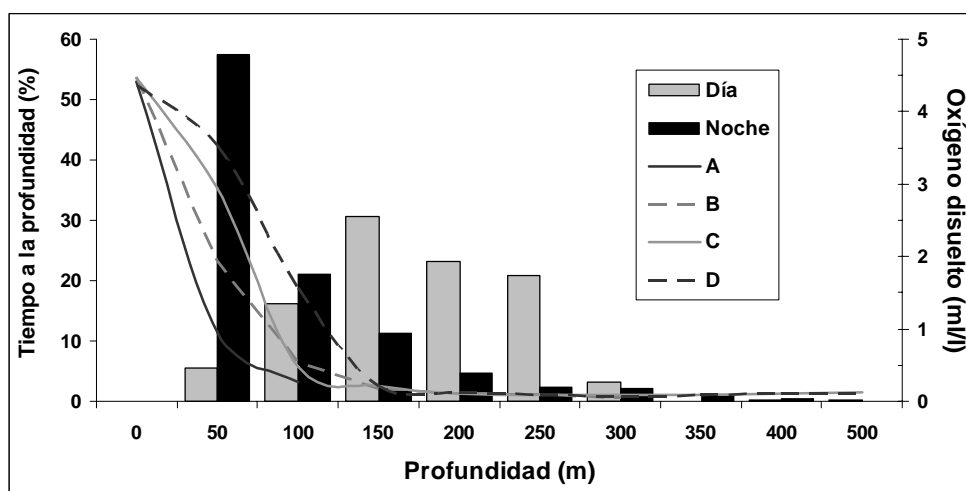


Figura 33. Histograma día-noche con el tiempo ocupado por el calamar PAT 4 en cada franja de profundidad (barras). Concentración de oxígeno disuelto según la profundidad en las cuatro estaciones oceanográficas analizadas (líneas A-D).

De acuerdo a lo observado en la Fig. 29, el comportamiento de buceo exhibido por el calamar PAT 4 fue generalmente intenso a profundidades >100-150 m y comparable al realizado en aguas bien oxigenadas cerca de la superficie. Los buceos realizados por este calamar hasta profundidades hipóxicas sólo tuvieron una corta duración en algunas fechas (16 de Junio; Fig. 34) aunque también se registraron inmersiones más extensas hasta la ZMO que duraron varias horas. Por ejemplo, podemos mencionar algunos días en los cuales este calamar (PAT 4) permaneció durante todas las horas diurnas a profundidades mayores a los 100-150 m dentro de la ZMO (14 de Junio; Fig. 34). Durante muchos de estos descensos prolongados, este calamar gigante mostró un comportamiento activo y con una alta frecuencia de buceo.

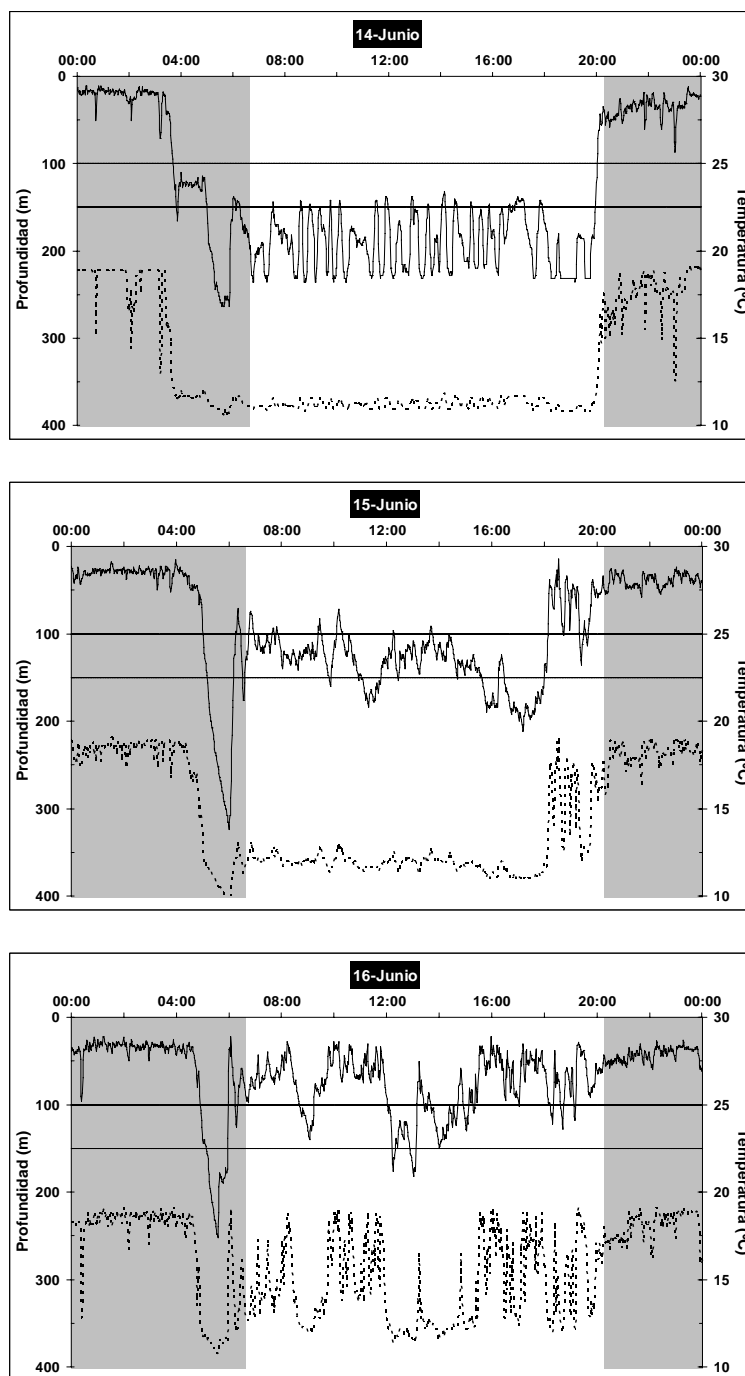


Figura 34. Serie de tiempo expandida con los datos de profundidad (línea continua) y temperatura (línea punteada) registrados por la marca PAT 4 durante los días 14-Jun (arriba), 15-Jun (medio) y 16-Jun (abajo) en el Océano Pacífico. Las líneas punteadas en el rango de profundidad 100-150 m indican el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO). Los períodos sombreados corresponden a las noches.

#### f) Análisis de contenido estomacal

La estructura de tallas (largo del manto, LM) de los calamares colectados para los análisis de contenido estomacal ( $n = 48$ ) fue unimodal y se localizó en el rango 67-79 cm LM considerados como individuos de gran tamaño. Se analizaron 37 hembras y 11 machos, todos sexualmente maduros a excepción de 2 hembras en proceso de maduración.

La Tabla VII muestra el análisis cuantitativo del contenido estomacal por frecuencia de ocurrencia (FO), número (N) y peso (P) para todos tipos de presas. El ítem presa principal fue la langostilla *Pleuroncodes planipes* que apareció en el 94 % de los estómagos analizados y correspondió a la mitad de todas las presas ingeridas. Las presas que siguieron en importancia fueron 2 especies de peces neríticos. El chile lucio *Synodus lucioceps* apareció en la mitad de los estómagos y correspondió a  $\frac{1}{4}$  de las presas totales por número, y a  $\frac{1}{3}$  por peso. La merluza *Merluccius angustimanus* fue la tercera presa en importancia (Tabla VII). Los mictófidios (*Triphoturus mexicanus*) y otros peces mesopelágicos (*Vinciguerria lucetia*) fueron escasos en la dieta, al igual que los cefalópodos (*Lolliguncula*, *Octopus*). Aproximadamente  $\frac{1}{5}$  de los estómagos analizados presentó evidencia de canibalismo aunque su importancia en términos de peso (3.7 %) fue muy baja.

El índice de llenado estomacal registró un valor promedio de  $2.77 \pm 1.18$ . La mayoría de los estómagos (63 %) estuvieron llenos o casi llenos con un índice de 3 o 4. Solo el 23 % de los estómagos mostró pocos restos y no se observaron estómagos vacíos.



Se encontraron 17 estómagos llenos con langostilla *Pleuroncodes planipes*, 7 con *Synodus luciocephalus* y 2 con merluza *Merluccius angustimanus*. En algunos casos, se observó que un estómago podía contener hasta 64 langostillas, 49 *Synodus luciocephalus* o 43 merluzas.

Las estimaciones realizadas para establecer el tamaño de las presas consumidas reflejaron que la alimentación del calamar gigante está compuesta por 2 modas. La primera moda incluyó a las presas más abundantes que fueron las langostillas con tamaños en el rango 28-49 mm (longitud del cefalotórax a la cola) y que correspondieron solamente al 4-6 % del largo del manto de los calamares (Tabla VII). La segunda moda incluyó a las presas de mayor tamaño, principalmente a los peces neríticos en el rango 33-195 mm y que promediaron 10-20 % del LM de los calamares. Los peces más grandes, tales como el rubio volador *Prionotus stephanophrys* (Triglidae) pueden alcanzar tamaños de 10-20 cm y hasta el 20 % del LM de los calamares (Tabla VII).

Tabla VII. Análisis del contenido estomacal de los ejemplares de *D. gigas* capturados en el área del mercado satelital en el Océano Pacífico. La cuantificación de la presas se realizó de acuerdo a la frecuencia de ocurrencia (FO), al número (N) y al peso (P). Se presentan las estimaciones realizadas para determinar los tamaños de las presas consumidas.

Presa	Cuantificación de las presas						Dimensiones estimadas de las presas							
	FO		Número		Peso		N	Largo del otolito, mm		Longitud estándar, mm		% Largo del manto de calamar gigante		Peso, g
	FO	%	N		P	%		Media	Rango	Media	Rango	Media	Rango	
<b>Peces</b>	36	75.0	364	43.1	1308.6	37.3								
<i>Synodus lucioceps</i>	26	54.1	220	26.1	1099.0	31.4	122	1.94 ± 0.18	1.5 - 2.5					
<i>Merluccius angustimanus</i>	11	22.9	108	12.8	85.4	2.4	77	3.85 ± 0.55	1.2 - 4.9	77.8 ± 9.2	33 - 95	10.5 ± 1.3	4.4 - 12.7	0.2 - 9.1
<i>Prionotus stephanophrys</i>	7	14.5	7	0.8	124.2	3.5	5	6.16 ± 1.48	4.3 - 7.8	150.2 ± 40.4	99 - 195	19.7 ± 5.1	13.2 - 25.6	19.8 - 153
<i>Triphoturus mexicanus</i>	3	6.2	3	0.4	0.0	0.0	3	0.96 ± 0.15	0.8 - 1.3	41.6 ± 4.3	37 - 45	5.4 ± 0.4	4.9 - 5.7	0.4 - 0.8
<i>Vinciguerría lucetia</i>	1	2.0	2	0.2	0.0	0.0	1	1.6		49.9		6.6		0.9
Otolitos "A"	3	6.2	7	0.8	0.0	0.0	8	2.76 ± 0.52	1.7 - 3.4					
Peces sin identificar	7	14.5	17	2.0	0.0	0.0		1.94 ± 0.18	1.5 - 2.5					
										Longitud total <sup>1</sup> , mm				
<b>Crustáceos</b>	46	95.8	456	54.0	2061.0	58.8								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	45	93.7	426	50.5	1956.9	55.9	8			42.6 ± 6.3	28.5 - 49	5.4 ± 0.6	4 - 6.2	2.4 - 8.4
<i>Nyctiphanes simplex</i>	7	14.5	29	3.4	104.1	3.0	2			15.7 ± 3.1	13.4 - 18	2.2 ± 0.4	1.9 - 2.5	
Sin identificar	1	2.0	1	0.1	0.0	0.0								
<b>Cefalópodos</b>	5	10.4	13	1.6	3.3	0.1								
<i>Lolliguncula</i> sp.	4	8.3	4	0.5	0.2	0.0	3			19.1				
<i>Octopus rubescens</i>	3	6.2	9	1.1	3.1	0.1	7							
Canibalismo	10	20.8	10	1.2	130.5	3.7								
<b>TOTAL</b>	48		843		3503.4									

<sup>1</sup> Aplica a especímenes intactos. Largo del cefalotórax-cola en crustáceos y largo del manto en cefalópodos.

## 4. Discusión

### 4.1. Variabilidad interanual en la estructura poblacional de *D. gigas* en Santa Rosalía

Los valores de la proporción de sexos obtenidos en el área de Santa Rosalía durante las temporadas de pesca del 2003 y 2004 mostraron una clara dominancia de las hembras sobre los machos de *D. gigas* (Tabla I), tanto en el total de los ejemplares examinados así como con los ejemplares inmaduros y madurando (sólo en el 2003). Sin embargo, el análisis con los ejemplares sexualmente maduros mostró lo opuesto, una dominancia de los machos sobre las hembras (Fig. 7) lo cual podría estar indicando que la región de Santa Rosalía es principalmente un área de alimentación y no un área de reproducción. Esto fue sugerido previamente por Markaida y Sosa-Nishizaki (2001), quienes observaron resultados similares durante las temporadas de pesca de 1995-1997 frente a Guaymas y Santa Rosalía (región central del Golfo de California).

Con respecto a la variabilidad de la proporción de sexos, en general no se observaron diferencias significativas entre el 2003 y 2004 a excepción de los valores registrados para los ejemplares en proceso de maduración sexual (Tabla II). En el 2003 las hembras madurando superaron significativamente a los machos mientras que en el 2004 se observó lo opuesto, una clara dominancia de los machos sobre las hembras en maduración. Se desconocen las posibles causas de esta variabilidad ya que los valores de la proporción de sexos calculados para los demás estadios de madurez sexual, así como para el total de ejemplares, no registraron diferencias significativas entre ambos años.

A lo largo de toda la temporada de pesca del 2003 se observaron grandes proporciones de hembras maduras con un máximo en junio-agosto. Por otro lado, los resultados obtenidos en la temporada del 2004 reflejaron una disminución significativa en la proporción de hembras maduras con una baja presencia en todos los meses, excepto en abril, y una clara predominancia de hembras inmaduras (Fig. 8). La presencia de hembras sexualmente activas durante la mayor parte del año sugiere la posibilidad de un amplio período reproductivo. Sin embargo, la imposibilidad de detectar un máximo reproductivo sustenta la idea de que el desove podría estar ocurriendo por fuera de nuestra área de estudio. En este contexto, cabe destacar que ya se han colectado algunas paralarvas de *D. gigas* en el área general de Santa Rosalía (identificación morfológica; datos inéditos Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR) y en la cuenca de San Pedro Mártir (identificación molecular; Gilly *et al.*, 2006a). De todas formas, aún se requiere de más investigación a fin de poder detectar todas las áreas y períodos de desove. De hecho, se ha sugerido que el calamar gigante es una especie con desoves ocasionales en diferentes épocas del año y regiones, lo cual se refleja en una estructura poblacional compleja, con múltiples cohortes intra-anales (Ehrhardt *et al.*, 1983; Markaida *et al.*, 2004; Filauri, 2005).

Los machos sexualmente maduros fueron dominantes en todos los muestreos del 2003, lo cual sugiere que están preparados para la reproducción durante gran parte del año. Sin embargo, en el 2004 se observó una clara predominancia de machos inmaduros a excepción de los últimos dos muestreos mensuales (agosto y octubre). De esta forma, se

evidencia una clara diferencia en la madurez sexual de los ejemplares de ambos sexos entre el 2003 y 2004 (Fig. 8). La población de calamar gigante observada en la temporada de pesca del 2003 reflejó altas proporciones de individuos maduros mientras que la observada en el 2004 estuvo compuesta mayoritariamente por individuos sexualmente inmaduros. Estas diferencias también se vieron reflejadas en la estructura de tallas de machos y hembras, las cuales fueron significativamente mayores en el 2003 respecto al 2004 (Fig. 9).

Teniendo en cuenta los antecedentes que existen respecto a la estructura poblacional de calamar gigante durante los períodos 1995-1997 y 1998-1999, se ha sugerido que la ocurrencia del evento El Niño 1997-1998 no sólo impactó la distribución y abundancia de calamar gigante dentro del golfo de California (Lluch-Cota *et al.*, 1999; Nevárez-Martínez *et al.*, 2002), sino que también afectó su estructura poblacional (Markaida, 2006b). La pesquería de *D. gigas* en el Golfo de California durante 1995-1997 estuvo dominada principalmente por individuos madurando a grandes tallas (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Por otro lado, los estadios de madurez sexual de los calamares presentes en el Golfo de California durante 1998-1999 (posteriormente al evento El Niño) sugieren que formarían parte del grupo de calamares madurando a tallas medianas (Markaida, 2006b). Luego de un período de transición, se desarrolló un evento La Niña, catalogado de moderado a fuerte, desde noviembre de 1998 hasta inicios del 2001 (Schwing *et al.*, 2002). Al comienzo de 1999 se observaron calamares de tamaño mediano en el Golfo de California y para el año 2000 ya se estaban capturando nuevamente calamares de gran tamaño en el Golfo (Markaida, 2006b). Aparentemente la talla de madurez reflejó un incremento gradual a partir de los tamaños medianos observados durante 1999 y esto podría estar indicando una

re-adaptación a las condiciones existentes en el Golfo de California durante la ocurrencia del evento La Niña.

Según Filauri (2005), durante el período 2000-2002 la talla de madurez de las hembras fue de 78.6 cm LM y de 61.3 cm de LM para los machos, lo cual indica la presencia de ejemplares madurando a grandes tallas. Por su parte, Díaz-Urbe *et al.* (2006) encontraron que la talla de madurez de las hembras durante las temporadas de pesca 2001 y 2002 fue de 74 cm ML. Los resultados reportados por estos autores son consistentes con los observados por Markaida y Sosa-Nishizaki (2001) durante 1996-1997, lo cual llevó a sugerir la existencia de una constancia en la talla de madurez y que podría suponer una estabilidad en la población de calamar gigante dentro del Golfo de California (Díaz-Urbe *et al.*, 2006). Sin embargo, tanto los resultados obtenidos por Markaida (2006b) así como nuestros resultados demuestran claramente que dicha estabilidad no se cumple y que la talla de madurez ha variado significativamente durante dicho período.

De hecho, los resultados obtenidos en esta tesis reflejan una fuerte variabilidad interanual en la estructura de tallas de calamar gigante (machos y hembras) en la región de Santa Rosalía durante el período 1996-2004 (excepto 2000-2002) (Tabla III). Esta variabilidad muestra concordancia con la reportada por Nevárez-Martínez *et al.* (2006) sobre la costa este del Golfo de California en la región de Guaymas durante el período 1995-2002. Resulta lógico pensar en un paralelismo de este tipo teniendo en cuenta la migración recíproca y estacional que realiza el calamar gigante entre ambas costas o zonas de pesca (Markaida *et al.*, 2005).

Durante el período 2002–2003 se registró la ocurrencia de un evento moderado El Niño en el Pacífico ecuatorial (McPhaden, 2004). Las condiciones oceanográficas por debajo de los 100 m de profundidad en las aguas del Pacífico frente a la Península de Baja California sugieren la presencia de un débil evento El Niño (Durazo *et al.*, 2005). La ocurrencia de este evento podría haber provocado cambios importantes en la abundancia y estructura poblacional del calamar gigante dentro del Golfo de California, tal como los observados luego del evento El Niño 1997-1998. Sin embargo, nuestros resultados no reflejaron cambios drásticos en la estructura poblacional de calamar gigante. Las tallas de madurez calculadas para nuestro período de estudio (2003-2004) fueron similares a las reportadas por Filauri (2005) y Díaz-Uribe *et al.* (2006) previo al evento El Niño 2002-2003. Durante la temporada de pesca del 2003 se observaron ejemplares madurando a grandes tallas (hembras a los 77 cm LM y machos a los 57 cm LM), mientras que durante la temporada de pesca del 2004 se observó que las hembras maduraban a tallas menores (69 cm ML) y los machos a tallas ligeramente mayores (59 cm ML) (Fig. 10).

Las capturas de calamar gigante dentro del Golfo tampoco reflejaron cambios importantes en su disponibilidad (ver Fig. 4). Al parecer los efectos que tuvo El Niño 2002-2003 sobre la población de calamar gigante en el Golfo de California no fueron tan intensos como los reportados durante El Niño 1997-1998. Una posible explicación a esta discrepancia hace referencia a que El Niño 2002-2003 fue catalogado como débil y que además, se reportó la presencia de agua de origen subártico (baja salinidad y baja

temperatura) en los primeros 100 m de la columna de agua (Durazo *et al.*, 2005), lo cual puede haber matizado los efectos sobre el ecosistema del Golfo de California.

Según Nesis (1983), los grupos de calamar gigante de mayor tamaño son el resultado de habitar en áreas que presentan surgencias de aguas frías con abundante alimento y cuyas bajas temperaturas demoran el desarrollo sexual de los calamares. La falta de productividad y la presencia de temperaturas superficiales cálidas como las observadas durante los eventos El Niño, podría favorecer el desarrollo de un grupo de calamares que maduran más tempranamente a tallas medianas en contraposición al grupo de calamares madurando a grandes tallas que predomina en las aguas frías y ricas en alimentos (Anderson y Rodhouse, 2001; Markaida *et al.*, 2003). La dinámica poblacional de los cefalópodos parece estar determinada principalmente por una plasticidad fenotípica en respuesta a la variabilidad ambiental (Boyle y Boletzky, 1996). Seguramente, estos grupos de calamares que maduran a diferentes tallas presentan diferentes características en sus historias de vida. Por ejemplo, se han observado diferencias en los hábitos alimentarios de ambos grupos de calamares gigantes que podrían deberse a las diferencias en el tamaño (Markaida, 2006a).

Tanto los factores ambientales, así como los procesos que afectan el tamaño y la estructura poblacional de una especie (e.g. depredación, inanición, competencia, éxito reproductivo, etc.) pueden variar considerablemente entre algunos años (Arkhipkin, 2004; Pecl *et al.*, 2004). De hecho, algunos aspectos de la dinámica poblacional del calamar gigante *D. gigas* (crecimiento, mortalidad y reclutamiento) han reflejado una alta



plasticidad interanual (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006), producto de la respuesta fenotípica frente a factores bióticos (predadores y presas) y abióticos (ambientales). Dicha plasticidad interanual ya ha sido reportada en otras especies de calamares (Pecl *et al.*, 2004) y está influenciada por numerosos factores, principalmente la cantidad y calidad del alimento y la temperatura durante las primeras etapas de desarrollo cuando el crecimiento es del tipo exponencial. La ocurrencia de cambios significativos en algunos de estos factores no sólo puede generar una gran variabilidad dentro de una misma cohorte sino que también puede provocar una importante variabilidad interanual.

Tal como fue mencionado previamente, nuestros resultados indicaron la existencia de una fuerte variabilidad interanual en la estructura poblacional de calamar gigante dentro del Golfo de California, principalmente a nivel de la estructura de tallas (Fig. 11) y la madurez sexual, lo cual también se ve reflejado en la talla media de madurez. Los cambios en la abundancia y estructura poblacional de calamar gigante parecen estar relacionados no sólo a la ocurrencia de eventos El Niño sino también a la intensidad o magnitud de los mismos. Por tal motivo, se recomienda tener en cuenta esta variabilidad al momento de implementar en cada año la estrategia de manejo a utilizar en la pesquería de calamar gigante del Golfo de California.

La estrategia de manejo que se ha venido implementando desde 1994-1995 en la pesquería de calamar gigante del Golfo de California está basada en un método que contempla la existencia de una sola cohorte y utiliza como herramienta de manejo un escape proporcional de stock desovante, es decir de los ejemplares sexualmente activos o

aptos para la reproducción (Hernández-Herrera *et al.*, 1998; Nevárez-Martínez *et al.*, 2000; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001). De todas formas, en algunos años ha sido necesaria la implementación de otras medidas de manejo que aseguren la sustentabilidad del recurso. Por ejemplo, luego de la abrupta caída en las capturas de calamar gigante durante el año 1998 y la disminución observada en la talla media de los calamares, el Instituto Nacional de Pesca (México) puso en práctica una veda por talla mínima (50 cm LM) a comienzos de 1999, la cual fue levantada en mayo luego de comprobar que los calamares estaban madurando a tallas medianas (Markaida, 2006b). Tomando en cuenta estos antecedentes, se hace evidente la necesidad de contar con estrategias de manejo alternativas más flexibles y que contemplen la existencia de múltiples cohortes en la pesquería de calamar gigante del Golfo de California.

Se recomienda continuar e intensificar los muestreos biológicos de *D. gigas* dentro del Golfo de California y también en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California para lograr un mejor entendimiento de los mecanismos a través de los cuales la población responde frente a condiciones ambientales variables. Algunos factores tales como los cambios en la disponibilidad de presas o cambios en el hábitat reproductivo pueden contribuir a la plasticidad interanual observada en la población de calamar gigante del Golfo de California. Esta plasticidad o flexibilidad podría representar una ventaja en el caso de una especie como *D. gigas* que ha mostrado una expansión significativa de su distribución en los últimos años, invadiendo y colonizando nuevas áreas.

#### 4.2. Movimientos horizontales y migraciones verticales de *D. gigas*

La metodología del marcaje satelital ha sido ampliamente utilizada para describir diferentes aspectos de la ecología, fisiología y el comportamiento de tiburones y grandes peces pelágicos (Boustany *et al.*, 2002; Block *et al.*, 2003, 2005; Weng *et al.*, 2005). No obstante, nuestros experimentos representan la primera aplicación de dicha metodología para monitorear los movimientos (verticales y horizontales) de un calamar (resultados incluidos en Gilly *et al.*, 2006b; Bazzino *et al.*, *en revisión*).

Los estudios realizados previamente con calamares (O’Dor, 2002) se han limitado a experimentos de corta duración (típicamente < 2 días) con marcas acústicas, cuya señal fue monitoreada desde un buque, que fueron colocadas en ejemplares grandes de *Dosidicus gigas* (Yatsu *et al.*, 1999), en otro calamar omastréfido, *Ommastrephes bartramii* (Nakamura, 1991, 1993), y en un calamar loliginido, *Loligo forbesi* (O’Dor *et al.*, 1994). Más recientemente, se han publicado los resultados de algunos experimentos que utilizaron marcas electrónicas de almacenaje (“archival tags”) en conjunto con marcas acústicas para describir los movimientos a pequeña escala de una especie de sepia (*Sepia apama*) y de un calamar loliginido, *Sepioteuthis lessoniana* (Jackson *et al.*, 2005).

De todas formas, la metodología del marcaje satelital presenta ciertas limitaciones operativas como por ejemplo, sólo puede ser aplicada en calamares de gran tamaño; por lo tanto la discusión de nuestros resultados está limitada a ejemplares adultos de *D. gigas* (>

75 cm LM). Los ejemplares más pequeños, y que están asociados a estadios de vida más jóvenes, pueden tener patrones de distribución (horizontales y verticales) diferentes.

Otro punto a considerar durante la discusión de nuestros resultados es que los experimentos de marcaje satelital fueron realizados en fechas específicas, aprovechando la disponibilidad de calamar gigante en conjunto con las operaciones de pesca comercial: Octubre de 2004 en la región central del Golfo de California (Santa Rosalía), y Junio de 2005 en el Océano Pacífico (frente a Bahía Magdalena). A pesar de las diferencias existentes entre ambos cuerpos de agua y entre las épocas del año, nuestros resultados reflejaron tendencias comunes así como una marcada flexibilidad en el comportamiento vertical y en la dieta de esta especie.

Los estudios convencionales de marcado (captura, marcado y recaptura) realizados en el pasado no revelaron efectos negativos sobre los ejemplares de *D. gigas* (Markaida *et al.*, 2005). Esto parece cumplirse también en el caso de las marcas satelitales; la evidencia más directa para sustentar dicha afirmación proviene de una marca satelital PAT colocada en un calamar gigante en la región de Santa Rosalía durante Noviembre de 2005, el cual fue recapturado 1 hora más tarde. Los datos registrados por dicha marca revelaron un nivel de actividad muy alto durante el tiempo transcurrido entre el marcado y la recaptura, sugiriendo una condición saludable en dicho calamar (Gilly *et al.*, 2006b).

Los resultados obtenidos con *D. gigas* durante nuestros experimentos de marcado satelital en el Golfo de California y en el Océano Pacífico, demuestran y confirman la viabilidad y aplicabilidad de este enfoque metodológico.

#### **4.2.1. Golfo de California**

##### **a) Movimientos horizontales**

Se ha descrito la existencia de un circuito migratorio recíproco y estacional entre las zonas de pesca localizadas dentro del Golfo de California (Markaida *et al.*, 2005). Durante el mes de Noviembre se observa una migración desde la región de Santa Rosalía (Península de Baja California), cruzando el Golfo hacia la región de Guaymas (Sonora). De la misma forma, en Mayo se observa una migración recíproca del calamar gigante de regreso a la región de Santa Rosalía, con una velocidad promedio de 8 km/día (Markaida *et al.*, 2005). Los resultados obtenidos durante nuestros experimentos de marcado satelital confirmaron sólo parcialmente dicha ruta migratoria (Fig. 12). La marca PAT 3 fue la única que mostró un desplazamiento desde Santa Rosalía hacia el este con dirección a la región de Guaymas. Las otras 2 marcas satelitales (PAT 2 y 4) mostraron movimientos con dirección sur o sureste hacia las zonas mas australes del Golfo o quizás hacia las aguas adyacentes del Océano Pacífico. Lamentablemente, la duración de nuestros experimentos no fue suficiente como para poder confirmar o rechazar dicha hipótesis.

De acuerdo a las posiciones de liberación de nuestras 3 marcas satelitales, se hace evidente la existencia de una fuerte variabilidad en la dirección exacta de las migraciones exhibidas por cada uno de los calamares marcados. Estos calamares fueron marcados en el mismo lugar y casi al mismo tiempo, pero sus posiciones finales fueron muy diferentes entre sí. Esto podría estar sugiriendo que *D. gigas* realiza migraciones en pequeños grupos independientes, lo cual ha sido verificado a través de observaciones directas realizadas en el Golfo de California con un sumergible operado a control remoto (B. Robison, datos sin publicar).

El alto grado de variabilidad reflejado en los movimientos horizontales también se puso claramente de manifiesto con otras 3 marcas satelitales que fueron colocadas 1 año después en la misma área de estudio y en las mismas fechas (Noviembre de 2005, ver G5-G6-G7 en Fig. 35; Gilly *et al.*, 2006b). La dirección de los movimientos exhibidos por estos calamares fue opuesta a la observada con nuestras marcas satelitales, es decir con dirección norte o noreste hacia la cuenca de San Pedro Mártir, la cual ha sido reconocida como una de las áreas de desove de esta especie (Gilly *et al.*, 2006a). Una de las posibles rutas migratorias de Santa Rosalía a Guaymas podría involucrar un pasaje por la región de San Pedro Mártir. Esta región marca el límite norte de la presencia de una zona mínima de oxígeno bien desarrollada dentro del Golfo (Roden, 1964; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Además, estas migraciones parecen coincidir con la presencia de una corriente estacional que cambia de dirección aproximadamente en la misma época del año (Alvarez-Borrego, 2002) y que podría servir para guiar y facilitar dichas migraciones.

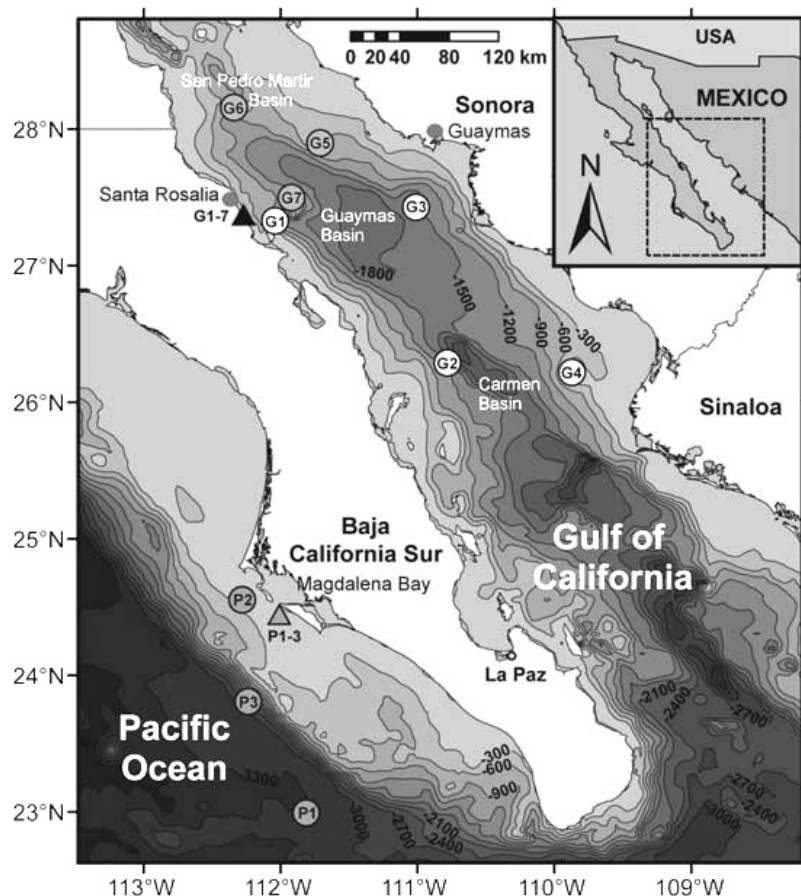


Figura 35. Posiciones de colocación (triángulos) y liberación (círculos) de las marcas satelitales utilizadas con *Dosidicus gigas*, tanto en el Golfo de California, así como en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California. Cabe destacar que la nomenclatura que se observa en el mapa es diferente a la utilizada en este documento con nuestras marcas satelitales. Las marcas G2-G3-G4 corresponden a nuestras marcas del Golfo PAT 2-3-4, mientras que las marcas P1-P2-P3 corresponden a nuestras marcas del Océano Pacífico PAT 1-2-3. Las marcas G5-G6-G7 corresponden al marcaje satelital realizado dentro del Golfo en Noviembre de 2005 (ver Gilly *et al.*, 2006b). Los contornos batimétricos son cada 300 m (tomado de Gilly, 2007).

Con respecto a las velocidades observadas durante los desplazamientos horizontales, nuestros resultados con las marcas satelitales PAT revelaron velocidades muy por encima del valor de 8 km/día reportado por Markaida *et al.* (2005) durante los experimentos convencionales de captura, marcado y recaptura. La marca PAT 2 fue la única que se liberó en la fecha programada y por lo tanto se conoce con precisión su posición final. Este calamar se movilizó una distancia aproximada de 200 km en 7 días, lo cual es consistente con una velocidad de 30 km/día ( $0.35 \text{ m s}^{-1}$  o  $0.5 \text{ LM s}^{-1}$ ). Velocidades similares fueron reportadas por Gilly *et al.* (2006b) con las marcas satelitales colocadas en Noviembre de 2005 (G5-G6, 100 km en 3-4 días; Fig. 35).

#### **b) Migraciones verticales y utilización de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO)**

La alimentación de *Dosidicus gigas* en el Golfo de California incluye principalmente peces mictófidis y otros integrantes de la fauna mesopelágica que constituyen la capa de dispersión acústica (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003), un agrupamiento de especies que muestra una pronunciada migración vertical diaria (Robison, 1972). En el área frente a Santa Rosalía, la capa de dispersión acústica típicamente se localiza en el rango 200-300 m de profundidad durante las horas del día (Dunlap, 1970), lo cual coincide con el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) y con las preferencias batimétricas diurnas de *D. gigas* (Fig. 21).

El comportamiento exhibido por *D. gigas* tanto en el día así como en la noche, reflejó una alta frecuencia de buceo (inmersiones) que parece estar relacionada con la



naturaleza predatoria de esta especie (Fig. 22). En horas del día *D. gigas* se alimenta a grandes profundidades características de la ZMO ( $> 200$  m), lo cual ha sido comprobado mediante observaciones directas realizadas con un sumergible operado a control remoto en la región de la Cuenca de Guaymas (Robison y Reisenbichler, datos sin publicar). La actividad predatoria continúa durante la noche cuando el calamar parece acompañar la migración vertical de los organismos que conforman la capa de dispersión acústica hacia profundidades más someras cerca de la superficie. Esta habilidad podría ser crucial para mantener la elevada tasa de crecimiento de *D. gigas* (1 mm por día LM en estadio adulto; Markaida *et al.*, 2005).

De acuerdo a nuestros resultados, los calamares se movilizan hacia la superficie cerca del atardecer y permanecen en aguas someras casi toda la noche. No obstante, comúnmente se observan rápidos descensos de 100-200 m en horas nocturnas, aunque se desconoce el propósito de estas inmersiones profundas. Se piensa que quizás podrían representar reacciones de escape frente a los predadores tope del área de estudio, los cuales generalmente son cachalotes (Davis *et al.*, 2007) u otras especies de mamíferos marinos tales como ballenas piloto o delfines (Dr. César A. Salinas-Zavala, comunicación personal). También se ha sugerido que estas inmersiones profundas en horas de la noche podrían representar una fase de recuperación para combatir el posible stress fisiológico causado por la intensa actividad predatoria en las aguas superficiales extremadamente cálidas. En algunos casos los calamares permanecen cerca de la superficie por un corto tiempo después del atardecer, y luego regresan a profundidades en el rango 200-300 m dentro de la ZMO, en donde realizan ciclos cortos de buceos rítmicos que parecen estar asociados a un

comportamiento predatorio. En otros casos, las inmersiones rítmicas se limitan a la zona 200-300 m de profundidad.

Estos resultados sugieren que *D. gigas* realiza una búsqueda activa de una franja de profundidad que sea rica en presas y luego aprovecha dicha zona. Estas zonas productivas tienden a ser efímeras y dependen de factores ambientales. Por ejemplo, las fases lunares ejercen una influencia directa sobre los movimientos verticales de la fauna que compone la capa de dispersión acústica (Tarling *et al.*, 1999; Hernandez-Leon *et al.*, 2002). Si tomamos en cuenta las capacidades migratorias del calamar gigante, esta estrategia de búsqueda de zonas productivas también podría ser aplicada a los movimientos horizontales de esta especie.

### **c) Tolerancia a la hipoxia y relación con la ZMO**

La mayor parte de la actividad predatoria de *D. gigas* descrita anteriormente, ocurre por debajo de los 200-300 m de profundidad, en donde la concentración de oxígeno disuelto es  $< 5-10\%$  del valor en superficie (Fig. 21). Esta particularidad representa un desafío para cualquier depredador activo con una alta tasa de metabolismo aeróbico. Gilly *et al.* (2006b) realizaron mediciones de respirometría con *D. gigas* y obtuvieron una tasa metabólica aeróbica estándar  $> 150 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$  a 6-7 °C, un valor considerado alto y comparable a los registrados en grandes peces pelágicos (e.g. especies de atunes) a temperaturas similares (Dewar y Graham, 1994). El calamar gigante logró mantener dicha tasa metabólica hasta que el oxígeno disuelto cayó al 10 % de saturación, pero cuando el

nivel de oxígeno continuo bajando, la tasa metabólica fue inhibida en un 90 % de manera reversible (Fig. 36; Gilly *et al.*, 2006b). Teniendo en cuenta la baja tolerancia a la hipoxia exhibida por otros calamares omastréfidos (Webber *et al.*, 2000; Zielinski *et al.*, 2000; Pörtner, 2002), resulta muy destacable esta habilidad fisiológica de *Dosidicus gigas*. La inhibición metabólica ha sido reportada sólo en algunas especies de cefalópodos que muestran movimientos relativamente débiles y lentos (Childress y Seibel, 1998).

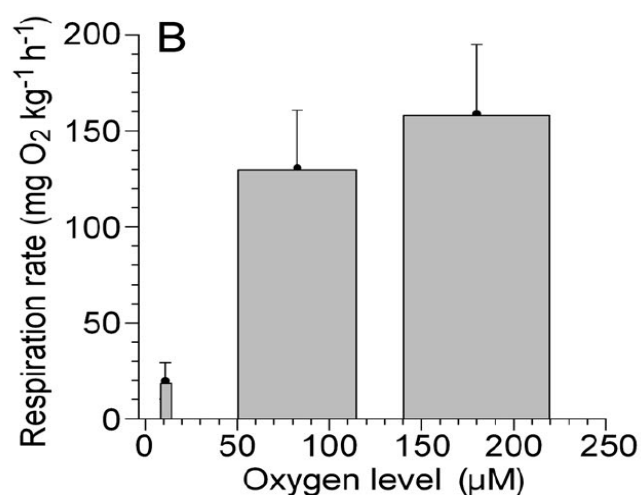


Figura 36. Mediciones de la tasa respiratoria en *Dosidicus gigas*. Se observa la dependencia que existe entre la tasa respiratoria y la concentración de oxígeno en el agua de mar (tomado de Gilly *et al.*, 2006b).

La capacidad exhibida por *D. gigas* para inhibir su metabolismo es indudablemente un factor relevante para tolerar las condiciones de hipoxia características de la ZMO. Sin embargo, no puede ser el único mecanismo fisiológico involucrado si tomamos en cuenta que los niveles de actividad reflejados por las marcas satelitales se mantuvieron en niveles muy altos. La mayoría de las inmersiones por debajo de los 200-300 m de profundidad tuvieron una duración menor a los 30 minutos, lo cual podría ser relevante para evitar la

anoxia. No obstante, también se registraron numerosas inmersiones hasta la ZMO que mostraron una duración de varias horas y en las cuales se observó un nivel de actividad (frecuencia de buceo) similar y comparable al observado en las aguas bien oxigenadas cerca de la superficie.

Las velocidades verticales exhibidas por el calamar PAT 3 reflejaron valores máximos de  $4.0 \text{ m s}^{-1}$  tanto descendiendo así cómo ascendiendo y fueron frecuentes ya sea en el día o en la noche. De hecho, la distribución de velocidades verticales no reflejó ninguna relación evidente con la hora del día ni con la profundidad (nivel de oxígeno). Sin embargo, cabe destacar que dichos valores máximos fueron observados exclusivamente a profundidades  $> 200 \text{ m}$  dentro de la ZMO, lo cual resulta muy extraño teniendo en cuenta la elevada tasa metabólica exhibida por *D. gigas*. Además, vale la pena mencionar que las velocidades verticales máximas estimadas con nuestros datos, superaron los valores máximos reportados en la literatura:  $0.85 \text{ m s}^{-1}$  y  $1.28 \text{ m s}^{-1}$  (Gilly *et al.*, 2006b);  $1.8 \text{ m s}^{-1}$  (Cole y Gilbert, 1970). Hasta la fecha, se desconoce la velocidad máxima de propulsión de *D. gigas* pero es probable que iguale o supere nuestro valor máximo de  $4.0 \text{ m s}^{-1}$ .

A pesar de no conocer cuales son las adaptaciones fisiológicas y bioquímicas que le permiten a esta especie permanecer con una alta actividad bajo condiciones de hipoxia, resulta muy claro la existencia de una fuerte asociación entre el calamar *D. gigas* y la ZMO. La habilidad de alimentarse tanto en aguas superficiales así cómo dentro de la ZMO podría ser altamente ventajoso para un depredador de rápido crecimiento como *D. gigas*. Otros beneficios adicionales podrían incluir una reducción de la competencia y una mayor

protección respecto a los depredadores que no toleran las condiciones de hipoxia, tales como los grandes peces pelágicos. Esta posibilidad de evitar a los depredadores podría ser particularmente importante para los juveniles o los individuos pequeños de *D. gigas*, siempre y cuando tengan la capacidad de utilizar la ZMO así cómo lo hacen los ejemplares adultos.

Una asociación similar ha sido reportada entre el calamar *Sthenoteuthis oualaniensis* y la ZMO en el Mar Árabe (Nesis, 1993). De acuerdo a análisis genéticos, esta especie muestra un emparentamiento cercano con *Dosidicus gigas*. Los mecanismos fisiológicos involucrados con estas habilidades, le permiten a ambas especies, *D. gigas* y *S. oualaniensis* (Shulman *et al.*, 2002), tener éxito en un hábitat que no es favorable para la mayoría de los grandes peces pelágicos ni para otros grandes cefalópodos.

#### **4.2.2. Océano Pacífico**

La presencia de *D. gigas* en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California ha sido previamente reportada en otoño de 1971 (Sato, 1976) y en invierno de 1980 (Klett-Traulsen, 1982; Ehrhardt *et al.*, 1983). También durante la primavera de 1998 (post El Niño 1997-1898) se registraron grandes capturas de calamar gigante frente a Bahía Magdalena (aprox. 32,000 toneladas; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001). Los procesos de surgencia en esta área muestran una intensidad máxima durante el período Abril-Junio (Zaytsev *et al.*, 2003), lo cual coincide con la presencia de la pesquería de calamar gigante que observamos en la primavera de 2005. La ocurrencia de surgencias estacionales sobre la

plataforma continental frente a Bahía Magdalena podría favorecer la creación de un área de alimentación alternativa y temporal para *D. gigas*. Dicha región geográfica podría ser particularmente atractiva cuando las condiciones en las áreas vecinas, incluyendo el Golfo de California, son desfavorables.

#### **a) Movimientos horizontales**

Durante los primeros meses del año 2005 el calamar gigante mostró un desplazamiento fuera del Golfo de California hacia aguas del Océano Pacífico. Dicha migración se reflejó en una caída abrupta de las capturas de calamar gigante en el área de Santa Rosalía donde se localiza una de las principales zonas de pesca de dicho recurso (Fig. 37). Esta migración masiva de *D. gigas* parece ser característica de los años El Niño (e.g. 1998; Morales-Bojórquez *et al.*, 2001), provocando la creación de zonas de pesca alternativas en el Océano Pacífico frente a Bahía Magdalena. Las capturas de calamar gigante en dicha área alcanzaron aproximadamente las 4,500 toneladas durante el período Marzo-Julio de 2005 (datos proporcionados por SAGARPA, México). De acuerdo a las estadísticas pesqueras, estas capturas se mantuvieron en niveles considerables hasta Junio y prácticamente desaparecieron en Julio (Fig. 37). Al mismo tiempo se comenzó a observar una recuperación y un fuerte incremento en las capturas frente al área de Santa Rosalía, sugiriendo un posible retorno del calamar gigante al Golfo de California.

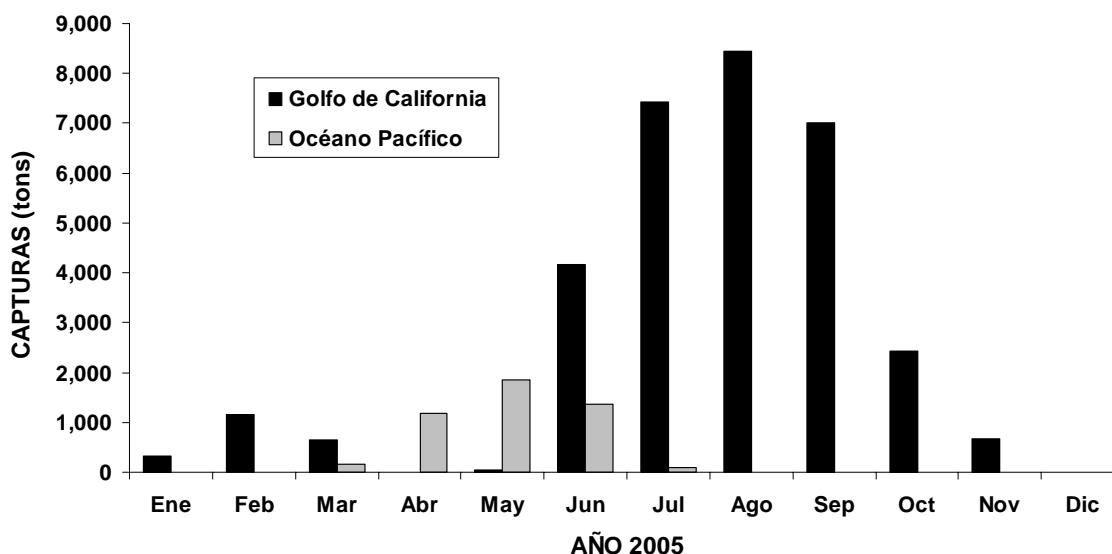


Figura 37. Capturas mensuales de calamar gigante efectuadas durante el año 2005 tanto en el Golfo de California (principalmente en el área de Santa Rosalía) así como en el Océano Pacífico (área frente a Bahía Magdalena). Datos proporcionados por SAGARPA (México).

Sin embargo, la evidencia no es suficiente como para saber si la población de calamar gigante observada en el Océano Pacífico efectivamente haya realizado dicha migración de regreso hacia adentro del Golfo. Por ejemplo, la estructura de tallas de calamar gigante en el área de Santa Rosalía fue muy diferente a la observada en el área de Bahía Magdalena un par de días antes (Fig. 38), lo cual sugiere que no pertenecen al mismo grupo poblacional u a la misma cohorte. Los muestreos realizados en Santa Rosalía reflejaron que las hembras se encontraban inmaduras o en proceso de maduración y que la composición de tallas (41-74 cm LM; media =  $57.6 \pm 7$  cm LM;  $n = 99$ ) fue significativamente más pequeña ( $p < 0.05$ ) que la observada en el Océano Pacífico durante el mercado satelital (67-81 cm LM; media =  $75.4 \pm 3.2$  cm LM;  $n = 57$ ). Las hembras sexualmente maduras y de gran tamaño que fueron capturadas y marcadas en el Océano

Pacífico frente a Bahía Magdalena podrían estar listas para desovar en dicha área así como ha sido sugerido previamente (Ehrhardt *et al.*, 1983) y podrían no regresar nunca al Golfo completando su ciclo de vida en dicha región.

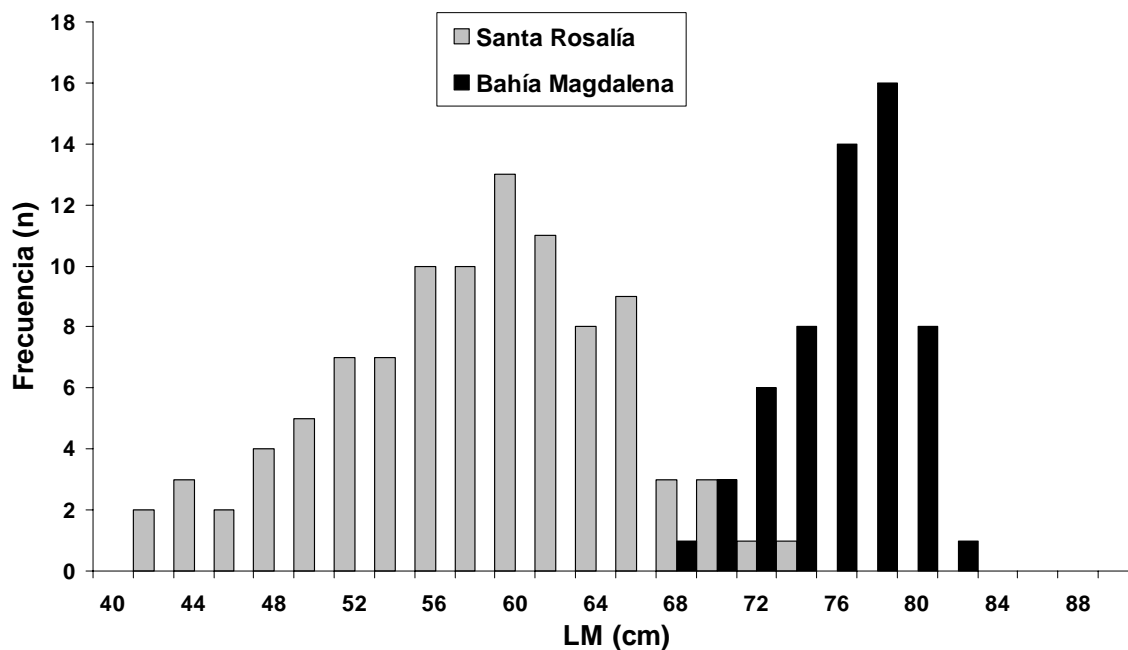


Figura 38. Histograma de tallas (LM, cm) de calamar gigante capturados en el área frente a Bahía Magdalena (Océano Pacífico; n = 57) durante el marcado satelital (10-11 de Junio) y en el área de Santa Rosalía (Golfo de California; n = 99) un par de días después (12-13 de Junio).

De acuerdo con este escenario, esperábamos que nuestros datos del marcado satelital reflejaran una migración de calamar gigante desde el área de Bahía Magdalena con dirección sur y poder confirmar el camino de regreso de *D. gigas* al Golfo de California. De hecho, las posiciones de liberación de nuestras marcas satelitales (ver Fig. 23) sugieren que 2 de los calamares migraron con dirección sur, otro de los calamares permaneció en el área



general del mercado, mientras que la cuarta marca fue recuperada en una playa 200 km al sur del lugar del mercado. Sin embargo, no fue posible confirmar la entrada o el regreso del calamar gigante al Golfo de California, tal como habíamos previsto, quizás debido a que 2 de las marcas satelitales se liberaron accidentalmente de forma prematura y otra de las marcas nunca se reportó al sistema satelital ARGOS.

Es evidente la existencia de un cierto grado de variabilidad en la dirección exacta de las migraciones mencionadas. A pesar de que todos los calamares fueron marcados en el mismo lugar y casi en el mismo momento, su posición final varios días después no fue la misma. Esta particularidad también fue reportada durante el marcaje satelital en el Golfo de California y puede estar sugiriendo que *D. gigas* no tiende a realizar migraciones en grandes grupos. De hecho, existen observaciones realizadas en el Golfo de California a través de un sumergible operado a control remoto (B. Robison, datos sin publicar) que apoyan la idea de que los agrupamientos de calamar gigante son de tamaño reducido y con movilidad independiente. Según Nigmatullin *et al.* (2001), los agrupamientos de *D. gigas* adultos están conformados desde 2-5 hasta 10-12 individuos.

La marca PAT 3 fue la única que se liberó en la fecha programada, lo cual ofrece una mayor certeza en la posición de liberación. Este calamar se movilizó una distancia de aproximadamente 74 km (suponiendo una línea recta) en 23 días, lo cual es consistente con una velocidad migratoria de  $3.2 \text{ km d}^{-1}$ . Los estudios previos de marcaje realizados con *D. gigas* en el Golfo de California revelaron velocidades de migración horizontal mucho más altas:  $8 \text{ km d}^{-1}$  (Markaida *et al.*, 2005) y  $30 \text{ km d}^{-1}$  (nuestro marcaje satelital en el Golfo;

Gilly *et al.*, 2006b). Por otro lado, las marcas satelitales PAT 1 y 2 experimentaron una liberación prematura y estuvieron flotando en superficie por varios días antes de reportarse al sistema ARGOS, razón por la cual se desconoce la posición exacta de liberación. De todas formas, se utilizó la primera posición reportada por PAT 1 (primera transmisión) y se estimó que este calamar se movilizó una distancia de 163 km en 11 días, lo cual es consistente con una velocidad de migración de  $14.8 \text{ km d}^{-1}$ , mucho más comparable con el rango de velocidades mencionado anteriormente para esta especie.

### **b) Dinámica vertical**

Las migraciones verticales diarias son comunes entre las especies de calamares omastréfidos (Roper y Young, 1975; Nakamura, 1993; Semmens *et al.*, 2007). En el caso particular de *Dosidicus gigas*, se ha descrito un patrón muy claro entre el día (aguas profundas) y la noche (aguas superficiales) (marcaje satelital en el Golfo; Gilly *et al.*, 2006b). Nuestros resultados fueron consistentes con este comportamiento vertical descrito para el calamar gigante dentro del Golfo de California aunque se detectaron algunas diferencias en el patrón general. Por ejemplo, se observó que la distribución batimétrica diurna reflejada en nuestros datos fue más somera (10-250 m) que el patrón de preferencia batimétrico reportado para el Golfo de California en donde los calamares se localizaron a profundidades  $> 200 \text{ m}$  durante la mayor parte del día. Esto puede estar relacionado con un mayor aprovechamiento de la plataforma continental, la cual es particularmente extensa en el área de Bahía Magdalena. De hecho, también puede ser responsable del cambio

observado en los hábitos alimenticios del calamar gigante en dicha región reflejando una clara preferencia por presas neríticas.

La mayoría de los calamares marcados en el Océano Pacífico permanecieron en aguas someras (<100-150 m) por 4-5 días después del marcado, lo cual sugiere un tiempo de residencia mayor en la zona de la plataforma continental e impediría a los calamares desplazarse o regresar a mayores profundidades durante las migraciones verticales diurnas. Por el contrario, en el área de Santa Rosalía (Golfo de California) la plataforma continental es mucho más angosta y permite que los calamares se profundicen más rápidamente (nuestros datos del marcaje satelital en el Golfo). Estas incursiones hacia áreas más costeras también les ofrecen a los calamares la oportunidad de alimentarse con presas neríticas que son más abundantes sobre la plataforma continental.

Todos los calamares marcados reflejaron una importante variabilidad día a día en su distribución vertical. Este fenómeno fue revelado con los datos de la marca PAT 1 y confirmado con las restantes marcas satelitales, especialmente con la serie de tiempo completa de los datos registrados por PAT 4. Estos patrones de cambios en el comportamiento parecen ser una regla, mas que una excepción. Los trabajos futuros deberán enfocarse en obtener series de tiempo completas con datos más detallados, ya sea recuperando las marcas una vez que se hayan liberado o utilizando otro tipo de marcas que transmitan toda la serie de tiempo al sistema satelital ARGOS. Este tipo de datos permite realizar inferencias más robustas sobre el comportamiento de los calamares.

Las velocidades verticales máximas estimadas para el calamar PAT 4 ( $2.0\text{-}2.6\text{ m s}^{-1}$ ) fueron menores a las observadas en el Golfo de California ( $4\text{ m s}^{-1}$ ) pero superiores a las reportadas en trabajos anteriores ( $0.85\text{-}1.28\text{ m s}^{-1}$ , Gilly et al., 2006b;  $1.8\text{ m s}^{-1}$ , Cole y Gilbert, 1970). Cabe mencionar que no se observó ninguna relación evidente entre la distribución de las velocidades verticales con la hora del día, ni con la profundidad (nivel de oxígeno).

### **c) Análisis del contenido estomacal**

El análisis de contenido estomacal de los calamares gigantes capturados sobre la plataforma continental frente a Bahía Magdalena (Océano Pacífico) reflejó un cambio considerable en la dieta respecto a los antecedentes de esta especie en el Golfo de California. La langostilla (*Pleuroncodes planipes*) fue la presa dominante en la dieta de *D. gigas* en el Océano Pacífico en contraposición con el micronecton mesopelágico (principalmente peces mictófidios) encontrado en los estómagos de calamar gigante dentro del Golfo de California (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006a). La presencia de *P. planipes* en la dieta del calamar gigante ya ha sido citada anteriormente para la misma región geográfica (Sato, 1976; Markaida, 2006a). De hecho, este crustáceo de la familia Galatheidae tiene una fase pelágica en su ciclo de vida que lo convierte en el principal componente del micronecton y constituye una presa muy importante para muchos predadores en el área de surgencias de la costa occidental de la Península de Baja California (Blackburn y Thorne, 1974). Esta especie representa hasta el 95 % de las

capturas realizadas con pesca de arrastre en el área frente a Bahía Magdalena (Arvizu-Martínez *et al.*, 1974).

Las otras presas que siguieron en importancia dentro de la dieta del calamar gigante en nuestra área de estudio fueron los peces neríticos tales como el chile lucio (*Synodus lucioceps*) y la merluza (*Merluccius angustimanus*). Los peces de las familias Synodontidae (e.g. *Synodus lucioceps*) y Triglidae (e.g. rubio volador *Prionotus stephanophrys*), además de otros, se localizan comúnmente a profundidades < 100 m, mientras que la merluza es la especie más abundante en el área a profundidades > 100 m (Arvizu-Martínez *et al.*, 1974). Esta diferenciación de hábitat para *Synodus* y *Merluccius* es consistente con la falta de correlación ( $r = 0.11$ ,  $p > 0.05$ ) observada entre ambas especies presas en los estómagos de calamar gigante. De acuerdo a los antecedentes, la merluza del Pacífico (*Merluccius productus*) domina la dieta del calamar gigante en las regiones costeras frente a Ensenada (en el norte de la Península de Baja California; Markaida, 2006a) y en la costa occidental de USA (Field *et al.*, 2007).

Nuestros resultados frente a Bahía Magdalena reflejaron una predominancia de estómagos con altos índices de llenado, lo cual indica que los calamares se habían alimentado recientemente sobre la plataforma continental a profundidades relativamente someras (< 100 m). Esta característica representa otra diferencia respecto a los hábitos alimenticios del calamar gigante dentro del Golfo de California, en donde la mayoría de los estómagos analizados estaban medio llenos o con pocos rastros de alimento (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006a).

Las preferencias alimenticias exhibidas por el calamar gigante se centraron principalmente sobre presas del micronecton tales como la langostilla pelágica con tallas en el rango 4-6 cm (largo del cefalotórax a la cola). El micronecton mesopelágico observado en la cuenca de Guaymas (región central del Golfo de California) tiene un rango de tallas promedio similar 5-7 cm (5-8 % del LM del calamar) (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). Sin embargo, nuestros análisis en el Océano Pacífico reflejaron una segunda moda en la alimentación del calamar gigante que representa a las presas neríticas más grandes presentes en la plataforma frente a la costa occidental de Baja California. El patrón de alimentación observado para el calamar gigante en la costa occidental de USA también reveló una preferencia por presas neríticas de mayor tamaño (Field *et al.*, 2007). Las incursiones esporádicas que realiza el calamar gigante hacia la plataforma continental le otorgan una gran versatilidad y le permiten depredar sobre varias especies abundantes de peces neríticos.

#### **d) Migraciones verticales en relación a la distribución de sus presas**

La presencia de *D. gigas* en el área costera frente a Bahía Magdalena parece estar directamente relacionada con la gran abundancia que muestra su principal especie presa, la langostilla pelágica (*Pleuroncodes planipes*), en dicha región. Este crustáceo puede ser encontrado en grandes concentraciones cerca de la superficie en Bahía Magdalena durante la primavera (Aurioles *et al.*, 1994; Aurioles, 1995), aprovechando los beneficios de las surgencias locales (Robinson *et al.*, 2004).

El patrón diario observado en la distribución vertical de *D. gigas* muestra un solapamiento con los movimientos verticales de la langostilla. Durante el atardecer ambas especies se movilizan desde aguas profundas hacia la superficie y permanecen en aguas someras durante la noche mientras que en el día vuelven a zonas de mayor profundidad. Las langostillas son buenas nadadoras, capaces de movilizarse desde aguas profundas hasta la superficie en un período relativamente corto (Robinson y Gomez, 1998). De hecho, esta especie ha sido observada en superficie al atardecer o en horas de la noche durante las operaciones de pesca de calamar gigante que se llevaron a cabo en el presente estudio. Datos hidroacústicos revelaron que la langostilla pelágica se distribuye desde la superficie hasta al menos los 200 m, dentro de la capa de dispersión acústica, con temperaturas en el rango 9.5-15 °C (Robinson *et al.*, 1997, 2004).

El solapamiento espacio-temporal en la distribución vertical de ambas especies es bastante evidente y es consistente con la naturaleza oportunista que refleja el comportamiento alimenticio del calamar gigante. Este predador rastrea activamente una determinada franja de profundidad con gran abundancia de presas y luego aprovecha dicha zona. Sin embargo, dichos patrones no son rígidos y es probable encontrar una considerable variabilidad en la distribución vertical tanto del calamar gigante como de la langostilla. Por ejemplo, durante la realización de un crucero de investigación en Marzo del 2005 en el Océano Pacífico frente a la costa occidental de la Península de Baja California, se observaron calamares gigantes en superficie durante el día alimentándose con grandes cantidades de langostilla (Salinas-Zavala *et al.*, 2007). En nuestro estudio se observaron

juveniles de *Synodus lucioceps* durante la noche cerca del buque así como grandes concentraciones del eufáusido *Nyctiphanes simplex*. Algunos ejemplares de *S. lucioceps* sin digerir (comidos por *D. gigas*) tenían sus estómagos llenos con dicho eufáusido.

Durante los movimientos horizontales descritos anteriormente, los calamares marcados mostraron un aumento del rango vertical total a medida que se alejaban de la costa hacia aguas más profundas. Dicho comportamiento parece estar relacionado con el alejamiento de los calamares de la región de la plataforma continental, reflejando un incremento de la profundidad y un cambio en la dieta. La abundancia de algunas especies presa, tales como la langostilla y los peces neríticos, disminuye a medida que los calamares se alejan de la costa y del área de Bahía Magdalena, mientras que otras presas comienzan a ser más abundantes.

Cuando el calamar gigante se encuentra en aguas abiertas por fuera de la plataforma continental puede realizar migraciones verticales más profundas, tal como ocurre en el Golfo de California (marcaje satelital en el Golfo; Gilly *et al.*, 2006b). En este escenario entran en juego otros factores como la ZMO, la cual puede limitar las migraciones verticales de algunas especies del necton, tales como los peces mictófidos más activos, pero al mismo tiempo, está relacionada con la capa de dispersión acústica, donde habitan los mictófidos menos activos y otros organismos nectónicos (Barham, 1970; Robison, 1972). Los peces mictófidos muestran una distribución vertical profunda, lo cual podría explicar la profundización del calamar gigante durante las migraciones horizontales. El mictófono *Myctophum nitidulum* fue la especie presa dominante en la dieta del calamar gigante en



aguas abiertas lejos de la costa al noroeste de Bahía Magdalena en Octubre del 2000, mientras que la langostilla pelágica *Pleuroncodes planipes* fue la segunda especie presa en importancia (Markaida, 2006a). En resumen, la dieta del *D. gigas* parece cambiar drásticamente hacia mictófidos y otras especies micronectónicas cuando se desplaza hacia aguas más profundas. Esto sólo puede ser inferido debido a que no tenemos datos de contenido estomacal de calamares capturados en aguas profundas alejadas de la costa.

#### **e) Dinámica vertical y ocurrencia en la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO)**

Los perfiles verticales de oxígeno disuelto analizados en el Océano Pacífico, al noroeste de Bahía Magdalena (estaciones A-D en Fig. 23), reflejaron que el límite superior de la ZMO comienza a los 100-150 m de profundidad, mientras que en el Golfo de California dicho límite se localiza a mayor profundidad (200-300 m). Esto se debe a que la intensidad de las surgencias en el Océano Pacífico es más fuerte que en el Golfo y provoca una caída más rápida en la concentración de oxígeno dentro de la columna de agua. Algo similar se observó en aquellas estaciones oceanográficas localizadas más cerca de la costa (A-B), en donde el límite superior de la ZMO fue más somero en comparación con lo observado en las estaciones más alejadas de la costa (C-D).

De acuerdo con nuestros datos, el calamar gigante habita a profundidades hipóxicas de la ZMO (>100-150 m) durante una gran parte del día y una fracción menor de la noche. Esto también fue observado dentro del Golfo de California, en donde los calamares mostraron un activo comportamiento de buceo con una alta frecuencia de inmersiones por

debajo de los 200-300 m de profundidad dentro de la ZMO, lo cual representa un desafío fisiológico para cualquier predador activo con una alta tasa metabólica como es el caso de *D. gigas*. De hecho, los datos de nuestras marcas satelitales reflejaron una gran dinámica vertical del calamar gigante dentro de la ZMO, comparable con la existente en aguas superficiales bien oxigenadas. Esto sugiere que *D. gigas* puede depredar dentro de esta zona con déficit de oxígeno aprovechando el solapamiento existente con la capa de dispersión acústica que tiene una alta riqueza de presas.

Los organismos que habitan en la ZMO presentan adaptaciones fisiológicas desarrollando mecanismos más eficientes para la extracción de oxígeno en aguas con hipoxia (Levin, 2003). Por ejemplo, Seibel *et al.* (1997) descubrieron que existe una fuerte caída en el metabolismo de los cefalópodos a medida que aumenta la profundidad de su hábitat. En el caso de *D. gigas*, se realizaron experimentos de laboratorio que revelaron una alta tasa de consumo de oxígeno bajo condiciones normales pero que dicha tasa experimenta una drástica caída bajo condiciones de hipoxia como las asociadas con la ZMO en la naturaleza (Gilly *et al.*, 2006b). Este descubrimiento sugiere que *D. gigas* posee adaptaciones fisiológicas que le permiten depredar tanto en aguas superficiales bien oxigenadas así como dentro de la ZMO.

Si tomamos en cuenta la intolerancia a la hipoxia que muestran muchas especies de calamares activos, incluidos los omastréfidos (Webber *et al.*, 2000; Zielinski *et al.*, 2000; Pörtner, 2002), resulta muy destacable la habilidad de *D. gigas* para habitar en la ZMO. La capacidad de inhibir el metabolismo ha sido reportada en varias especies de cefalópodos

mesopelágicos pero a diferencia de *D. gigas*, son especies lentas y relativamente débiles (Childress y Seibel, 1998). Esta capacidad parece ser relevante en el calamar gigante para tolerar la hipoxia de la ZMO aunque resulta claro que deben existir otros mecanismos involucrados. Los niveles de actividad revelados por las marcas satelitales permanecen demasiado altos dentro de la ZMO y muchas de las inmersiones a profundidades hipóxicas mostraron una duración de varias horas.

**f) Tolerancia ambiental, adaptabilidad en el comportamiento y flexibilidad en la dieta en relación a las incursiones hacia nuevas áreas y a la expansión de su rango de distribución**

Los resultados obtenidos durante nuestros experimentos de marcaje satelital en el Golfo de California y en el Océano Pacífico indicaron que *D. gigas* es una especie altamente flexible y que se adapta sin problemas a fuertes variaciones en algunos parámetros ambientales, particularmente con la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto, así como al tipo de presas. Esta habilidad le permite un aprovechamiento eficiente de toda la columna de agua, desde profundidades intermedias características de la ZMO hasta la superficie. Además, esta especie tiene la capacidad de realizar migraciones horizontales rápidas y de larga distancia que le permiten explorar tanto las áreas someras cerca de la costa, así como las zonas más profundas en aguas abiertas, en una constante búsqueda de áreas de alimentación con una alta riqueza de presas.

Al parecer, estas características le permiten a *D. gigas* realizar excursiones hacia zonas lejanas a lo largo de la plataforma continental, y que dichos movimientos pueden conducir a una expansión más permanente de su rango de distribución. El alcance y la duración de estas incursiones hacia nuevas áreas probablemente estarán limitados por la tolerancia ambiental de *D. gigas* con relación al desove y a los estadios de vida tempranos, así cómo por la disponibilidad de alimento suficiente. Cuando la alimentación oportunista sobre presas tales como la langostilla o la merluza se vuelve insostenible, ya sea porque son recursos efímeros o estacionales, el calamar gigante puede cambiar a presas alternativas, especialmente mictófidios.

Estas habilidades, en conjunto con la alta fecundidad y el corto ciclo de vida (Nigmatullin *et al.*, 2001), le otorgan a *D. gigas* una gran ventaja para poder invadir y colonizar nuevas áreas, con lo cual podría potencialmente reestructurar el ecosistema. Un ejemplo de esta secuencia ha sido observado recientemente en el área de Monterrey Bay, California (Zeidberg y Robison, 2007) y podría estar ocurriendo incluso más al norte hasta British Columbia (Cosgrove, 2005) o el sureste de Alaska (Wing, 2006), en donde la aparición de *D. gigas* ha persistido luego de una invasión inicial en otoño de 2004.

A pesar de la habilidad exhibida por *Dosidicus gigas* para expandir su área de distribución en el Océano Pacífico oriental; ¿porqué lo hace en determinados momentos? Esta es una pregunta compleja que incluye variaciones temporales en muchos aspectos biológicos y oceanográficos dentro de una gran variedad de escalas de tiempo. Por ejemplo, resulta indispensable analizar la variabilidad de la ZMO teniendo en cuenta la influencia

que ejerce sobre la ecología de *D. gigas*. El límite superior de la ZMO generalmente se profundiza cuando nos movilizamos hacia las latitudes altas en el Océano Pacífico nororiental, pero los cambios a lo largo del tiempo no están bien documentados. Recientemente se han publicado algunos trabajos que incluyen análisis a largo plazo y que describen una tendencia a la disminución del oxígeno disuelto a profundidades intermedias de la columna de agua, lo cual es equivalente a un desplazamiento del límite superior de la ZMO hacia menores profundidades, tanto en el Pacífico tropical o ecuatorial (Stramma *et al.*, 2008) así como en el Pacífico subártico (Whitney *et al.*, 2007). También se han observado periódicamente anomalías hipóxicas en zonas costeras frente a Oregon durante los últimos 5 años (Grantham *et al.*, 2004; Chan *et al.*, 2008), lo cual coincide con el período de expansión de *D. gigas* desde la región central de California hasta el sureste de Alaska. Estos cambios en la concentración de oxígeno disuelto a profundidades intermedias, indudablemente constituyen un fenómeno particularmente relevante para el calamar gigante *Dosidicus gigas*.

## 5. Conclusiones

### 5.1. Variabilidad interanual en la estructura poblacional de *D. gigas*

a) La estructura poblacional de *D. gigas* observada en la región central del Golfo de California frente a Santa Rosalía durante el año 2003 reflejó altas proporciones de individuos maduros y de gran tamaño, mientras que la observada en el año 2004 estuvo compuesta mayoritariamente por individuos sexualmente inmaduros y de menor tamaño (Bazzino *et al.*, 2007).

b) Se observó una fuerte variabilidad interanual en la estructura de tallas de *D. gigas* dentro del Golfo de California durante el período 1996-2004, lo cual también se vio reflejado en la talla media de madurez. Dicha variabilidad parece estar relacionada no sólo con la ocurrencia de eventos El Niño o La Niña, sino también con la intensidad o magnitud de los mismos (Bazzino *et al.*, 2007).

c) La plasticidad interanual exhibida por *D. gigas* podría representar una ventaja importante en el caso de una especie que es reconocida por invadir y colonizar nuevas áreas, y que de hecho, ha reflejado una expansión significativa de su distribución en los últimos años. Factores tales como los cambios en la disponibilidad de presas o en el hábitat reproductivo podrían contribuir con la plasticidad fenotípica observada en la población de calamar gigante en el Golfo de California.

## 5.2. Marcaje satelital de *D. gigas*

a) Los experimentos de marcaje satelital realizados con *D. gigas* en el Golfo de California (Gilly *et al.*, 2006b) y en el Océano Pacífico (Bazzino *et al.*, *en revisión*) representan la primera aplicación de dicha metodología para monitorear los movimientos migratorios (verticales y horizontales) de una especie de calamar. Los resultados obtenidos están limitados a ejemplares adultos de *D. gigas* ( $> 75$  cm LM), pero demuestran y confirman la viabilidad y aplicabilidad de este enfoque metodológico.

b) A pesar de las diferencias existentes entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, y entre las épocas del año en que se realizaron los experimentos de marcaje satelital, nuestros resultados reflejaron tendencias comunes así como una marcada flexibilidad en el comportamiento vertical y en la dieta de esta especie.

## 5.3. Movimientos horizontales de *D. gigas*

a) De acuerdo a las posiciones de liberación de nuestras marcas satelitales tanto en el Golfo de California, así como en el Océano Pacífico, se hace evidente la existencia de una fuerte variabilidad en la dirección exacta de los movimientos horizontales. Los calamares fueron marcados en el mismo lugar y casi al mismo tiempo pero reflejaron posiciones finales muy diferentes entre sí. Esto parece estar sugiriendo que *D. gigas* realiza migraciones en pequeños grupos independientes, lo cual ha sido verificado a través de

observaciones directas realizadas dentro del Golfo de California con un sumergible operado a control remoto.

b) La información obtenida a través de las marcas satelitales colocadas dentro del Golfo de California confirmaron parcialmente el desplazamiento de *D. gigas* entre Santa Rosalía y Guaymas, el cual forma parte del circuito migratorio recíproco y estacional descrito entre ambas áreas de pesca (Markaida *et al.*, 2005). También se observaron movimientos con dirección sur hacia zonas más australes del Golfo (nuestras marcas satelitales) o incluso con dirección norte hacia la región de San Pedro Mártir (marcas satelitales colocadas en Noviembre de 2005; Gilly *et al.*, 2006b). Lamentablemente, la duración de nuestros experimentos (liberación prematura de algunas marcas) no fue suficiente como para poder confirmar o rechazar la existencia de movimientos por fuera del Golfo de California hacia el Océano Pacífico.

c) Los resultados del marcado satelital en el Océano Pacífico frente a Bahía Magdalena reflejaron movimientos horizontales con dirección sur (Bazzino *et al.*, *en revisión*). Sin embargo, tampoco fue posible confirmar la entrada de *D. gigas* al Golfo de California, tal como habíamos previsto, quizás debido a que 2 de las marcas satelitales se liberaron de forma prematura y otra de las marcas nunca se reportó al sistema satelital ARGOS.



#### 5.4. Migraciones verticales y selección de hábitat en *D. gigas*

a) Las migraciones verticales diarias de *D. gigas* reflejaron un patrón muy claro entre el día (aguas profundas, frías e hipóxicas) y la noche (aguas superficiales, más cálidas y bien oxigenadas). Los resultados obtenidos en el Golfo de California fueron consistentes con el comportamiento vertical descrito en el Océano Pacífico aunque se detectaron algunas diferencias en el patrón general. Por ejemplo, la distribución vertical diurna de *D. gigas* en el Océano Pacífico fue más somera (10-250 m) que la observada dentro del Golfo de California en donde los calamares se localizaron a profundidades  $> 200$  m durante la mayor parte del día. Esto parece estar relacionado con un mayor aprovechamiento de la plataforma continental en el Océano Pacífico, la cual es particularmente extensa en el área frente a Bahía Magdalena.

b) Las diferencias exhibidas por *D. gigas* en la utilización vertical del hábitat entre el Golfo de California y el Océano Pacífico también parecen estar asociadas con los hábitos alimenticios del calamar gigante en cada región. En el Océano Pacífico se observó una clara preferencia por presas neríticas más abundantes en la región de la plataforma (langostilla, merluza y otras especies de peces), a diferencia de lo reportado para el Golfo de California en donde los peces mictófidios constituyen la presa principal. Estas diferencias en el comportamiento vertical (utilización de la columna de agua) y en la composición de la dieta indican un alto grado de adaptabilidad de acuerdo a las condiciones ambientales existentes en la región geográfica donde habitan.

c) El patrón diario observado en la distribución vertical de *D. gigas* en el Océano Pacífico reflejó un solapamiento con los movimientos verticales de su principal presa, la langostilla pelágica. Este solapamiento predador-presa también fue observado dentro del Golfo de California entre el calamar gigante y los peces mictófidios, y es consistente con la naturaleza oportunista del comportamiento predatorio del calamar gigante.

d) En ambas regiones se observó que *D. gigas* habita a profundidades hipóxicas de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) durante una gran parte del día y una fracción menor de la noche. Los calamares reflejaron un activo comportamiento de buceo con una alta frecuencia de inmersiones dentro de la ZMO, lo cual representa un desafío fisiológico para cualquier predador activo con una alta tasa metabólica como es el caso de *D. gigas*.

e) Los trabajos de respirometría realizados por Gilly *et al.* (2006b) demostraron que *D. gigas* posee adaptaciones fisiológicas (inhibición reversible del metabolismo) que le permiten habitar y depredar bajo condiciones de hipoxia dentro de la ZMO. No obstante, deben existir otros mecanismos fisiológicos involucrados si tomamos en cuenta que los niveles de actividad revelados por las marcas satelitales permanecieron demasiado altos dentro de la ZMO y que muchas de las inmersiones a profundidades hipóxicas mostraron una duración de varias horas.

f) Los resultados obtenidos durante los experimentos de marcaje satelital en el Golfo de California y en el Océano Pacífico indicaron que *D. gigas* es una especie altamente flexible y que se adapta rápidamente a fuertes variaciones en algunos parámetros

ambientales, particularmente con la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto, así como al tipo de presas. Estas habilidades le permiten un aprovechamiento eficiente de toda la columna de agua, desde profundidades intermedias características de la ZMO hasta la superficie.

g) Los resultados también reflejaron que *D. gigas* tiene la capacidad de realizar migraciones horizontales rápidas y de larga distancia que le permiten explorar tanto las áreas someras cerca de la costa, así como las zonas más profundas en aguas abiertas, en una constante búsqueda de áreas de alimentación con una alta riqueza de presas. Estas características, en conjunto con la alta fecundidad y el corto ciclo de vida, le otorgan a *D. gigas* una gran ventaja para poder invadir y colonizar nuevas áreas.

## 6. Literatura citada

- Abitia-Cárdenas L, Galván-Magaña F, Gutiérrez-Sánchez F, Rodríguez-Romero J, Aguilar-Palomino B, Moehl-Hitz A. 1999. Diet of blue marlin *Makaira mazara* off the coast of Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. *Fish. Res.* 44(1): 95-100.
- Abitia-Cárdenas L, Muhlia-Melo A, Cruz-Escalona V, Galván-Magaña F. 2002. Trophic dynamics and seasonal energetics of striped marlin *Tetrapturus audax* in the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 57(3): 287-295.
- Aguilar-Castro NA, Galván-Magaña F. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith 1834) en el Golfo de California. Resúmenes. 1er Foro de Intercambio Científico sobre Tiburones y Rayas. Biología, Ecología y Pesquerías. Guaymas (Sonora, México).
- Alvarez-Borrego S. 1983. Gulf of California. En: Ketchum BH (ed.). *Ecosystems of the World: Estuaries and enclosed seas*. Amsterdam, Elsevier, 427-449 pp.
- Alvarez-Borrego S. 2002. Physical oceanography. En: Case TJ, Cody ML, Ezcurra E (eds.). *A new island biogeography of the Sea of Cortes*. Oxford University Press, 41-59 pp.
- Alvarez-Borrego S, Lara-Lara JR. 1991. The physical environment and productivity of the Gulf of California. En: Dauphin JP, Simoneit B (eds.). *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 47: 555-567.
- Anderson CIH, Rodhouse PG. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. *Fish. Res.* 54: 133-143.

- Arkhipkin AI. 2004. Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder Oegopsina. En: Jackson GD, McGlashan DJ (eds.). Cephalopod growth. Mar. Freshw. Res. Special Issue 55(4): 341-355.
- Arvizu-Martínez J, García-Romero E, Morales-Alemán I. 1974. Estudio preliminar sobre langostilla, *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Galatheididae), de la costa occidental de Baja California y Golfo de California. Instituto Nacional de la Pesca (México). Serie Científica 1: 1-10.
- Aurioles-Gamboa D. 1991. Otolith size versus weight and body length relationships for some fishes off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. Fish. Res. 89: 701-706.
- Aurioles-Gamboa D. 1995. Distribución y abundancia de la langostilla bentónica (*Pleuroncodes planipes*) en la plataforma continental de la costa oeste de Baja California. En: Aurioles-Gamboa D, Balart EF (eds.). La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz B.C.S., México, 59-78 pp.
- Aurioles-Gamboa D, Castro-González MI, Pérez-Flores R. 1994. Annual mass strandings of pelagic red crabs, *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Anomura: Galatheididae), in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. Fish. Bull. 92: 464-470.
- Bakun A, Csirke J. 1998. Environmental processes and recruitment variability. En: Rodhouse PG, Dawe EG, O'Dor RK (eds.). Squid recruitment dynamics. The genus *Illex* as a model. The commercial *Illex* species. Influences on variability. FAO Fish. Tech. Pap. 376: 105-124.

- Barham EG. 1970. Deep-sea fishes: lethargy and vertical orientation. En: Farguhar GB (ed.). Proc. Int. Symp. Biological Sound Scattering in the Ocean. Scient. Rep. Maury Center Ocean, Vol. 5, 100-118 pp.
- Bazzino G, Quiñones RA, Norbis W. 2005. Environmental associations of the shortfin squid, *Illex argentinus*, in the Southwest Atlantic Ocean. Fish. Res. 76: 401-416.
- Bazzino G, Salinas-Zavala CA, Markaida U. 2007. Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California. Ciencias Marinas 33(2): 173-186.
- Bazzino G, Gilly WF, Markaida U, Salinas-Zavala CA, Ramos-Castillejos J. *en revisión*. Horizontal migrations, vertical habitat utilization and diet of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. Sometido al Progress in Oceanography (Special Issue – 1<sup>st</sup> CLIOTOP Symposium).
- Bernal PA. 1979. Large-Scale biological events in the California Current. CalCOFI Rep. 20: 89-101.
- Blackburn M, Thorne RE. 1974. Composition, biomass and distribution of pelagic nekton in a coastal upwelling area off Baja California, Mexico. Tethys 6(1-2): 281-290.
- Block BA, Costa DP, Boehlert GW, Kochevar RE. 2003. Revealing pelagic habitat use: The tagging of Pacific pelagics program. Oceanol. Acta 25: 255–266.
- Block BA, Teo SLH, Walli A, Boustany A, Stokesbury MJW, Farwell CJ, Weng KC, Dewar H, Williams TD. 2005. Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. Nature 434: 1121-1127.
- Boustany AM, Davis SF, Pyle P, Anderson SD, Le Boeuf BJ, Block BA. 2002. Expanded niche for white sharks. Nature 415: 35–36.

- Boyle PR, Boletzky SV. 1996. Cephalopod populations: definition and dynamics. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 351: 985–1002.
- Bray NA. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. J. Geophys. Res. (93) C5: 4993-5020.
- Bray NA, Robles JM. 1991. Physical oceanography of the Gulf of California. En: Dauphin JP, Simoneit B. (eds.). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. (47): 511-553.
- Brito-Castillo L, Alcántara-Razo E, Morales-Azpeitia R, Salinas-Zavala CA. 2000. Temperaturas del Golfo de California durante mayo y junio de 1996 y su relación con las capturas de calamar gigante (*Dosidicus gigas*). Cienc. Mar. 26(3): 413-440.
- Caddy JF. 1983. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. En: Caddy JF (ed.). Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Pap. 231: 416-452.
- Camarillo-Coop S, De Silva-Dávila R, Hernández-Rivas ME, Durazo-Arvizu R. 2007. Distribution of *Dosidicus gigas* paralarvae off the west coast of the Baja California peninsula, Mexico. En: Olson RJ, Young JW (eds.). The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24: 7-8.
- Chan F, Barth JA, Lubchenco J, Kirincich A, Weeks H, Peterson WT, Menge BA. 2008. Emergence of anoxia in the California Current large marine ecosystem. Science 319: 920.

- Childress JJ, Seibel BA. 1998. Life at stable low oxygen levels: Adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *J. Exp. Biol.* 201: 1223-1232.
- Clarke MR. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, 273 pp.
- Clarke R, Paliza O. 2001. The food of sperm whales in the southeast Pacific. *Mar Mamm Sci* 17: 427-429.
- Cole KS, Gilbert DL. 1970. Jet propulsion of squid. *Biol. Bull.* 138: 245-246.
- Cosgrove JA. 2005. The first specimens of Humboldt squid in British Columbia. *PICES Press* 13(2): 30-31.
- Davis RW, Jaquet N, Gendron D, Markaida U, Bazzino G, Gilly W. 2007. Diving behavior of sperm whales in relation to behavior of a major prey species, the jumbo squid, in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 333: 291-302.
- Dawe EG, Colbourne EB, Drinkwater KF. 2000. Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1002-1013.
- Deuser, WG. 1975. Reducing Environments. En: Riley JP, Skirrow G (eds.). *Chemical Oceanography*, 2nd edition, Academic press, New York, 1-37 pp.
- Dewar H, Graham JB. 1994. Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel. I. Energetics. *J. Exp. Biol.* 192: 13-31.
- Díaz-Uribe JG, Hernández-Herrera A, Morales-Bojórquez E, Martínez-Aguilar S, Suárez-Higuera MC, Hernández-López A. 2006. Validación histológica de los estadios de madurez gonádica de las hembras de calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 32(1A): 23-31.



- Dunlap, CR. 1970. A reconnaissance of the deep scattering layers in the eastern tropical Pacific and the Gulf of California. En: Farquhar, GB (ed.). Proceedings of an International Symposium on Biological Sound Scattering in the Ocean, Maury Center for Ocean Science Report 005, Washington, DC, 395-408 pp.
- Durazo R, Gaxiola-Castro G, Lavaniegos B, Castro-Valdez R, Gómez-Valdés J, Da S. Mascarenhas Jr. A. 2005. Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002–2003: A weak El Niño and subarctic water enhancement. *Cienc. Mar.* 31(3): 537-552.
- Ehrhardt NM, Jacquemin PS, González DG, Ulloa RP, García BF, Ortiz CJ, Solís NA. 1982. 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 NM, Jacquemin PS, García BF, González DG, López BJM, Ortiz CJ, Solís NA. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. En: Caddy JF (ed.). *Advances in Assessment of World Cephalopod Resources*. FAO Fish. Tech. Pap. 231: 306–340.
- Ehrhardt NM, Solís NA, Jacquemin PS, Ortiz CJ, Ulloa RP, González DG, García BF. 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.
- Ehrhardt NM. 1991. Potential impact of a seasonal migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a Gulf of California sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population. *Bull. Mar. Sci.* 49: 325-332.

- Field JC, Baltz K, Phillips AJ, Walker WA. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. CalCOFI Rep. 48: 131-146.
- Filauri VN. 2005. Patrón de crecimiento y estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*, Orbigny 1835) en la región central del Golfo de California. Tesis de Maestría. UNAM. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Mazatlán, México. 59 pp.
- García-Godos Naveda I. 2001. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano. Bol. Inst. Mar Perú 20 (1-2): 1-83.
- Gilly WF. 2005. Spreading and stranding of jumbo squid. Ecosystems Observations for the Monterey Bay National Marine Sanctuary 2005: 20-22 (available online at <http://www.montereybay.noaa.gov/reports/2005/eco/harvestedsp.html>)
- Gilly WF. 2007. Horizontal and vertical migrations of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California revealed by electronic tagging. En: Olson RJ, Young JW (eds.). The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24: 3-6.
- Gilly WF, Elliger CA, Salinas CA, Camarillo-Coop S, Bazzino G, Beman M. 2006a. Spawning by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 313: 125-133.
- Gilly WF, Markaida U, Baxter CH, Block BA, Boustany A, Zeidberg L, Reisenbichler K, Robison B, Bazzino G, Salinas C. 2006b. Vertical and horizontal migrations by

- jumbo squid, *Dosidicus gigas*, revealed by electronic tagging. Mar Ecol Prog Ser 324: 1–17.
- González AF, Tratan PN, Yau C, Rodhouse PG. 1997. Interaction between oceanography, ecology and fishery biology of the ommastrephid squid *Martialia hyadesi* in the South Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser. 152: 205-215.
- Grantham BA, Chan F, Mielsen KJ, Fox DS, Barth JA, Huyer A, Lubchenco J, Menge BA. 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. Nature 429, 749-754.
- Hernández-Herrera A, Morales-Bojórquez E, Cisneros M, Nevárez-Martínez M, Rivera I. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) from Gulf of California, México. CalCOFI Rep. 39: 212-218.
- Hernandez-Leon, S, Almeida C, Yebra L , Aristegui J. 2002. Lunar cycle of zooplankton biomass in subtropical waters: biogeochemical implications. J. Plankton Res. 24: 935-939.
- Huyer A. 1983. Coastal Upwelling in the California Current System. Prog. Oceanog. (12): 259-284.
- Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, Yatsu A, Inagake D, Okada Y. 2002. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña. Mar. Ecol. Prog. Ser. 231: 151–166.
- Jackson GD, O’Dor RK, Andrade Y. 2005. First tests of hybrid acoustic/archival tags on squid and cuttlefish. Mar. Freshwater Res. 56: 425-430.

- Jaquet N, Gendron D. 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Mar Biol* 141:591-601.
- Klett-Traulsen A. 1981. Estado actual de la pesquería del calamar gigante en el estado de Baja California Sur. Depto. de Pesca (México). *Serie Científica* 21: 1-28.
- Klett-Traulsen A. 1982. Jumbo squid fishery in the Gulf of California, Mexico. *Proc. Int. Squids Symp.* Aug. 9–12 1981, Boston, Mass. New-England Fisheries Development Found. Inc. Boston, USA. 81–100 pp.
- Kawabata A, Yatsu A, Ueno Y, Suyama S, Kurita Y. 2006. Spatial distribution of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, during its northward migration in western North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 15: 113-124.
- Klimley AP, Caberera-Mancilla I, Castillo-Geniz JL. 1993. Horizontal and vertical movements of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the southern Gulf of California, Mexico. *Cienc. Mar.* 19: 95-115.
- Levin LA. 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 1-45.
- Lipinski MR, Underhill LG. 1995. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum? *S. Afr. J. Mar. Sci.* 15: 207–223.
- Lluch-Belda D. 2000. Centros de actividad biológica en la costa occidental de Baja California. En: Lluch-Belda D, Elourduy-Garay J, Lluch-Cota SE, Ponce-Díaz G. (eds.). *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). La Paz, B.C.S., México. 49-64 pp.

- Lluch-Cota D, Lluch-Belda D, Lluch-Cota S, López-Martínez J, Nevárez-Martínez M, Ponce-Díaz G, Salinas-Zavala G, Vega-Velazquez A, Lara-Lara JR, Hammann G, Morales J. 1999. Las pesquerías y El Niño. En: Magaña-Rueda VO. (ed.). Los impactos de El Niño en México. DGPC-SG-UNAM-IAI-SEP-CONACYT, México, 137–178 pp.
- Lynn RJ, Simpson JJ. 1987. The California Current System: The Seasonal Variability of its Physical Characteristics. *J. Geophys. Res.* 92(C12): 12,947-12,966.
- Markaida U. 2006a. Food and feeding 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. 2006b. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997–1998 El Niño event. *Fish. Res.* 79(1-2): 28-37.
- Markaida U, Sosa-Nishizaki O. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fish. Res.* 54(1): 63-82.
- Markaida U, Sosa-Nishizaki O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83: 507-522.
- Markaida U, Quiñónez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 66(1): 31–47.

- Markaida U, Rosenthal JJC, Gilly WF. 2005. Tagging studies on the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Bull.* 103(1): 219-226.
- Markaida U, Rosas R, Salinas C, Gilly W. 2007. Trophic ecology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters. En: Olson RJ, Young JW (eds.). *The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA.* GLOBEC Report 24: 53-54.
- McPhaden MJ. 2004. Evolution of the 2002–2003 El Niño. *Bull. Am. Meteor. Soc.* 85, 677, doi:10.1175/BAMS-85-5-677.
- Morales-Bojórquez E, Cisneros-Mata MA, Nevárez-Martínez MO, Hernández-Herrera A. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 54: 83–94.
- Nagawasa K, Takayanagi S, Takami T. 1993. Cephalopod tagging and marking in Japan, a review. En: Okutani T, O’Dor RK, Kubodera T (eds). *Recent advances in cephalopod fisheries biology.* Tokai University Press, Tokyo, 313–330 pp.
- Nakamura, Y. 1991. Tracking of the mature female of flying squid, *Ommastrephes bartramii*, by an ultrasonic transmitter. *Bull. Hokkaido Nat. Fish. Res. Inst.* 55: 205-208.
- Nakamura Y. 1993. Vertical and horizontal movements of mature females of *Ommastrephes bartramii* observed by ultrasonic telemetry. En: Okutani T, O’Dor R, Kubodera T (eds). *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology.* Tokai University Press, Tokyo, 331-336 pp.

- Nesis KN. 1983. *Dosidicus gigas*. En: Boyle PR (ed.). Cephalopod Life Cycles Vol. I, Species Accounts. Academic Press, New York, 215-231 pp.
- Nesis KN. 1993. Population structure of oceanic ommastrephids, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis*: a review. En: Okutani T, O'Dor R, Kubodera T (eds). Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokai University Press, Tokyo, 375-383 pp.
- Nevárez-Martínez MO, Hernández-Herrera A, Morales-Bojórquez E, Balmori-Ramírez A, Cisneros-Mata MA, Morales-Azpeitia R. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, México. Fish. Res. 49: 129-140.
- Nevárez-Martínez MO, Rivera-Parra GI, Morales-Bojórquez E, López-Martínez J, Lluch-Cota DB, Miranda-Mier E, Cervantes-Valle C. 2002. The jumbo squid (*Dosidicus gigas*) fishery of the Gulf of California and its relation to environmental variability. Investig. Mar. 30(1): 193-194.
- Nevárez-Martínez MO, Méndez-Tenorio FJ, Cervantes-Valle C, López-Martínez J, Anguiano-Carrasco ML. 2006. Growth, mortality, recruitment, and yield of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Guaymas, Mexico. Fish. Res. 79: 38-47.
- Nigmatullin ChM, Nesis KN, Arkhipkin AI. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fish. Res. 54: 9-19.
- O'Dor RK. 2002. Telemetered cephalopod energetics: swimming, soaring and blimping. Integr. Comp. Biol. 42: 1065-1070.

- O'Dor RK, Coelho ML. 1993. Big squid, big currents and big fisheries. En: Okutani T, O'Dor RK, Kubodera T (eds.). Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokyo, Tokai University Press, 385-396 pp.
- O'Dor RK, Hoar JA, Webber DM, Carey FG, Tanaka S, Martins HR, Porteiro FM. 1994. Squid (*Loligo forbesi*) performance and metabolic rates in nature. Mar. Fresh. Behav. Physiol. 25: 163-177.
- Pecl GT, Moltschaniwskyj NA, Tracey SR, Jordan AR. 2004. Inter-annual plasticity of squid life history and population structure: ecological and management implications. Oecologia 139(4): 515–524.
- Pörtner HO. 2002. Environmental and functional limits to muscular exercise and body size in marine invertebrate athletes. Comp. Biochem. Physiol. A 133: 303-321.
- Ramírez RM, Klett-Traulsen TA. 1985. Composición de la captura del calamar gigante en el Golfo de California durante 1981. Trans. CIBCASIO X: 123-137.
- Robinson CJ, Gomez J, Arenas V. (1997) On the structure of a deep scattering layer on the coastal shelf off Bahia Magdalena, Baja California, Mexico. Cienc. Mar. 23-1: 141-154.
- Robinson CJ, Gómez-Gutiérrez J. (1998) The red-crab bloom of the west coast of Baja California, México. J. Plankton Res. 20: 2009–2016.
- Robinson CJ, Anislado V, Lopez A. (2004) The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. Deep Sea Res. II 51(6-9): 753-766.
- Robison, B.H. 1972. Distribution and ecology of the midwater fishes of the Gulf of California. Copeia, 1972 (3): 448-461.



- Robles JM, Marinone SG. 1987. Seasonal and interannual termohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 7(7): 715-733.
- Roden GI. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. En: Van Andel TjH, Shor Jr GG (eds). *Proceedings of the Symposium on Marine Geology of the Gulf of California*. Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 3: 30-58.
- Rodhouse PG. 2001. Managing and forecasting squid fisheries in variable environments. *Fish. Res.* 54: 3-8.
- Rodhouse PG, Prince PA, Trathan PN, Hatfield EMC, Watkins DG, Bone DG, Murphy EJ, White MG. 1996. Cephalopods and mesoscale oceanography at the Antarctic Polar Front: satellite tracked predators locate pelagic trophic interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136: 37-50.
- Roper CFE, Sweeney MJ, Nauen CE. 1984. *FAO Species Catalogue Vol. 3 Cephalopods of the World*. FAO Fisheries Synopsis No. 125, Volume 3: 181-183.
- Roper CFE, Young RE. (1975) Vertical distribution of pelagic cephalopods. *Smith. Contr. Zool.* 209:1-51.
- Rosas-Aloya J, Hernández-Herrera A, Galván-Magaña F, Abitia-Cárdenas L, Muhlia-Melo A. 2002. Diet composition of sailfish (*Istiophorus platypterus*) from the southern Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.* 57(2): 185-195.
- Rosas-Luis R. 2005. Importancia del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) en la estructura trófica del ecosistema pelágico de la porción central del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. UABCS. Baja California Sur, México. 75 pp.
- Rosenberg AA, Kirkwood GP, Crombie JA, Beddington JR. 1990. The assessment of stocks of annual squid species. *Fish. Res.* 8: 335-350.

- Ruiz-Cooley RI, Gendron D, Aguñiga S, Mesnick S, Carriquiry JD. 2004. Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotope of C and N. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277: 275-283.
- Rusnak GA, Fisher RL, Shepard FP. 1964. Bathymetry and faults of Gulf of California. En: Van Andel TjH, Shor Jr GG (eds). *Proceedings of the Symposium on Marine Geology of the Gulf of California*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 3: 59-75.
- Sakurai Y, Kiyofui H, Saitoh S, Goto T, Hiyama Y. 2000. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 24-30.
- Salinas-Zavala CA, Camarillo-Coop S, Mejia-Rebollo A, Rosas-Luis R, Ramos-Castillejos J, Ramírez-Rojo R, Arizmendi D, Bazzino G, Dimaté-Velasquez N, Markaida U. 2007. Studies of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Mexico: fishery, ecology and climate. En: Olson RJ, Young JW (eds.). *The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA*. GLOBEC Report 24: 35-41.
- Sato T. 1976. Results of exploratory fishing for *Dosidicus gigas* (D'Orbigny) off California and Mexico. *FAO Fisheries Report*, 170, Suppl. 1: 61-67.
- Schmitter-Soto JJ and JL Castro-Aguirre. 2004. Distribución y abundancia de las triglas (Scorpaeniformes: Triglidae) en la costa occidental de Baja California Sur, México. En: M.L Lozano Vilano and AJ Contreras Balderas (Eds.). *Homenaje al Dr. Andrés Reséndiz Medina. Un Ictiólogo Mexicano*. Univ. Autónoma de Nuevo León. 99-112 pp.

- Schwing FB, Murphree T, deWitt L, Green PM. 2002. The evolution of oceanic and atmospheric anomalies in the northeast Pacific during the El Niño events of 1995–2001. *Prog. Oceanogr.* 54: 459–491.
- Seibel BA, Thuesen EV, Childress JJ, Gorodezky LA. 1997. Decline in pelagic cephalopod metabolism with habitat depth reflects differences in locomotory efficiency. *Biol. Bull.* 192: 262-278.
- Seibel BA. 2007. On the depth and scale of metabolic rate variation: scaling of oxygen consumption rates and enzymatic activity in the Class Cephalopoda (Mollusca). *J. Exp. Biol.* 210: 1-11.
- Semmens JM, Pecl JT, Gillanders BM, Waluda CM, Shea EK, Jouffre D, Ichii T, Zumholz K, Katugin ON, Leporati SC, Shaw PW. 2007. Approaches to resolving cephalopod movement and migration patterns. *Rev. Fish. Biol. Fisheries* 17: 401–423.
- Shulman GM, Chesalin MV, Abolmasova GI, Yuneva TV, Kidneys A. 2002. Metabolic strategy in pelagic squid of genus *Sthenoteuthis* (Ommastrephidae) as the basis of high abundance and productivity: an overview of the Soviet investigations. *Bull. Mar. Sci.* 71: 815-836.
- Staaf DJ, Camarillo-Coop S, Haddock SHD, Nyack AC, Payne J, Salinas-Zavala CA, Seibel BA, Trueblood L, Widmer C, Gilly WF. *En prensa*. Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*
- Stark KE, Jackson GD, Lyle JM. 2005. Tracking arrow squid movements with an automated acoustic telemetry system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 299: 167-177.

- Stramma L, Johnson GC, Sprintall J, Mohrholz V. 2008. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science* 320: 655-658.
- Taibe A, Yamashiro C, Mariategui L, Rojas P, Roque C. 2001. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999. *Fish. Res.* 54: 21– 482.
- Tarling GA, Buchholz F, Matthews JBL. 1999. The effect of a lunar eclipse on the vertical migration behavior of *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea:Euphausiacea) in the Ligurian Sea. *J. Plank. Res.* 21(8): 1475-1488.
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng K, Block BA. 2004. Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 283: 81-98.
- Thunell RC. 1998. Seasonal and annual variability in particles fluxes in the Gulf of California: a response to climate forcing. *Deep Sea Res. I* (45): 2059-2083.
- Valdéz-Holguín JE, Lara-Lara JR. 1987. Productividad primaria en el Golfo de California: efectos del evento El Niño 1982-1983. *Ciencias Marinas* 13(2): 34-50.
- Waluda CM, Trathan PN, Rodhouse PG. 1999. Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 183: 159-167.
- Waluda CM, Rodhouse PG, Tratan PN, Pierce GJ. 2001a. Remotely sensed mesoscale oceanography and the distribution of *Illex argentinus* in the South Atlantic. *Fish. Oceanogr.* 10(2): 207-216.

- Waluda, CM, Rodhouse PG, Podestá GP, Trathan PN, Pierce GJ. 2001b. Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability. *Mar. Biol.* 139: 671-679.
- Waluda CM, Trathan PN, Rodhouse PG. 2004. Synchronicity in southern hemisphere squid stocks and the influence of the Southern Oscillation and Trans Polar index. *Fish Oceanogr.* 13: 255–266.
- Waluda CM, Rodhouse PG. 2005. Remotely sensed mesoscale oceanography of the Central Eastern Pacific and recruitment variability in *Dosidicus gigas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310: 25-32.
- Webber DM, Aitken JP, O’Dor RK. 2000. Cost of vertical locomotion and vertical dynamics of cephalopods and fish. *Physiol. Biochem. Zool.* 73: 651-662.
- Weng KC, Castilho PC, Morrissette JM, Landeira-Fernandez AM, Holts DB, Schallert RJ, Goldman KJ, Block BA. 2005. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in Salmon Sharks. *Science* 310: 104-106.
- Whitney FA, Freeland HJ, Robert M. 2007. Persistently declining oxygen levels in the interior waters of the eastern subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* 75: 179-199.
- Wing BL. 2006. Unusual invertebrates and fish observed in the Gulf of Alaska, 2004-2005. *PICES Press* 14 (2): 26-28.
- Yamashiro C, Mariátegui L, Rubio J, Arguelles J, Tafur R, Taipe A, Rabí M. 1998. Jumbo flying squid fishery in Peru. En: Okutani T (ed.). *Large Pelagic Squids*. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, 119-125 pp.

- Yatsu A, Yamanaka K, Yamashiro C. 1999. Tracking experiments of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the eastern Pacific Ocean. Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fisheries 36: 55-60.
- Zaytsev O, Cervantes-Duarte R, Montante O, Gallegos-García A. 2003. Coastal up-welling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. Journal of Oceanography 59: 489–502.
- Zeidberg LD, Robison BH. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) PNAS 104: 12948–12950.
- Zielinski S, Lee PG, Pörtner HO. 2000. Metabolic performance of the squid *Lolliguncula brevis* during hypoxia: an analysis of the critical PO<sub>2</sub>. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 243: 241-259.

## **7. Anexos (publicaciones)**