

Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California

Variability in the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Santa Rosalía, central Gulf of California

G Bazzino^{1*}, C Salinas-Zavala¹, U Markaida²

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Mar Bermejo N° 195, Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur 23090, México. * E-mail: gbazzino04@cibnor.mx

² Departamento de Aprovechamiento y Manejo de Recursos Acuáticos, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Calle 10 # 264, Col. Centro, 24000 Campeche, México.

Resumen

Se describió la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el área de Santa Rosalía (región central del Golfo de California) durante 2003 y 2004 y se analizó la variabilidad interanual en la estructura de tallas durante un periodo más amplio, de 1996–2004 (excepto 2000–2002). Los resultados evidenciaron claras diferencias en la madurez sexual y en la estructura de tallas, tanto de machos así como de hembras, entre 2003 y 2004. La población de calamar gigante observada en la temporada de pesca de 2003 reflejó altas proporciones de individuos maduros y de gran tamaño, mientras que la observada en 2004 estuvo compuesta mayoritariamente por individuos sexualmente inmaduros y de menor tamaño. Al expandir nuestro periodo de estudio se observó la existencia de una fuerte variabilidad interanual en la estructura de tallas del calamar gigante dentro del Golfo de California, lo cual también se vio reflejado en la talla de madurez. Los cambios en la estructura poblacional del calamar gigante parecen estar relacionados no sólo con la ocurrencia de eventos El Niño sino también con la intensidad o magnitud de los mismos. Por tal motivo se recomienda tener en cuenta esta variabilidad al momento de implementar cada año la estrategia de manejo a utilizar en la pesquería de calamar gigante del Golfo de California.

Palabras clave: calamar gigante, *Dosidicus gigas*, estructura poblacional, variabilidad interanual, Golfo de California.

Abstract

This study describes the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the area of Santa Rosalía (central Gulf of California) during the years 2003 and 2004, and analyzes the interannual variability in the size structure over a wider time period, 1996–2004 (except 2000–2002). The results revealed clear differences in the size structure and sexual maturity of males and females between 2003 and 2004. The jumbo squid population observed during the 2003 fishing season showed a high proportion of large and sexually mature individuals, whereas most specimens sampled during 2004 were smaller and immature. Expanding our time period, we observed a strong interannual variability in the size structure of jumbo squid within the Gulf of California, which was also reflected in the size at maturity. These changes in the population structure seem to be related to the occurrence and intensity of El Niño events. We recommend taking this variability into account at the beginning of each fishing season when the authorities establish the management strategy for the jumbo squid fishery in the Gulf of California.

Key words: jumbo squid, *Dosidicus gigas*, population structure, interannual variability, Gulf of California.

Introducción

El calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) es una especie endémica del Océano Pacífico oriental que se distribuye aproximadamente entre 40°N y 45°S (Nigmatullin *et al.* 2001). Constituye un importante recurso pesquero en el Golfo de California (Ehrhardt *et al.* 1983, Morales-Bojórquez *et al.* 2001), en la región del domo de Costa Rica (Ichii *et al.* 2002) y frente a las costas de Perú y Chile (Taipe *et al.* 2001).

Dosidicus gigas es un componente importante dentro del ecosistema del Golfo de California ya que sus juveniles pueden constituir una de las principales presas de tiburones (Aguilar-Castro y Galván-Magaña 2003) y grandes peces pelágicos

Introduction

The jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) is endemic to the eastern Pacific Ocean and is distributed approximately between 40°N and 45°S (Nigmatullin *et al.* 2001). It is an important fishery resource in the Gulf of California (Ehrhardt *et al.* 1983, Morales-Bojórquez *et al.* 2001), in the region of the Costa Rica Dome (Ichii *et al.* 2002) and off the coasts of Peru and Chile (Taipe *et al.* 2001).

Dosidicus gigas is an important component of the Gulf of California ecosystem. Juveniles are one of the main prey items of sharks (Aguilar-Castro and Galván-Magaña 2003) and large pelagic fishes (Abitia-Cárdenas *et al.* 1999, 2002; Rosas-Aloya

(Abitia-Cárdenas *et al.* 1999, 2002; Rosas-Aloya *et al.* 2002), mientras que los adultos constituyen el principal alimento de los cachalotes (Ruiz-Cooley *et al.* 2004, Davis *et al.* 2007). A su vez, el calamar gigante es un predador activo que tiene gran impacto en los ecosistemas locales (Nigmatullin *et al.* 2001), alimentándose de peces mictófidios, calamares y crustáceos (Markaida y Sosa-Nishizaki 2003). Por todo lo anterior, *D. gigas* es considerada una especie clave dentro del funcionamiento trófico del Golfo de California (Rosas-Luis 2005).

La pesquería del calamar gigante en el Golfo de California se realiza en diferentes áreas según la época del año dependiendo de la distribución y disponibilidad del recurso. Desde 1994 se observa un patrón estacional bien marcado, localizándose en la región de Santa Rosalía durante los meses de verano (mayo a octubre) y en la región de Guaymas durante el invierno (noviembre a mayo) (Markaida y Sosa-Nishizaki 2001). Experimentos convencionales de marcado y recaptura han demostrado una migración recíproca y estacional de calamar entre ambas costas, lo cual define las temporadas de pesca mencionadas (Markaida *et al.* 2005).

Las capturas de calamar gigante de los últimos años reflejan la gran abundancia de esta especie y su importancia como recurso dentro del sistema productivo pesquero de México. Sin embargo, no se puede obviar la fuerte variabilidad interanual que se observa en la serie histórica de sus capturas (fig. 1). Hasta la fecha se desconocen las causas de esta variabilidad aunque algunos autores sugieren que puede estar relacionada con cambios en las condiciones ambientales u oceanográficas, como la ocurrencia de eventos El Niño (Lluch-Cota *et al.* 1999, Morales-Bojórquez *et al.* 2001, Nevárez-Martínez *et al.* 2002, Markaida 2006), 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).

Su estructura poblacional está compuesta por tres grupos de talla a la madurez: un grupo con ejemplares de tamaño pequeño (machos madurando a los 13–26 cm y hembras a los 14–34 cm de largo del manto, LM) principalmente en la región ecuatorial, otro grupo con ejemplares de tamaño mediano (24–42 y 28–60 cm LM, respectivamente) en todo el rango de distribución de la especie, y un grupo de ejemplares grandes (>40–50 y >55–65 cm LM, respectivamente) en los extremos norte y sur del rango de distribución (Nesis 1983, Nigmatullin *et al.* 2001).

Existen antecedentes que indican que la estructura poblacional del calamar gigante dentro del Golfo de California puede variar considerablemente entre algunos años (Ramírez y Klett-Traulsen 1985, Markaida 2006). No obstante, aún no ha sido posible establecer patrones claros que reflejen dicha variabilidad interanual. 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 y machos a los 53–67 cm LM), con capturas que alcanzaron 108,000 y 121,000 toneladas en 1996 y 1997, respectivamente (Markaida y Sosa-Nishizaki 2001). Después de

et al. 2002), while adults constitute the main food item of sperm whales (Ruiz-Cooley *et al.* 2004, Davis *et al.* 2007). In turn, the jumbo squid is an active predator that has a significant impact on the local ecosystems (Nigmatullin *et al.* 2001), feeding on myctophid fishes, squid and crustaceans (Markaida and Sosa-Nishizaki 2003). Consequently, *D. gigas* is considered a key trophic species in the Gulf of California (Rosas-Luis 2005).

The jumbo squid fishery in the Gulf of California operates in different areas depending on the distribution and availability of the resource at certain times of the year. Since 1994, a clear seasonal pattern has been observed for *D. gigas*, occurring in the Santa Rosalía area during the summer months (May to October) and in the Guaymas area during winter (November to May) (Markaida and Sosa-Nishizaki 2001). Conventional tag-and-recapture experiments have shown a reciprocal and seasonal migration of squid between both gulf coastlines, which defines the fishing seasons (Markaida *et al.* 2005).

The jumbo squid landings of the past few years indicate the abundance of this species and the importance of this resource within Mexico's fishery production system. Nevertheless, the strong interannual variability observed in the historical catch data series should not be disregarded (fig. 1). The causes of this variability are still unknown. Some authors suggest that it could be related to changes in the environmental or oceanographic conditions, such as the occurrence of El Niño events (Lluch-Cota *et al.* 1999, Morales-Bojórquez *et al.* 2001, Nevárez-Martínez *et al.* 2002, Markaida 2006), while others suggest that it could be related to the migration, feeding and reproduction patterns or to recruitment success (Klett-Traulsen 1981; Ehrhardt *et al.* 1982, 1986; Ramírez and Klett-Traulsen 1985).

The population structure of *D. gigas* consists of three size at maturity groups: (1) small specimens (males maturing

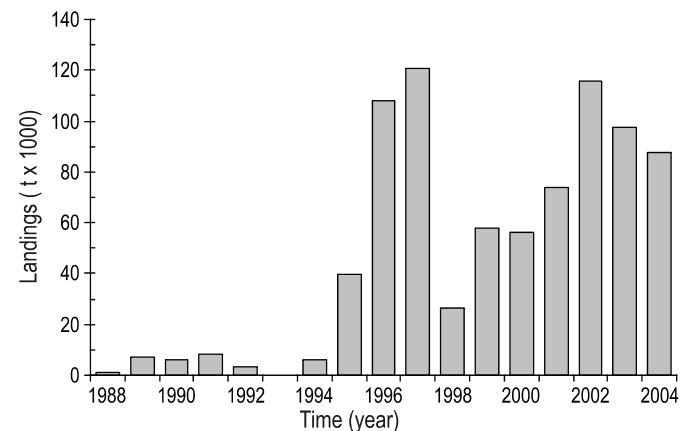


Figura 1. Capturas anuales de calamar gigante en el Golfo de California y la costa occidental de la Península de Baja California (Océano Pacífico) durante el periodo 1988–2004 (datos proporcionados por SAGARPA, México).

Figure 1. Annual jumbo squid landings in the Gulf of California and off the western coast of the Baja California Peninsula (Pacific Ocean) during the period 1988–2004 (data provided by SAGARPA, Mexico).

El Niño 1997–1998 la pesquería se desvaneció dentro del Golfo de California (Morales-Bojórquez *et al.* 2001). Dicho evento no sólo impactó la abundancia de calamar gigante sino también su estructura poblacional. En 1999 se observaron grandes cantidades de calamares madurando con tallas medianas (<45 cm LM) en varias regiones del golfo y las capturas alcanzaron las 58,000 toneladas (Markaida 2006). Luego de este periodo de transición se volvieron a observar calamares de gran tamaño en la pesquería durante el periodo 2000–2002 (Filauri 2005, Díaz-Uribe *et al.* 2006).

El presente estudio describe la estructura poblacional del calamar gigante *D. gigas* en el área de Santa Rosalía (región central del Golfo de California) durante 2003 y 2004. Además, se analiza la variabilidad interanual en la estructura de tallas durante el periodo 1996–2004, excepto los años 2000–2002.

Materiales y métodos

Durante las temporadas de pesca 2003 y 2004 se recolectaron muestras de calamar gigante en el área de Santa Rosalía, Baja California Sur, México (fig. 2). Cabe mencionar que el muestreo de noviembre de 2003 fue el único en el cual no se capturaron clamares (tabla 1). 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.

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

La proporción de sexos se calculó para cada muestra y se aplicaron análisis χ^2 para probar si existen desviaciones

at 13–26 cm and females at 14–34 cm mantle length, ML), mainly in the equatorial region; (2) medium-sized specimens (24–42 and 28–60 cm ML, respectively), throughout the species’s distribution range; and (3) large specimens (>40–50 and >55–65 cm ML, respectively), in the northern and southernmost extremes of its distribution range (Nesis 1983, Nigmatullin *et al.* 2001).

There is evidence to suggest that the population structure of jumbo squid within the Gulf of California may vary considerably between some years (Ramírez and Klett-Traulsen 1985, Markaida 2006), but it has not been possible to establish clear patterns that reflect this interannual variability. Between 1994 and 1997, the jumbo squid fishery in the Gulf of California targeted large specimens (females maturing at 75 cm and males at 53–67 cm ML), and in 1996 and 1997 the landings reached 108,000 and 121,000 tons, respectively (Markaida and Sosa-Nishizaki 2001). After the 1997–1998 El Niño event, however, the fishery vanished inside the Gulf of California (Morales-Bojórquez *et al.* 2001). This event did not only affect the abundance of jumbo squid, but also the population structure. In 1999, large numbers of medium-sized, maturing specimens (<45 cm ML) were observed in several regions of the gulf and the landings reached 58,000 tons (Markaida 2006). After this transition period, large specimens were once again observed between 2000 and 2002 (Filauri 2005, Díaz-Uribe *et al.* 2006).

In this study we describe the population structure of the jumbo squid *D. gigas* in the area around Santa Rosalía (central Gulf of California, Mexico) during the years 2003 and 2004. We also analyze the interannual variability in the size structure during the period 1996–2004, excluding the years 2000–2002.

Material and methods

Dosidicus gigas specimens were caught off Santa Rosalía, Baja California Sur (fig. 2), during the 2003 and 2004 fishing seasons. It is worth to mention that the November 2003 sampling was the only one where no squids were caught (table 1). The fishing method, the same as that used in the artisanal jumbo squid fishery, consisted of two fishermen operating hand lines with 40-cm jigs from small (6–8 m) boats.

The sex and mantle length (ML in centimeters) of each specimen were recorded. Sexual maturity stages were also assigned based on the classification proposed by Lipinski and Underhill (1995): I and II, immature; III, maturing; IV and V, mature; and VI, spent.

The sex ratio was calculated for each sample and χ^2 analyses were applied to identify significant deviations from the expected 1:1 (female:male). The mean maturity size was estimated graphically by fitting sigmoid curves to the percentage of mature individuals in 2-cm size intervals and observing the size when 50% of the specimens were mature (ML₅₀).

Nonparametric statistical methods were used since the assumptions of normality and homogeneity of variances were not met. The Kruskal-Wallis nonparametric analysis of

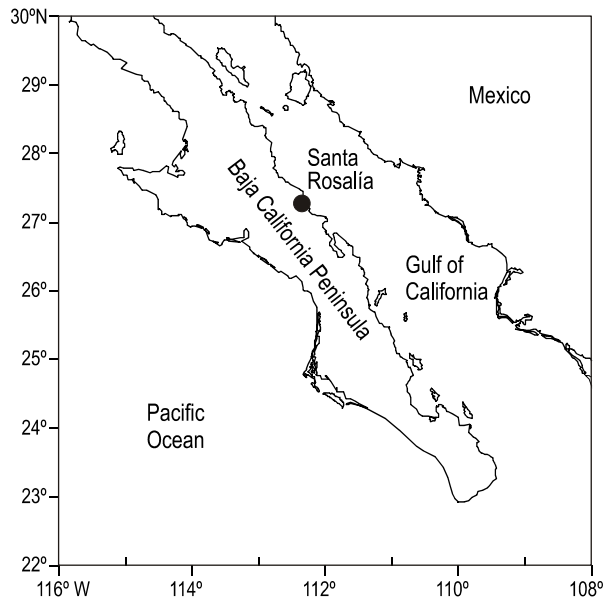


Figura 2. Localización de Santa Rosalía en la región central del Golfo de California.

Figure 2. Location of Santa Rosalía in central Gulf of California.

Tabla 1. Cantidad de hembras y machos de calamar gigante analizados durante los muestreos del 2003 y 2004. Proporción de sexos (H/M) y del análisis chi-cuadrado con su probabilidad asociada. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0.05$).
Table 1. Number of females and males of jumbo squid analyzed in monthly samples from 2003 and 2004. Also shown are the sex ratio (F/M) and chi-square test values, with their associated probability. Asterisks indicate significant differences ($P < 0.05$).

| Date | Females | Males | Sex ratio | χ^2 | Probability |
|------------|---------|-------|-----------|----------|---------------|
| 05/2003 | 31 | 17 | 1.82 | 4.08 | $P < 0.04^*$ |
| 06/2003 | 31 | 25 | 1.24 | 0.64 | $P \geq 0.05$ |
| 08/2003 | 31 | 16 | 1.94 | 4.79 | $P < 0.03^*$ |
| 10/2003 | 17 | 18 | 0.94 | 0.03 | $P \geq 0.05$ |
| 11/2003 | 0 | 0 | – | – | – |
| Total 2003 | 110 | 76 | 1.45 | 6.22 | $P < 0.01^*$ |
| 03/2004 | 18 | 14 | 1.29 | 0.50 | $P \geq 0.05$ |
| 04/2004 | 16 | 21 | 0.76 | 0.68 | $P \geq 0.05$ |
| 06/2004 | 56 | 50 | 1.12 | 0.34 | $P \geq 0.05$ |
| 07/2004 | 33 | 17 | 1.94 | 5.12 | $P < 0.02^*$ |
| 08/2004 | 56 | 12 | 4.67 | 28.47 | $P < 0.01^*$ |
| 10/2004 | 29 | 7 | 4.14 | 13.44 | $P < 0.01^*$ |
| Total 2004 | 208 | 121 | 1.72 | 23.01 | $P < 0.01^*$ |

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}).

Los métodos estadísticos utilizados fueron no paramétricos debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Por un lado, se utilizaron análisis de varianza no paramétricos Kruskal-Wallis para detectar la existencia de diferencias significativas en la estructura de tallas de cada sexo según madurez sexual y temporada de pesca (año). De forma complementaria se aplicaron análisis *a posteriori* Mann-Whitney para detectar diferencias significativas entre años.

Para analizar la variabilidad interanual en la composición de tallas de calamar gigante se tomaron en cuenta los siguientes periodos: 1996–1997 (Markaida y Sosa-Nishizaki 2001), 1998–1999 (Markaida 2006) y 2003–2004. Cabe destacar que existieron diferencias importantes en el tamaño de las muestras de algunos años debido a que la cobertura de los muestreos mensuales fue parcial en 1997 y también a la baja disponibilidad de calamar gigante en 1998.

Resultados

Proporción de sexos

Tanto en 2003 como en 2004 las hembras superaron significativamente a los machos (χ^2 , $P < 0.05$) y la proporción de sexos fue de 1.45:1 y de 1.72:1, respectivamente (tabla 1). Los muestreos mensuales registraron una fuerte variabilidad en la proporción de sexos, oscilando entre un máximo de 4.7:1

variance was applied to detect significant differences in the size structure of males and females according to sexual maturity and fishing season (year). *Post hoc* Mann-Whitney tests were applied to detect significant differences among years.

To analyze the interannual variability in the size composition of jumbo squid, the following periods were considered: 1996–1997 (Markaida and Sosa-Nishizaki 2001), 1998–1999 (Markaida 2006) and 2003–2004. Note that there were important differences in the sample size of some years owing to partial coverage of the monthly samples in 1997 and to the low availability of jumbo squid in 1998.

Results

Sex ratio

Females outnumbered males in both 2003 and 2004 (χ^2 , $P < 0.05$) by 1.45:1 and 1.72:1 (F:M), respectively (table 1). The monthly samples showed a strong variability in the sex ratio, ranging from a maximum of 4.7:1 (August 2004) to a minimum of 0.8:1 (April 2004) (fig. 3). Females were more numerous than males in most of the samples except those of October 2003 and April 2004. Nevertheless, these differences were only significant in some months (χ^2 , $P < 0.05$; table 1).

Immature females outnumbered immature males in all the 2003 and 2004 samples. The differences, however, were only significant in some months (χ^2 , $P < 0.05$).

Maturing females exceeded maturing males in 2003, but the opposite was observed in 2004. The differences were only significant in some months (χ^2 , $P < 0.05$).

Mature males were more numerous than mature females in most of the 2003 and 2004 samples. Females exceeded males

(agosto de 2004) y un mínimo de 0.8:1 (abril de 2004) (fig. 3). Las hembras superaron en número a los machos en la mayoría de los muestreos a excepción de octubre de 2003 y abril de 2004. No obstante, estas diferencias fueron significativas sólo en algunos meses (χ^2 , $P < 0.05$; tabla 1).

En todos los muestreos de 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 (χ^2 , $P < 0.05$).

Durante 2003 las hembras madurando superaron en número a los machos de esa condición mientras que en 2004 se observó lo opuesto. De todas formas, las diferencias fueron significativas sólo en algunos meses (χ^2 , $P < 0.05$).

En la mayoría de los muestreos de 2003 y 2004 se observaron más machos maduros que hembras de esa condición. Sólo en los muestreos de agosto de 2003 y abril de 2004 las hembras superaron a los machos (fig. 3). Sin embargo, las diferencias entre machos y hembras no fueron significativas en ningún muestreo (χ^2 , $P > 0.05$).

El valor de la proporción de sexos de 2003 no difirió significativamente del obtenido en 2004 (χ^2 , $P > 0.05$). Esto se verificó tanto con los ejemplares inmaduros como con los ejemplares maduros. No obstante, en el caso de los ejemplares madurando la proporción de sexos de 2003 difirió significativamente del valor obtenido para 2004 (χ^2 , $P < 0.05$).

Madurez sexual

Hembras

Durante la temporada de pesca de 2003 se observó una mayor proporción de hembras maduras y madurando en comparación con la temporada de pesca de 2004, en la cual se observó una fuerte dominancia de hembras inmaduras.

Los porcentajes de hembras inmaduras durante los muestreos de 2003 (26–45%) fueron menores a los valores de 2004 (63–94%). Por su parte, los porcentajes de hembras madurando durante los muestreos de 2003 (10–42%) fueron mayores a los de 2004 (0–7%). Los porcentajes de hembras maduras durante los muestreos de 2003 fueron superiores al 30%, con un máximo entre junio y agosto (42% y 45%, respectivamente), mientras que en los muestreos de 2004 las hembras maduras no superaron el 10% a excepción del mes de abril cuando alcanzaron el 31% (fig. 4).

Machos

Durante la temporada de pesca de 2003 se observó una mayor proporción de machos maduros en comparación con la temporada de pesca de 2004 en la cual se observó una fuerte dominancia de machos inmaduros.

Los porcentajes de machos inmaduros durante los muestreos de 2003 reflejaron valores bajos que oscilaron en el rango 13–33%, mientras que los muestreos de 2004 reflejaron una clara dominancia de los machos inmaduros (43–93%) con la

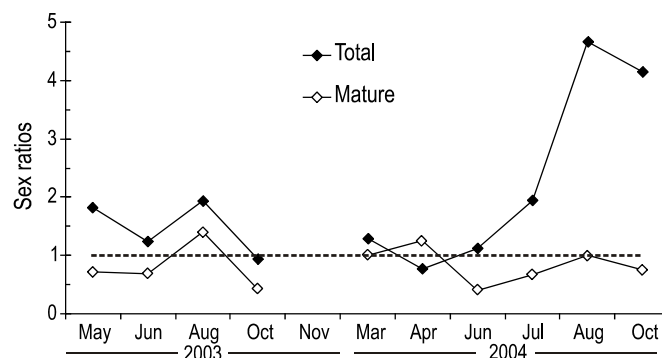


Figura 3. Proporción mensual de sexos (hembras/machos) para el total de calamares y para los individuos sexualmente maduros.

Figure 3. Monthly sex ratios (female/male) for all jumbo squid specimens and for sexually mature individuals.

only in the August 2003 and April 2004 samples (fig. 3). No significant differences were observed between males and females in any month (χ^2 , $P > 0.05$).

The sex-ratio value obtained for 2003 did not differ significantly from that obtained for 2004 (χ^2 , $P > 0.05$) in regard to both the immature and mature specimens. In the case of the maturing specimens, however, the sex-ratio value for 2003 was significantly different than that for 2004 (χ^2 , $P < 0.05$).

Sexual maturity

Females

A greater proportion of mature and maturing females was observed during the 2003 fishing season than during 2004, when there was a strong dominance of immature females.

The percentages of immature females for the 2003 samples (26–45%) were lower than those for 2004 (63–94%). On the contrary, the percentages of maturing females for 2003 (10–42%) were higher than those for 2004 (0–7%). The proportion of mature females during 2003 was greater than 30%, with maximum values between June and August (42% and 45%, respectively). In 2004, mature females did not exceed 10%, except in April (31%) (fig. 4).

Males

A greater proportion of mature males was observed during the 2003 fishing season than during 2004, when immature males were dominant.

The percentages of immature males for the 2003 samples were low (13–33%), while those for 2004 (43–93%) indicated a clear dominance of immature males except in August and October, when there was an increase in the number of maturing and mature males (fig. 4). In the case of maturing males, in 2003 the percentages were very low or nil (0–11%), whereas the values for 2004 were higher (14–43%), except in March, when maturing males were not found (fig. 4). Mature males were dominant in all the 2003 samples (67–82%), but in 2004

excepción de los últimos dos muestreos (agosto y octubre) en los cuales se observó un aumento de machos madurando y maduros (fig. 4). Con respecto a los porcentajes de machos madurando durante los muestreos de 2003, los valores fueron muy bajos o incluso nulos en algunos muestreos (0–11%), mientras que los valores de 2004 fueron mayores y oscilaron en el rango 14–43%, con excepción del muestreo de marzo en el cual no se registraron machos madurando (fig. 4). La proporción de machos maduros fue dominante en todos los muestreos de 2003 (67–82%), mientras que para 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. 4).

Composición de tallas

Tanto en 2003 como en 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).

Hembras

Durante 2003 las hembras mostraron tallas (LM) entre 34 y 88 cm con una moda en 74 cm, mientras que en 2004 se observaron tallas más pequeñas, en el rango de 32 a 78 cm LM y una moda entre 52 y 58 cm (fig. 5). La talla media de las hembras en 2003 fue significativamente mayor (Mann-Whitney, $P < 0.05$) a la de 2004. Esta diferencia significativa se verificó con las hembras madurando y maduras, pero no en el caso de las hembras inmaduras.

Machos

Los machos analizados durante 2003 mostraron tallas (LM) entre 36 y 82 cm con una moda en 74 cm, mientras que en 2004 se observaron tallas más pequeñas, en el rango de 22 a 72 cm LM con una moda a los 50–54 cm (fig. 5). La talla media de los machos durante 2003 fue significativamente mayor (Mann-Whitney, $P < 0.05$) a la de 2004. Esta diferencia significativa se verificó exclusivamente con los machos maduros pero no en el caso de los inmaduros y madurando.

Talla media de madurez (LM_{50})

Durante 2003 las hembras maduraron a los 77 cm LM y los machos a los 57 cm LM, mientras que en 2004 las hembras maduraron a tallas menores (69 cm LM) y los machos a tallas levemente mayores (59 cm LM; fig. 6).

Variabilidad interanual de la estructura de tallas

Se observó una fuerte variabilidad interanual en la talla media, de machos y hembras, durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). Los resultados del análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis mostraron diferencias muy

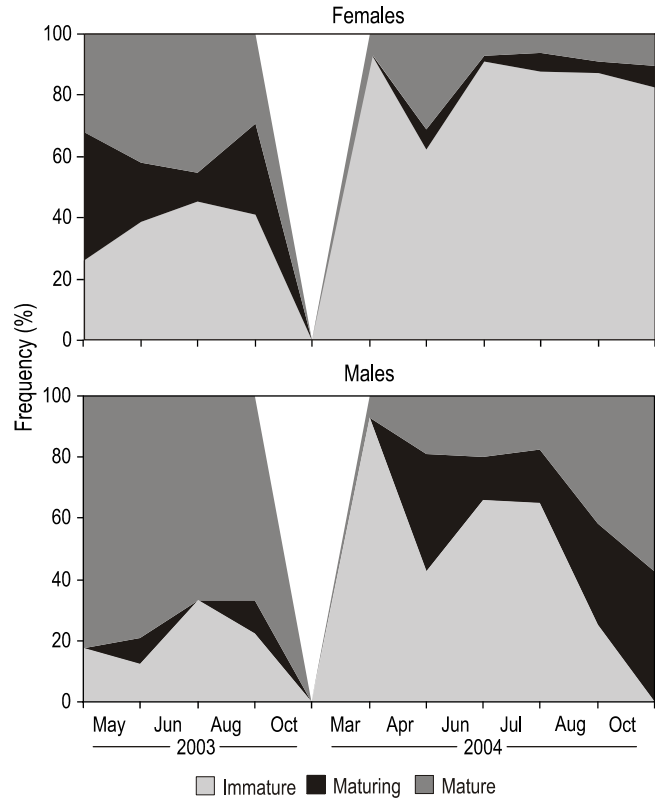


Figura 4. Distribución porcentual de los estadios de madurez sexual (inmaduros, madurando, maduros) para ambos sexos durante los muestreos mensuales de 2003 y 2004.

Figure 4. Percentage distribution of maturity stages (immature, maturing and mature) for both sexes during monthly surveys in 2003 and 2004.

the percentages were lower and showed a progressive increase during the season, from a minimum in March (7%) to a maximum in October (57%) (fig. 4).

Size composition

In both 2003 and 2004, the mean size of females was significantly larger than that of males (Mann-Whitney, $P < 0.05$). This characteristic was observed in all the sexual maturity stages (immature, maturing and mature).

Females

During 2003, female sizes ranged from 34 to 88 cm ML, with a mode at 74 cm, whereas smaller sizes were recorded in 2004, ranging from 32 to 78 cm ML, with a mode at 52–58 cm (fig. 5). The mean female size for 2003 was significantly larger (Mann-Whitney, $P < 0.05$) than that for 2004. This significant difference was verified for maturing and mature females, but not for immature females.

Males

The males analyzed in 2003 ranged in size from 36 to 82 cm ML, with a mode at 74 cm, while smaller sizes were

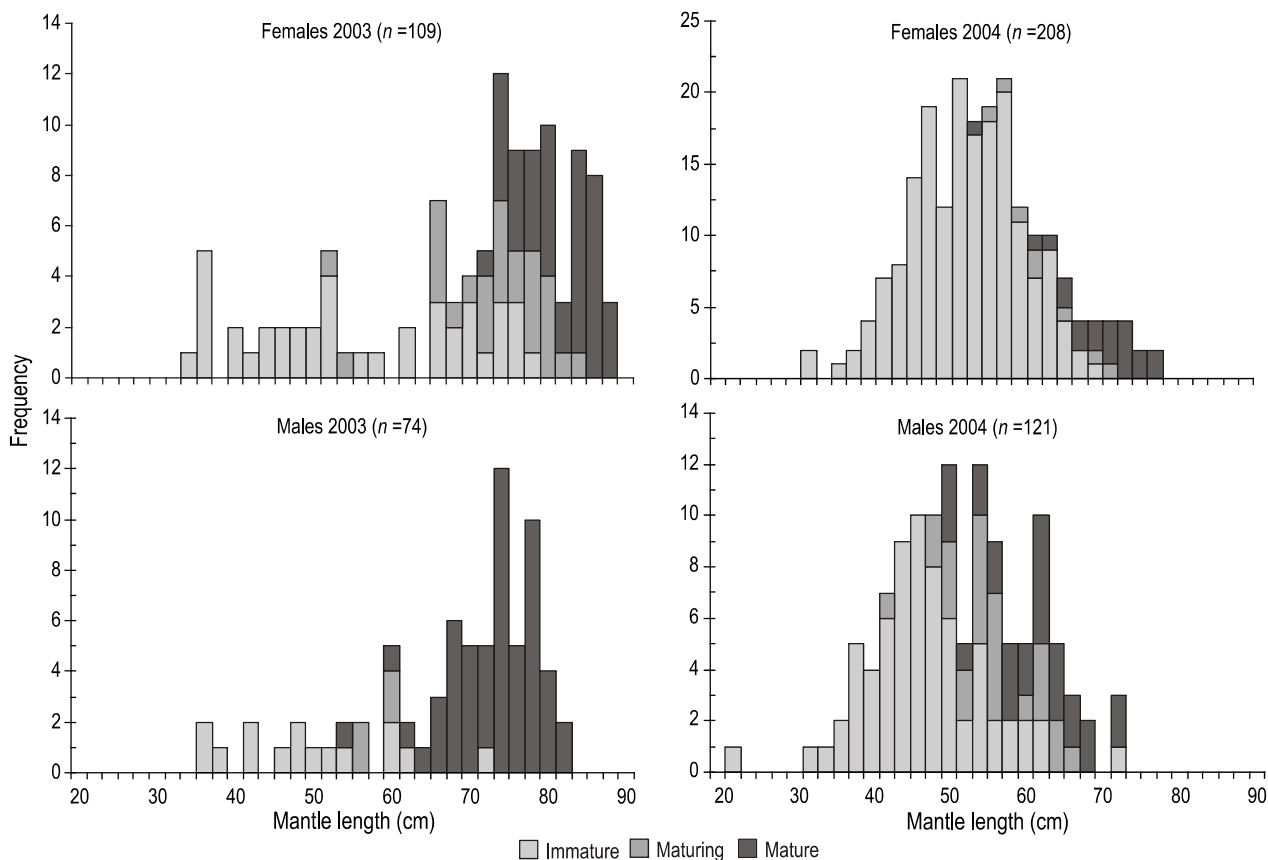


Figura 5. Distribución de la longitud del manto de machos y hembras según la madurez sexual (inmaduros, madurando y maduros) durante 2003 y 2004.

Figure 5. Mantle length distribution of male and female jumbo squid specimens sampled during 2003 and 2004, by maturity stage (immature, maturing and mature).

significativas ($P < 0.01$) en las tallas medias según el sexo y la madurez sexual para todos los años considerados (tabla 2).

Durante los periodos 1996–1997 y 2003–2004, la pesquería de calamar gigante en Santa Rosalía estuvo dominada por calamares maduros de gran tamaño, mientras que en el periodo 1998–1999 se observaron calamares maduros de tamaño mediano (fig. 7).

Los análisis *a posteriori* Mann-Whitney se realizaron exclusivamente con las tallas medias de los ejemplares sexualmente maduros. La mayoría de dichos análisis registraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los años considerados. Los únicos años en que se encontraron ejemplares maduros con tallas medias similares fueron 1996 y 1997 en el caso de las hembras y 1996, 1997 y 2004 en los machos.

Discusión

Los valores de la proporción de sexos obtenidos durante las temporadas de pesca 2003 y 2004 mostraron una clara dominancia de las hembras sobre los machos de *D. gigas*, tanto en el total de los ejemplares examinados así como en los ejemplares inmaduros y madurando (sólo en 2003). Sin embargo, el análisis con los ejemplares sexualmente maduros mostró lo opuesto,

recorded in 2004, ranging from 22 to 72 cm ML, with a mode at 50–54 cm (fig. 5). The mean male size for 2003 was significantly greater (Mann-Whitney, $P < 0.05$) than that for 2004. This significant difference was verified only for mature males, but not for immature or maturing males.

Mean size at maturity (LM_{50})

In 2003, females matured at 77 cm ML and males at 57 cm ML. In 2004, females matured at a smaller size, 69 cm ML, and males at a slightly larger size, 59 cm ML (fig. 6).

Interannual variability of the size structure

The mean size of both males and females showed strong interannual variability during the period 1996–2004 (except 2000–2002). The Kruskal-Wallis nonparametric analysis of variance indicated strong significant differences ($P < 0.01$) in mean sizes according to sex and sexual maturity for all the years considered (table 2).

During the periods 1996–1997 and 2003–2004, the jumbo squid fishery at Santa Rosalía was dominated by large, mature individuals, whereas medium-sized mature squid predominated during the period 1998–1999 (fig. 7).

Tabla 2. 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 ($P < 0.05$).
Table 2. Mean sizes (mantle length in cm) of female and male jumbo squid according to their stage of sexual maturity (immature, maturing and mature) during the period 1996–2004 (except 2000–2002). Probability associated with the Kruskal-Wallis analysis. Asterisks indicate significant differences ($P < 0.05$).

| | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2003 | 2004 | Probability |
|----------------|-----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------|
| Females | | | | | | | |
| Immature | 51.5 | 46.0 | 20.9 | 32.3 | 55.5 | 52.2 | $P < 0.01^*$ |
| Maturing | 67.4 | 59.9 | 26.4 | 35.0 | 72.4 | 62.3 | $P < 0.01^*$ |
| Mature | 74.4 | 75.3 | 25.4 | 36.2 | 80.4 | 69.9 | $P < 0.01^*$ |
| Total | 60.2 ($n = 274$) | 57.3 ($n = 64$) | 23.2 ($n = 13$) | 33.5 ($n = 384$) | 69.2 ($n = 110$) | 54.4 ($n = 208$) | $P < 0.01^*$ |
| Males | | | | | | | |
| Immature | 42.9 | 40.3 | 22.3 | 27.9 | 49.3 | 46.1 | $P < 0.01^*$ |
| Maturing | 46.8 | 43.4 | 27.6 | 29.1 | 57.6 | 54.8 | $P < 0.01^*$ |
| Mature | 61.4 | 61.7 | – | 33.3 | 72.5 | 59.8 | $P < 0.01^*$ |
| Total | 57.8 ($n = 113$) | 51.1 ($n = 19$) | 23.8 ($n = 4$) | 31.1 ($n = 180$) | 66.7 ($n = 76$) | 51.0 ($n = 121$) | $P < 0.01^*$ |

una dominancia de los machos sobre las hembras que 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 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 2003 y 2004 a excepción de los valores registrados para los ejemplares en proceso de maduración sexual. En 2003 las hembras madurando superaron significativamente a los machos, mientras que en 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 2003 se observaron grandes proporciones de hembras maduras con un máximo durante junio y agosto. Por otro lado, los resultados obtenidos en la temporada 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. La presencia de hembras sexualmente activas durante la mayor parte del año sugiere la posibilidad de un amplio periodo reproductivo. Sin embargo, la imposibilidad de detectar un máximo reproductivo sustenta la idea de que el desove podría estar ocurriendo fuera de nuestra área de estudio. En este contexto, cabe destacar que ya se han recolectado algunas paralarvas de *D. gigas* en el área general de Santa Rosalía (identificación morfológica; datos inéditos) y en la cuenca de San Pedro Mártir (identificación molecular; Gilly *et al.* 2006).

Post hoc Mann-Whitney tests were applied exclusively with the mean sizes of sexually mature individuals. Most of the analyses revealed significant differences ($P < 0.05$) among the years considered. The only years showing mature specimens of similar mean size were 1996 and 1997 in the case of females, and 1996, 1997 and 2004 in the case of males.

Discussion

The sex-ratio values obtained for the 2003 and 2004 fishing seasons showed a clear dominance of *D. gigas* females over males in both years in the case of immature specimens and total number of individuals analyzed, as well as in 2003 in the case of maturing specimens. On the contrary, the values for the sexually mature specimens showed male dominance over females. This could be indicating that Santa Rosalía is mainly a feeding area and not a breeding ground, as has already been suggested by Markaida and Sosa-Nishizaki (2001), who obtained similar results during the 1995–1997 fishing seasons off Guaymas and Santa Rosalía (central Gulf of California).

In general, no significant differences were observed in the variability of the sex ratio between 2003 and 2004, except for the values recorded for individuals in the process of sexual maturation. In 2003, maturing females were significantly more numerous than males, whereas the opposite was observed in 2004. The possible causes of this variability are unknown since the sex ratios calculated for the other maturity stages did not show significant differences between both years.

A large proportion of mature females was observed throughout the 2003 fishing season, with a peak in June and August. On the other hand, there was a significant decrease in the proportion of mature females in 2004, the results showing a

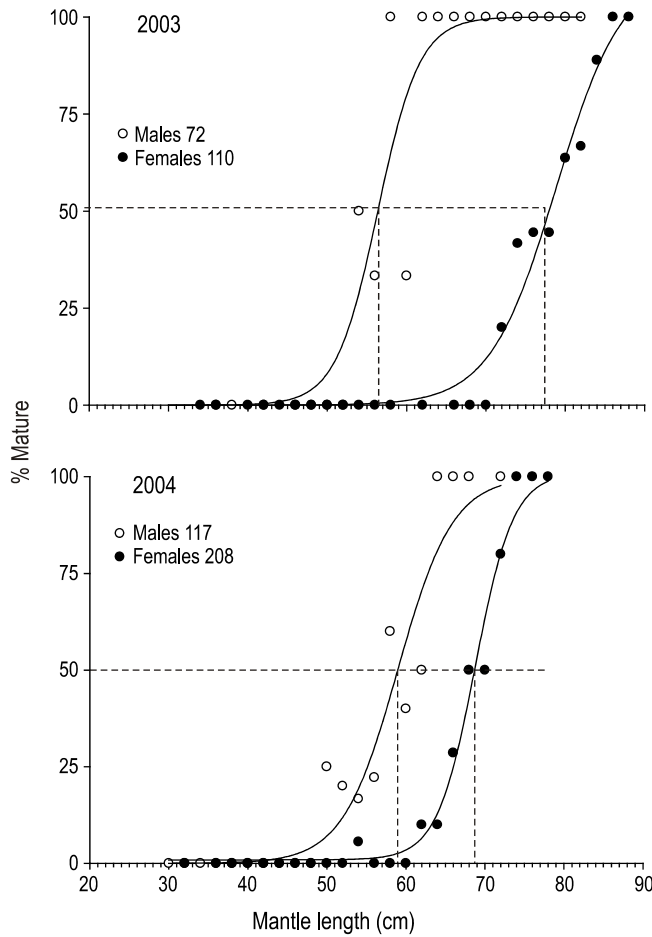


Figura 6. Distribución porcentual de ejemplares maduros (machos y hembras) para cada intervalo de talla (largo del manto) durante las temporadas de pesca 2003 y 2004. Se ajustaron curvas sigmoideas para estimar la talla media de madurez equivalente al momento en que el 50% de los individuos está maduro.

Figure 6. Percentage distribution of mature females and males at regular mantle length size intervals for both fishing seasons (2003 and 2004). Sigmoid curves were fitted to estimate the mean size at maturity, defined as the size at which 50% of individuals are mature.

De todas formas, aún no se logra comprender claramente el significado de estos hallazgos y se requiere de más investigación a fin de poder detectar posibles áreas 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 de 2003, lo cual sugiere que están preparados para la reproducción durante gran parte del año. Sin embargo, en 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

low occurrence in all the months, except in April, and a clear predominance of immature females. The presence of sexually active females during most of the year indicates the possibility of a long reproductive period. The fact that it has not been possible to detect a reproductive maximum, however, supports the idea that spawning may be occurring outside our study area. It is important to point out that some paralarvae of *D. gigas* have been collected in the general area of Santa Rosalía (morphological identification, unpublished data) and in the San Pedro Mártir Basin (molecular identification, Gilly *et al.* 2006). Even so, it has still not been possible to clearly understand the implications of these findings and further research is necessary to be able to detect possible spawning grounds. It has been suggested that *D. gigas* is a species that may spawn occasionally at different times of the year and in diverse regions, which is reflected in a complex population structure, with multiple intra-annual cohorts (Ehrhardt *et al.* 1983, Markaida *et al.* 2004, Filauri 2005).

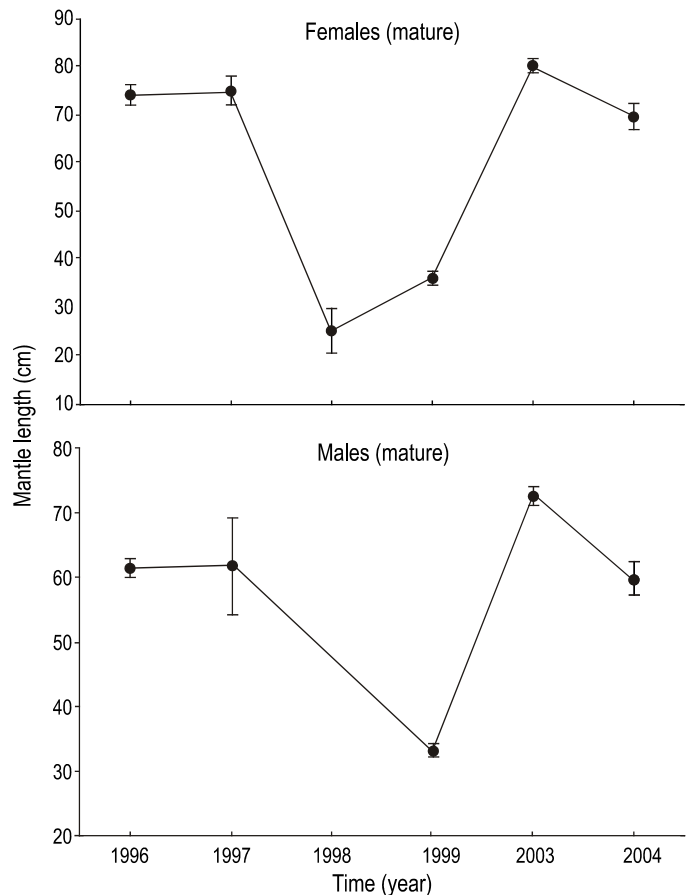


Figura 7. Talla media anual (largo del manto en cm) e intervalo de confianza (95%) para machos y hembras maduros durante el periodo 1996–2004 (excepto 2000–2002). No se capturaron machos maduros en 1998.

Figure 7. Annual mean sizes (mantle length in cm) and confidence intervals (95%) of mature males and females during the period 1996–2004 (except 2000–2002). Mature males were not captured in 1998.

ambos sexos entre 2003 y 2004. La población de calamar gigante observada en la temporada 2003 reflejó altas proporciones de individuos maduros mientras que la observada en 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 durante 2003.

Teniendo en cuenta la estructura poblacional del calamar gigante durante los periodos 1995–1997 y 1998–1999, se ha sugerido que 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 2006). Las capturas de *D. gigas* en el Golfo de California durante 1995–1997 estuvieron dominadas 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 éstos formarían parte del grupo de calamares madurando a tallas medianas (Markaida 2006). Luego de un periodo de transición, se desarrolló un evento La Niña, catalogado de moderado a fuerte, desde noviembre de 1998 hasta inicios de 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 2006). Aparentemente la talla de madurez reflejó un incremento gradual a partir de los tamaños medianos observados durante 1999 y esto podría estar indicando una readaptación a las condiciones existentes en el Golfo de California durante La Niña.

Según Filauri (2005), durante el periodo 2000–2002 la talla de madurez fue de 78.6 cm LM para las hembras y de 61.3 cm 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 LM. Los resultados reportados por estos autores son consistentes con los observados por Markaida y Sosa-Nishizaki (2001) durante 1996 y 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 (2006) como los nuestros demuestran claramente que dicha estabilidad no se cumple y que la talla de madurez ha variado significativamente durante dicho periodo.

Los resultados obtenidos en este trabajo reflejan una fuerte variabilidad interanual en la estructura de tallas del calamar gigante (machos y hembras) en la región de Santa Rosalía durante el periodo 1996–2004 (excepto de 2000–2002). 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 periodo 1995–2002. De hecho, resulta lógico pensar en un paralelismo de este

Sexually mature males predominated in all the 2003 samples, indicating that they are prepared for reproduction throughout most of the year. In 2004, however, immature males were clearly predominant, except in the last two monthly samples (August and October). Hence, there is a marked difference in the sexual maturity of the specimens of both sexes between 2003 and 2004: in the former the jumbo squid population was composed of a high proportion of mature individuals, while in the latter it was composed primarily of immature individuals. These differences were also reflected in the male and female sizes, which were significantly larger in 2003.

In view of the population structure of jumbo squid during the periods 1995–1997 and 1998–1999, it has been suggested that the 1997–1998 El Niño event affected not only the distribution and abundance of *D. gigas* in the Gulf of California (Lluch-Cota *et al.* 1999, Nevárez-Martínez *et al.* 2002), but also its population structure (Markaida 2006). The jumbo squid landings in the Gulf of California during 1995–1997 were mainly dominated by individuals maturing at a large size (Markaida and Sosa-Nishizaki 2001). On the other hand, the sexual maturity stages of the squid in the Gulf of California during 1998–1999 (after the El Niño event) suggest that they form part of a medium-sized maturing group (Markaida 2006). After a transition period, a moderate to strong La Niña event occurred from November 1998 to early 2001 (Schwing *et al.* 2002). At the beginning of 1999, medium-sized squid were observed in the Gulf of California and by 2000 large specimens were once again being caught (Markaida 2006). The size at maturity seems to reflect a gradual increase from the medium sizes recorded in 1999 and this could be indicating a readaptation to the conditions prevailing in the Gulf of California during La Niña event.

According to Filauri (2005), during the period 2000–2002 the maturity size was 78.6 cm ML for females and 61.3 cm ML for males, which indicates the presence of specimens maturing at large sizes. Díaz-Urbe *et al.* (2006) found that during the 2001 and 2002 fishing seasons the maturity size of females was 74 cm ML. These results coincided with those obtained by Markaida and Sosa-Nishizaki (2001) in 1996 and 1997, and it was therefore suggested that there is a constancy in the size at maturity and that stability can thus be assumed in the jumbo squid population within the Gulf of California (Díaz-Urbe *et al.* 2006). However, the results obtained by Markaida (2006) as well as our findings clearly show that this stability is not fulfilled and that the size at maturity has varied significantly.

The results reported here show a strong interannual variability in the size structure of *D. gigas* (males and females) in the area around Santa Rosalía during the period 1996–2004 (except 2000–2002). This variability concurs with that reported by Nevárez-Martínez *et al.* (2006) for the east coast of the Gulf of California, in the Guaymas area, during the period 1995–2002. In fact, it is logical to assume a parallelism of this type considering the seasonal and reciprocal migration of this species between both coasts or fishing areas (Markaida *et al.* 2005).

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 periodo 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 evento El Niño débil (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 tales como los observados luego de 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 periodo de estudio (2003–2004) fueron similares a las reportadas por Filauri (2005) y Díaz-Uribe *et al.* (2006) previo a El Niño 2002–2003. Durante la temporada de pesca 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 2004 se observó que las hembras maduraban a tallas menores (69 cm ML) y los machos a tallas ligeramente mayores (59 cm ML). Las capturas de calamar gigante dentro del golfo tampoco reflejaron cambios importantes en su disponibilidad (fig. 1). 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 áreas con surgencia de aguas frías con abundante alimento y cuyas bajas temperaturas demoran el desarrollo sexual. 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 que maduran a grandes tallas que predomina en las aguas frías y ricas en alimentos (Anderson y Rodhouse 2001, Markaida *et al.* 2004). 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 2006).

Tanto los factores ambientales, así como los procesos que afectan el tamaño y la estructura poblacional de una especie

A moderate El Niño event was recorded in the equatorial Pacific during 2002–2003 (McPhaden 2004). The oceanographic conditions below 100 m depth in the Pacific waters off the Baja California peninsula suggest the presence of a weak El Niño (Durazo *et al.* 2005). The occurrence of this event may have provoked important changes in the abundance and population structure of jumbo squid in the Gulf of California, like those observed after the 1997–1998 El Niño. Nevertheless, our results did not reflect drastic changes in the population structure of *D. gigas*. The maturity sizes calculated for our study period (2003–2004) were similar to those reported by Filauri (2005) and Díaz-Uribe *et al.* (2006) prior to the 2002–2003 El Niño. During the 2003 fishing season, specimens were observed to mature at a large size (females at 77 cm ML and males at 57 cm ML), whereas during the 2004 season, females matured at a smaller size (69 cm ML) and males at a slightly larger size (59 cm ML). Neither do the jumbo squid landings in the gulf reflect important changes in its availability (fig. 1). Apparently, the effects of the 2002–2003 El Niño on the jumbo squid population of the Gulf of California were not as strong as those of the 1997–1998 El Niño. A possible explanation for this discrepancy is that the 2002–2003 event was catalogued as weak, and that the presence of subarctic water (low salinity and low temperature) in the upper 100 m of the water column (Durazo *et al.* 2005) could have veiled the effects on the gulf's ecosystem.

According to Nesis (1983), the large-size jumbo squid groups are the result of inhabiting areas of cold-water upwelling where food is abundant and the low temperatures retard sexual development. A lack of productivity and the presence of warm surface temperatures like those observed during El Niño events could favour the development of a group of squid that mature earlier at medium sizes, in comparison to the group maturing at large sizes that predominates in cold, food-rich waters (Anderson and Rodhouse 2001, Markaida *et al.* 2004). The population dynamics of cephalopods seems to be determined mainly by a phenotypic plasticity in response to environmental variability (Boyle and Boletzky 1996). These groups of individuals that mature at different sizes most probably display different characteristics in their life histories. For example, differences have been observed in the feeding habits of both groups of jumbo squid that could be related to the size differences (Markaida 2006).

Both the environmental factors and the processes affecting the population structure and size of a species (e.g., predation, inanition, competition, breeding success, etc.) can vary considerably between years (Arkhipkin 2004, Pecl *et al.* 2004). In fact, some aspects of the population dynamics of *D. gigas* (growth, mortality and recruitment) have indicated a high interannual plasticity (Nevárez-Martínez *et al.* 2006) as a result of the phenotypic response to biotic (predator and prey) and abiotic (environmental) factors. This interannual plasticity has been reported for other squid species (Pecl *et al.* 2004) and is influenced by several factors, but mainly by the quantity and quality of food and the temperature during the early stages of

(e.g., predación, 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 de alimento, y la temperatura durante las primeras etapas de desarrollo cuando el crecimiento es de tipo exponencial. La ocurrencia de cambios 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.

Nuestros resultados indican 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 y la madurez sexual, lo cual también se ve reflejado en la talla media de madurez. Los cambios en la abundancia y estructura poblacional del 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 en la pesquería de calamar gigante del Golfo de California desde 1994–1995 está basada en un método que contempla la existencia de una sola cohorte y utiliza como herramienta de manejo un escape proporcional del 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). Dicha estrategia de manejo fue desarrollada originalmente para la pesquería del calamar *Illex argentinus* en las Islas Malvinas (Rosenberg *et al.* 1990) y busca regular el esfuerzo de pesca de tal forma que permita la supervivencia de un cierto porcentaje de la población para que pueda reproducirse. No obstante, 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 en 1998 y de la disminución observada en la talla media de los calamares, el Instituto Nacional de Pesca de 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 en dicho año los calamares estaban madurando a tallas medianas (Markaida 2006). 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 del calamar gigante del Golfo de California.

development when growth is exponential. Any changes in some of these factors can generate great variability within the same cohort as well as cause significant interannual variability.

Our results show strong interannual variability in the population structure of jumbo squid in the Gulf of California, mainly in regard to size structure and sexual maturity, which was also reflected in the size at maturity. The changes in the abundance and population structure of *D. gigas* seem to be related not only to the occurrence of El Niño events but also to their intensity or magnitude. We therefore recommend that this variability be taken into consideration when the management strategy for the jumbo squid fishery in the Gulf of California is established at the beginning of each fishing season.

Since 1994–1995, the management of the jumbo squid fishery in the Gulf of California has been based on a method that contemplates the existence of a single cohort and uses proportional escapement of spawning stock (i.e., specimens that are sexually active or apt for reproduction) as a tool (Hernández-Herrera *et al.* 1998, Nevárez-Martínez *et al.* 2000, Morales-Bojórquez *et al.* 2001). This management strategy was originally developed for the squid *Illex argentinus* fishery of the Falkland (Malvinas) Islands (Rosenberg *et al.* 1990) and aims to regulate fishing effort in order to allow the survival of a certain percentage of the population so that they can reproduce. There have been years, however, when it has been necessary to implement other measures to assure the sustainability of the resource. For example, after the abrupt decrease in the jumbo squid landings and mean size during 1998, the Mexican National Fisheries Institute established a minimum size limit (50 cm ML) at the beginning of the 1999 season, which was then lifted in May after it was determined that squid were maturing at medium sizes that year (Markaida 2006). Hence, alternative and more flexible management strategies that contemplate the existence of multiple cohorts are clearly necessary for the jumbo squid fishery of the Gulf of California.

Further research is needed to obtain a better understanding of the mechanisms through which the jumbo squid population responds to variable environmental conditions. Some factors, such as changes in prey availability or breeding habitat, can contribute to the interannual plasticity observed in the *D. gigas* population of the Gulf of California.

Acknowledgements

We thank the members of the cephalopod group at the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), in particular S Camarillo Coop, A Mejía Rebollo, R Rojo, N Dimate, R Rosas Luis and J Ramos. The hospitality and collaboration provided by Prudencio (fisherman from Santa Rosalía) and family is gratefully acknowledged. This research was partially supported by a CIBNOR project (code 916-1). Finally, we thank N Burnett for financial support of this study, which is part of the first author's doctoral thesis.

English translation by Christine Harris.

Se recomienda continuar e intensificar los estudios para lograr un mejor entendimiento de los mecanismos a través de los cuales la población de calamar gigante 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.

Agradecimientos

A los miembros del Grupo de Trabajo en Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR): S Camarillo Coop, A Mejía Rebollo, R Rojo, N Dimate, R Rosas Luis, J Ramos y otros. A Prudencio (pescador de Santa Rosalía) y a su familia por la hospitalidad y la buena disposición para colaborar. Esta investigación fue financiada parcialmente por un proyecto del CIBNOR (clave 916-1). Finalmente, se agradece a N Burnett el apoyo económico ofrecido para la realización del presente estudio, el cual se enmarca dentro de la tesis de doctorado del primer autor.

Referencias

- 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. Primer Foro de Intercambio Científico sobre Tiburones y Rayas: Biología, Ecología y Pesquerías. Guaymas (Sonora, México).
- 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. In: Jackson GD, McGlashan DJ (eds.), *Cephalopod Growth*. Mar. Freshwat. Res. Spec. Issue 55(4): 341–355.
- Boyle PR, Boletzky SV. 1996. Cephalopod populations: Definition and dynamics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 985–1002.
- 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.
- Díaz-Urbe 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.
- 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. In: 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.
- 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, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, México, 59 pp.
- Gilly WF, Elliger CA, Salinas CA, Camarillo-Coop S, Bazzino G, Beman M. 2006. Spawning by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313: 125–133.
- Hernández-Herrera A, Morales-Bojórquez E, Cisneros M, Nevárez-Martínez M, Rivera I. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) from the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI Rep.* 39: 212–218.
- 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.
- Klett-Traulsen A. 1981. Estado actual de la pesquería del calamar gigante en el estado de Baja California Sur. *Ser. Cient. Depto. Pesca (México)* 21: 1–28.
- Lipinski MR, Underhill LG. 1995. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum? *S. Afr. J. Mar. Sci.* 15: 207–223.
- 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, pp. 137–178.
- Markaida U. 2006. 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. Assoc. UK* 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: 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.
- 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.
- Nesis KN. 1983. *Dosidicus gigas*. In: Boyle PR (ed.), *Cephalopod Life Cycles*. Vol. I. Species Accounts. Academic Press, pp. 215–231.

- 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-Belda 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. In: Salinas S, Urban JH, Arntz WE (eds.), *Extended Abstracts of the El Niño Symposium & Workshop*. *Invest. 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 CM, Nesis KN, Arkhipkin AI. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.* 54: 9–19.
- Pecl GT, Moltschanivskyj 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.
- 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.
- 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, Universidad Autónoma de 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.
- 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.
- Taipe 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.

*Recibido en junio de 2006;
aceptado en abril de 2007*