

Biological aspects and habitat use of the Panama brief squid, *Lolliguncula panamensis*, captured in the Gulf of California

Aspectos biológicos y uso de hábitat del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, capturado en el golfo de California

Jesús Guadalupe Padilla-Serrato^{1,2}, Manuel Otilio Nevárez-Martínez³, Dana Isela Arizmendi-Rodríguez^{3*}, Carlos Hiram Rábago-Quiroz⁴, Alejandro Valdez-Pelayo³

¹ Facultad de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero, Av. Gran Vía Tropical, no. 20, Fraccionamiento Las Playas, 39390 Acapulco, Guerrero, Mexico.

² Programa de Investigadoras e Investigadores por México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, 03940, Mexico City, Mexico.

³ Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera-Guaymas, Calle 20, no. 605 Sur, 85400 Guaymas, Sonora, Mexico.

⁴ Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera-La Paz, km 1 carretera a Pichilingue, s/n, Col. Esterito, 23020 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: dana.arizmendi@inapesca.gob.mx

ABSTRACT. The biological aspects size, weight, and reproductive indicators of the Panama brief squid were analyzed. A total of 2,354 individuals caught during 7 exploratory fishing cruises and 5 sampling events in bays in the Gulf of California from 2014 to 2017 were studied. The individuals were grouped by system: coastal fronts (fishing cruises for Jumbo squid, Shrimp, Hake, and Small pelagics) and coastal lagoons (Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos, and Las Guásimas Bays). In the coastal fronts 1,687 individuals were sampled (44.2% females, 25.7% males, and 30.1% unsexed), and in the coastal lagoons 667 individuals (59.7% females, 36.7% males, and 3.6% unsexed), with females being the most abundant in both ecosystems. Females were most abundant in sizes >60 mm mantle length (ML), while males were most abundant in sizes <60 mm ML. Negative allometric growth was evidenced for both sexes ($b = 2.59$). Mean size at first maturity (LM_{50}) showed that females matured at larger sizes than males, and the frequency of gonad development stages by system showed that the immature stages were the most frequent in both sexes. The sex ratio was 1.7F:1.0M. According to our results, the Panama brief squid inhabits both systems, the coastal fronts and the lagoons, with mature males using coastal lagoons to pass sperm packets to immature females during mating and females then moving to coastal fronts to mature and spawn.

Key words: Gulf of California, Panama brief squid, *Lolliguncula panamensis*, coastal lagoon, ovarian development.

RESUMEN. Se analizaron aspectos biológicos, talla, peso e indicadores reproductivos, del calamar dedal. Se analizaron 2,354 individuos capturados en 7 cruceros de pesca exploratoria y en muestreos de 5 bahías en el golfo de California de 2014 a 2017. Los individuos se agruparon en 2 sistemas: frentes costeros (programas de crucero Calamar gigante, Camarón, Merluza y Pelágicos menores) y lagunas costeras (bahías de Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos y Las Guásimas). En los frentes costeros se capturaron 1,687 individuos (44.2% hembras, 25.7% machos y 30.1% indeterminados) y en las lagunas costeras, 667 individuos (59.7% hembras, 36.7% machos y 3.6% indeterminados), y las hembras fueron las de mayor abundancia en ambos ecosistemas. Las hembras dominaron en tallas >60 mm de longitud de manto (LM) y los machos, en tallas <60 mm de LM. El tipo de crecimiento fue alométrico negativo para ambos sexos ($b = 2.59$). La talla promedio de primera madurez (LM_{50}) indicó que las hembras maduran a longitudes mayores que los machos. La frecuencia de los estadios de desarrollo gonádico por sistema mostró que las fases inmaduras en ambos sexos fueron las más frecuentes. La proporción sexual fue 1.7H:1.0M. De acuerdo con nuestros resultados, podemos concluir que el calamar dedal habita ambos sistemas, los frentes costeros y las lagunas costeras, donde los machos maduros parchan a las hembras inmaduras en las lagunas costeras y estas migran a los frentes costeros para madurar y desovar.

Palabras clave: golfo de California, calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, laguna costera, desarrollo ovárico.

INTRODUCTION

Worldwide, squids of the family Loliginidae are represented by around 47 species, which are grouped into 10 genera and 9 subgenera (Jereb et al. 2010). They are distributed in the neritic zones of tropical, subtropical, and temperate seas (Roper et al. 1984). Five Loliginidae species have been recorded for the Pacific coast of

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial los calamares de la familia Loliginidae están representados por alrededor de 47 especies, que se agrupan en 10 géneros y 9 subgéneros (Jereb et al. 2010). Se distribuyen en las zonas neríticas de mares tropicales, subtropicales y templados (Roper et al. 1984). En las costas mexicanas del Pacífico, se tienen registradas 5 especies de la

Mexico: *Lolliguncula panamensis*, *Lolliguncula argus*, *Lolliguncula diomedea*, *Doryteuthis opalescens*, and *Pickforditeuthis vossi* (Fischer et al. 1995). Loliginids are caught directly or incidentally (Staudinger 2006); their catch volumes in 2002 reached 275,024 t, which represents 9% of total squid catches around the world (Rodhouse 2005). In a biological sense, they take relevance in food webs either as predators of small fishes and invertebrates or as prey to marine mammals and commercially important demersal and pelagic fishes.

Lolliguncula panamensis is distributed in the eastern Pacific, on the western coast of Baja California Sur and from the Gulf of California to Peru (Fischer et al. 1995). It can be found down to 70 m depth, although it is more abundant between 5 and 30 m, at temperatures between 21 and 27 °C and salinities between 15 and 23 (Fischer et al. 1995, Sánchez 2003, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). It exhibits sexual dimorphism, where females, larger in size, reach 110 mm mantle length (ML) and mature at 80 mm ML and males reach up to 80 mm ML and mature at 40 mm ML (Fischer et al. 1995); according to Squires and Barragán (1979), sexual dimorphism occurs before sexual maturity (Squires and Barragán 1979). On the Pacific coast of Mexico, *L. panamensis* is caught as part of the bycatch associated with the artisanal and deep-sea shrimp fisheries.

In Mexico, studies on the Panama brief squid have been carried out mainly in the Gulf of California and have addressed aspects related to eating habits, reproduction, abundance, and distribution (Arizmendi-Rodríguez et al. 2011, 2012a, 2012b). In the Gulf of Tehuantepec, a study on the distribution, size, and sex ratio of *L. panamensis* was carried out (Guzmán-Intzin et al. 2020). The studies on the biological aspects of *L. panamensis* have been conducted in oceanic waters and coastal fronts. Although members of the Loliginidae family can be found in bays and estuaries, their behavior in these ecosystems is unknown. The present work aims to analyze the *L. panamensis* length–weight relationship, reproductive aspects, distribution, and use of lagoon ecosystems and coastal fronts considering the hypothesis that the lagoon systems are used only as breeding areas.

MATERIALS AND METHODS

Samples were collected during 7 exploratory fishing surveys in the Gulf of California, Mexico, from 2014 to 2017. These surveys are part of the activities of the National Institute of Fisheries and Aquaculture (INAPESCA, for its acronym in Spanish) programs: Jumbo squid (1 cruise), Shrimp (1 cruise), Hake (3 cruises), and Small pelagics (2 cruises). Biological material was also obtained from sampling surveys carried out during the shrimp season closure by INAPESCA in the Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos, and Las Guásimas Bays from 2014 to 2016. For the bay surveys, Panama brief squid specimens were caught with a trawl net aboard a small fishing boat, and in the cruise

familia Loliginidae: *Lolliguncula panamensis*, *Lolliguncula argus*, *Lolliguncula diomedea*, *Doryteuthis opalescens* y *Pickforditeuthis vossi* (Fischer et al. 1995). Los loliginidos son organismos capturados de manera directa e incidental (Staudinger 2006); sus volúmenes de captura en 2002 alcanzaron 275,024 t, que representa el 9% de la captura total de calamares a nivel mundial (Rodhouse 2005). Biológicamente, son organismos importantes en las tramas tróficas, ya sea como depredadores de peces pequeños e invertebrados o como presas de mamíferos marinos y peces demersales y pelágicos de importancia comercial (Rosas-Luis et al. 2008).

Lolliguncula panamensis se distribuye en el Pacífico oriental, en la costa occidental de Baja California Sur y desde el golfo de California hasta Perú (Fischer et al. 1995). Se le puede encontrar hasta los 70 m de profundidad, aunque es más abundante entre los 5 y 30 m, a temperaturas de 21 a 27 °C y salinidades de 15 a 23 (Fischer et al. 1995, Sánchez 2003, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Presenta dimorfismo sexual, donde las hembras, que son de mayor tamaño, alcanzan los 110 mm de longitud de manto (LM) y maduran a los 80 mm de LM, y los machos alcanzan hasta 80 mm de LM y maduran a los 40 mm de LM (Fischer et al. 1995); de acuerdo con Squires y Barragán (1979), el dimorfismo sexual lo presentan antes de su madurez sexual. En las costas mexicanas del Pacífico, *L. panamensis* se captura como parte de la fauna asociada a la pesca de camarón realizada por la flota artesanal y de altura (Alejo-Plata et al. 2001).

En México, los estudios de calamar dedal se han realizado, principalmente, en el golfo de California y han abordado aspectos de hábitos alimenticios, reproducción, abundancia y distribución (Arizmendi-Rodríguez et al. 2011, 2012a, 2012b). En el golfo de Tehuantepec, se realizó un estudio sobre la distribución, la talla y la proporción sexual de *L. panamensis* (Guzmán-Intzin et al. 2020). Todos los estudios sobre aspectos biológicos de *L. panamensis* se han realizado en los cuerpos oceánicos y frentes costeros. A pesar de que los miembros de la familia Loliginidae pueden encontrarse en bahías y estuarios, se desconoce cuál es su comportamiento dentro de estos ecosistemas. El presente trabajo tiene como objetivos analizar la relación longitud-peso, los aspectos reproductivos, la distribución y el uso de los ecosistemas lagunares y frentes costeros de *L. panamensis* partiendo de la hipótesis de que los sistemas lagunares son utilizados solo como área de crianza.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolección de las muestras se realizó durante 7 cruces de investigación en el golfo de California, México, de 2014 a 2017. Dichas prospecciones son parte de las actividades de los programas del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA): Calamar gigante (1 crucero), Camarón (1 crucero), Merluza (3 cruces) y Pelágicos menores (2 cruces). También se obtuvo material biológico de muestreos realizados durante la veda de camarón por el

surveys jigs were used for Jumbo squid, a bottom trawl for Shrimp and Hake, and a pelagic gillnet for Small pelagics. Panama brief squid individuals were separated from the target species of the cruises or bay surveys, stored in properly labeled plastic bags, and preserved on ice or frozen. They were transferred to the laboratory at the Regional Center for Aquaculture and Fisheries Research in Guaymas for processing. Surveys were carried out in coastal lagoons and fronts between 25.0°N and 31.5°N latitude (Fig. 1).

With the purpose of concentrating the biological information, data were grouped by source, either coastal front (Jumbo squid, Shrimp, Hake, Small Pelagic cruises) or coastal lagoon (Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos, and Las Guásimas Bays); coastal front is defined as the coastline front in the external parts of any lagoon or bay (surface, middle, and upper coastal fronts). Specimens were measured for ML (the distance between the anterior edge and the posterior apex of the mantle, ± 0.1 cm) using a vernier caliper and for total weight (TW, ± 0.1 g) using an Ohaus scale. Each organism was dissected ventral side up, and sex was macroscopically identified; some organisms were identified as undetermined given the poor condition of the reproductive system. The gonadal development stage (immature [I], developing [II], mature [III], and spawning [IV]) of sexed individuals was assigned according to the morphochromatic scale of Lipiński and Underhill (1995).

Size structure

Size structure was analyzed by sex after grouping ML data into 10-mm intervals. Distribution normality was assessed with the Kolmogorov–Smirnov test, and ML differences by ecosystem and sex were determined with the Kruskal–Wallis test. The R environment (R Core Team 2020) was used for both tests.

Biometric relationships

ML–TW relationships were estimated for the population and by sex by adjusting the exponential model ($TW = a \times ML^b$), where a is the intercept (condition factor) and b is the allometric coefficient. Paired ML/TW data were transformed to natural logarithm prior to the regression analysis to identify outliers; once located, outliers were excluded from the analysis (Froese 2006). The coefficient of determination (R^2) was used as a measure of goodness of fit in each regression. The 95% confidence interval was estimated for parameter b , and Student's t -test (Zar 2014) was then used to determine whether *L. panamensis* exhibited isometric growth ($H_0: b = 3, \alpha = 0.05$). After confirming homoscedasticity of slopes (parallelism) in the log-transformed data (Zar 2014), an analysis of covariance (ANCOVA) was used to determine whether the relationships between females and males showed significant differences. Statistical analyses were performed using the IBM-SPSS Statistics 20 software.

INAPESCA en las bahías de Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos y Las Guásimas de 2014 a 2016. Para el caso de los muestreos en bahías, los especímenes de calamar dedal fueron capturados con red de arrastre (chango camaronero) abordo de una embarcación menor, mientras que en los cruceros se empleó potera para Calamar gigante, red de arrastre de fondo para Camarón y Merluza, y red de media agua para Pelágicos menores. Los individuos del calamar dedal fueron separados de la especie objetivo del crucero o del muestreo de bahía, guardados en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y conservados en hielo o congelados. Fueron trasladados al laboratorio del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera en Guaymas para su procesamiento. Los muestreos fueron realizados en frentes costeros y lagunas costeras entre los 25.0° N y 31.5° N de latitud (Fig. 1).

Con el propósito de concentrar la información biológica, esta se agrupó por frente costero (cruceros Calamar gigante, Camarón, Merluza, Pelágicos menores) o laguna costera (bahías Agiabampo, Yavaros, Tóbari, Lobos y Las Guásimas), según la proveniencia; se define frente costero como el frente de línea de costa en las partes externas de cualquier cuerpo lagunar o bahía (frente costero superior, medio y alto). Los organismos fueron medidos de su LM (la distancia entre el borde anterior y el ápice posterior del manto, ± 0.1 cm) con un vernier, y su peso total (PT, ± 0.1 g) se registró con una báscula Ohaus. Cada organismo se disecó por la parte ventral, y de manera macroscópica se identificó el sexo; algunos organismos fueron asignados como indeterminados debido al mal estado del aparato reproductor. El estadio gonádico (inmaduro [I], en desarrollo [II], maduro [III] y desovado [IV]) de los individuos sexados se asignó de acuerdo con la escala morfocrómica de Lipiński y Underhill (1995).

Estructura de tallas

La estructura de tallas se analizó por sexo agrupando la LM en intervalos de 10 mm. La normalidad de las distribuciones se evaluó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, y las diferencias de LM entre ecosistemas y por sexo se determinaron con la prueba de Kruskal-Wallis. Para ambas pruebas, se utilizó el ambiente R (R Core Team 2020).

Relaciones biométricas

La relación LM-PT fue estimada para la población y por sexo, mediante el ajuste del modelo potencial ($PT = a \times LM^b$), donde a es el intercepto (factor de condición) y b es el coeficiente de alometría. Los datos pares de LM/PT fueron transformados a logaritmo natural antes del análisis de regresión para identificar datos fuera de rango; una vez localizados, los datos fuera de rango fueron excluidos del análisis (Froese 2006). El coeficiente de determinación (R^2) fue utilizado como una medida de bondad de ajuste en cada una de las regresiones. Para el parámetro b , se estimaron los intervalos

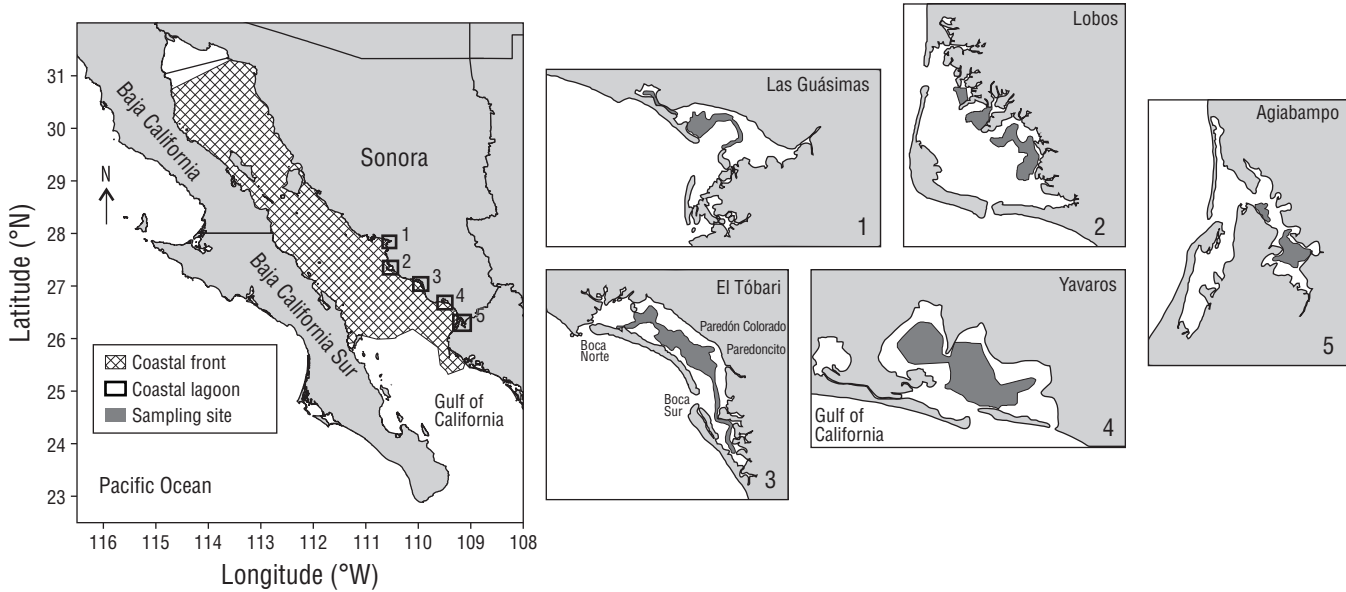


Figure 1. Study area, Gulf of California (Mexico), coastal lagoons, and geographical position of the sampling area.

Figura 1. Área de estudio, golfo de California (México) y lagunas costeras, donde se indica la posición geográfica de la zona de muestreo.

Reproductive aspects

The reproductive stage of females and males was defined after analyzing gonadal maturity data. Data drawn from developing and mature females and males were used to calculate the cumulative relative frequency by ML interval. The mean length at first maturity (ML_{50}) was then estimated by adjusting the relative frequencies with the logistic model (Sparre and Venema 1995). The model was adjusted by maximizing the negative log likelihood ($-LL$):

$$-LL = \sum_{i=1}^n \left[m_i \ln \left(\frac{pm_i}{1 - pm_i} \right) + n_i \ln(1 - pm_i) + \ln \left(\frac{n_i}{m_i} \right) \right], \quad (1)$$

where n is the total number of individuals in class i and m is the number of mature organisms in class i .

Confidence intervals for ML_{50} were estimated using the likelihood profiles and the chi-square (χ^2) distribution (Venzon and Moolgavkar 1988). The confidence interval was defined as all the values of θ that satisfy the following inequality:

$$2[L(Y|\theta_{best})] < \chi^2_{1,1-\alpha}, \quad (2)$$

where $L(Y|\theta_{best})$ is the $-LL$ of the most likely value of θ , and $\chi^2_{1,1-\alpha}$ is the value of χ^2 with a degree of freedom at the $1 - \alpha$ confidence level. The 95% confidence interval for θ encompasses all θ values that are 2 times the difference between the

de confianza al 95%; posteriormente, para determinar si *L. panamensis* presentaba un crecimiento isométrico ($H_0: b = 3, \alpha = 0.05$), se utilizó la prueba t de Student (Zar 2014). Luego de comprobar la homocedasticidad de pendientes (paralelismo) en los datos transformados a logaritmo (Zar 2014), se aplicó un análisis de covarianza (ANCOVA) para determinar si las relaciones entre hembras y machos mostraban diferencia significativa (Zar 2014). El análisis estadístico fue realizado mediante el *software* IBM-SPSS Statistics 20.

Aspectos reproductivos

El estado reproductivo de hembras y machos fue definido analizando la información de madurez gonadal. Utilizando los datos de hembras y machos en los estadios en desarrollo y maduro, se determinó la frecuencia relativa acumulada por intervalos de longitud de manto. Posteriormente, con el modelo logístico, a través del ajuste de las frecuencias relativas, se calculó la talla promedio de primera madurez (LM_{50}) (Sparre y Venema 1995). El modelo se ajustó a través de la maximización del logaritmo negativo de verosimilitud (*negative log likelihood, -LL*):

$$-LL = \sum_{i=1}^n \left[m_i \ln \left(\frac{pm_i}{1 - pm_i} \right) + n_i \ln(1 - pm_i) + \ln \left(\frac{n_i}{m_i} \right) \right], \quad (1)$$

donde n es el número total de individuos en la clase i y m es el número de organismos maduros en la clase i .

negative likelihood of θ and the negative likelihood of the best estimate of θ that is less than 3.84 (Haddon 2001), with the following estimator:

$$L(Y|\theta) = L(Y|\theta_{best}) - \frac{\chi^2_{1,1-\alpha}}{2} \quad (3)$$

Individuals in gonadal development stages I and II were considered immature (juvenile), and individuals in stages III and IV were considered sexually mature (adults). According to the morphochromatic maturity scale, the criterion to identify juvenile and adult females was based mainly on the color and size of the nidamental glands, as these organs grow and retain the size upon reaching sexual maturity. In males, the criterion was based on the differentiation of the reproductive system (adults), mainly the accessory sex organs (Lipiński and Underhill 1995). We determined the total sex ratio by system (coastal lagoon, CL; coastal front, CF). In each system, immature and mature organisms were contrasted by sex, and comparisons were made of mature females versus immature males and immature females versus mature males. The χ^2 test was used to make comparisons and determine significant differences between sex ratios, taking as null hypothesis the sex ratio of 4 females to 1 male (4.0F:1.0M) reported by Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) for *L. panamensis*. The observed value was compared with the theoretical value of χ^2 with a 95% confidence level (Zar 2014). The same statistical analysis was used to determine differences in the number of juveniles and adults in the population, by sex and by ecosystem.

RESULTS

Size structure

A total of 2,354 individuals were captured, of which 1,144 (48.6%) were females, 677 (28.8%) were males, and 533 (22.6%) were undetermined. In general, ML sizes ranged from 9 to 125 mm (Fig. 2a). Both sexes were found across the length range; however, females were dominant at sizes >60 mm ML (80.0%) and males at sizes <60 mm ML (62.0%).

In the lagoon systems, 667 individuals were quantified, of which 398 (59.7%) were females, 245 (36.7%) were males, and 24 (3.6%) were undetermined. Males showed ML sizes of 29 to 101 mm and a mode of 60 mm, whereas females showed ML sizes from 28 to 123 mm and a mode of 60 mm (Fig. 2b). In total, the 7 cruises (CF) caught 1,687 squid, of which 746 (44.0%) were females, 433 (26.0%) were males, and 508 (30.0%) were undetermined. In CFs, males showed ML sizes from 11 to 94 mm and a mode of 50 mm, whereas females showed ML sizes from 11 to 125 mm and a mode of 80 mm (Fig. 2c). The Kruskal–Wallis analysis showed that there were no differences in male ($H = 0.1$, $P = 0.6$) or female ($H = 2.5$, $P = 0.1$) MLs between ecosystems.

Se estimaron los intervalos de confianza para la LM_{50} con base en los perfiles de verosimilitud y la distribución chi cuadrada (χ^2) (Venzon y Moolgavkar 1988). El intervalo de confianza se definió como todos los valores de θ que satisfacen la siguiente desigualdad:

$$2[L(Y|\theta_{best})] < \chi^2_{1,1-\alpha} \quad (2)$$

donde $L(Y|\theta_{best})$ es el $-LL$ del valor más probable de θ , y $\chi^2_{1,1-\alpha}$ es el valor de χ^2 con un grado de libertad al nivel de confianza $1 - \alpha$. El intervalo de 95% de confianza para θ abarca todos los valores θ que son 2 veces la diferencia entre la verosimilitud negativa de θ y la verosimilitud negativa de la mejor estimación de θ que sea menor que 3.84 (Haddon 2001), con el siguiente estimador:

$$L(Y|\theta) = L(Y|\theta_{best}) - \frac{\chi^2_{1,1-\alpha}}{2} \quad (3)$$

Se consideraron inmaduros (juveniles) los individuos que estuvieron en las fases de desarrollo gonadal I y II, y sexualmente maduros (adultos) a los individuos en las fases III y IV. De acuerdo con la escala morfocromática de desarrollo, el criterio para la definición de hembras juveniles y adultas se basó principalmente en el color y el tamaño de las glándulas nidamentales, al ser un órgano que aumenta y mantiene su tamaño una vez alcanzada la madurez sexual. En machos, el criterio se basó en la diferenciación del aparato reproductor (adultos), principalmente en los órganos sexuales accesorios (Lipiński y Underhill 1995). Se determinó la proporción sexual total por sistema (laguna costera, LC; frente costero, FC). En cada sistema se contrastó por sexo a los organismos inmaduros con los maduros, y se hicieron comparaciones de hembras maduras contra machos inmaduros y hembras inmaduras contra machos maduros. La prueba χ^2 fue utilizada para comparar si existía diferencia significativa entre las proporciones de sexos, tomando como hipótesis nula la proporción de sexos reportada por Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) para *L. panamensis* de 4 hembras por 1 macho (4.0H:1.0M). El valor observado fue comparado con el valor teórico de χ^2 con un 95% de nivel de confianza (Zar 2014). Se aplicó este mismo análisis estadístico para determinar diferencias en el número de juveniles y adultos en la población, por sexo y por ecosistema.

RESULTADOS

Estructura de tallas

Se capturaron en total 2,354 individuos, de los cuales 1,144 (48.6%) fueron hembras, 677 (28.8%) machos y 533 (22.6%) indeterminados. En general, las tallas oscilaron entre 9 y 125 mm de LM (Fig. 2a). Ambos sexos estuvieron representados en todo el intervalo de tallas; sin embargo, las hembras dominaron en las tallas >60 mm de LM (80.0%) y los machos en las tallas <60 mm de LM (62.0%).

Biometric relationships

The ML/TW relationship for both sexes showed an exponential relationship ($R^2 > 0.95$) (Table 1, Fig. 3). The values of slope b were in the range of 2.50 to 2.59, which indicates negative allometric growth in the 3 cases ($P < 0.05$, Table 1). The ANCOVA showed significant differences in the ML/TW relationship between females and males ($P < 0.05$) (Table 1).

Reproductive aspects

Of the 2,354 *L. panamensis* individuals analyzed, 750 were mature. With the model, a population ML_{50} of 68.3 mm ML was estimated (Fig. 4a), and the likelihood profiles indicated that individuals attain sexual maturity between 64.6 and 72.2 mm ML (Fig. 4b). Males attain ML_{50} at 64.0 mm ML (Fig. 4c), and the profiles showed that they can mature at ML sizes between 62.8 and 64.6 mm (Fig. 4d). Females mature at 71.4 mm ML (Fig. 4e), and the profiles indicated

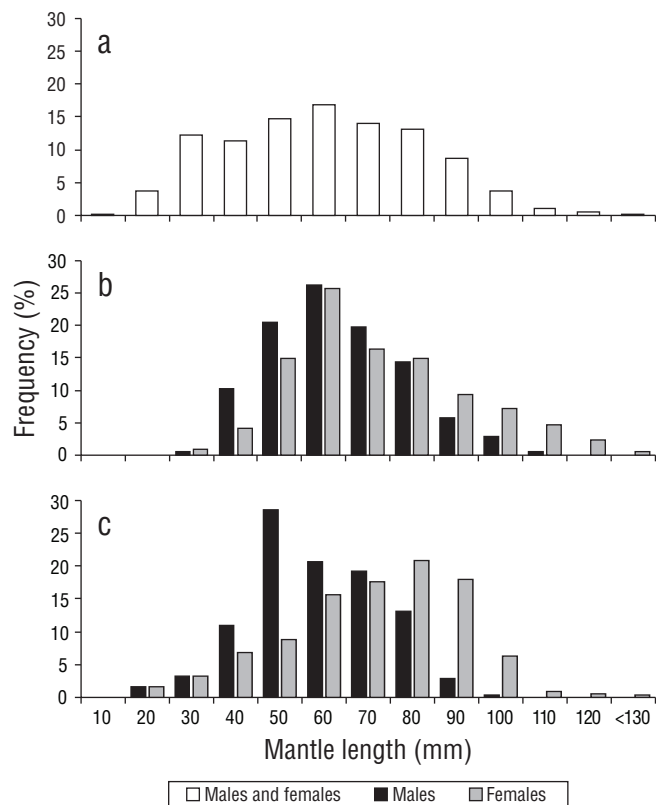


Figure 2. Mantle length frequency distribution for the Panama brief squid (*Lolliguncula panamensis*): (a) both sexes from coastal lagoons and coastal fronts, (b) males and females from coastal lagoons, and (c) males and females from coastal fronts.

Figura 2. Distribución de frecuencia de longitud de manto del calamar dedal (*Lolliguncula panamensis*): (a) ambos sexos de lagunas costeras y frentes costeros, (b) machos y hembras de lagunas costeras y (c) machos y hembras de frentes costeros.

En los sistemas lagunares se cuantificaron 667 individuos, de los cuales 398 (59.7%) fueron hembras, 245 (36.7%) machos y 24 (3.6%) indeterminados. Los machos mostraron tallas de 29 a 101 mm de LM y una moda de 60 mm de LM, mientras que las hembras presentaron tallas de 28 a 123 mm de LM y una moda de 60 mm de LM (Fig. 2b). A partir de los 7 cruceros (FC), se capturaron 1,687 calamares, de los cuales 746 (44.0%) fueron hembras, 433 (26.0%) machos y 508 (30.0%) indeterminados. En los FC, los machos mostraron tallas de 11 a 94 mm de LM y una moda de 50 mm de LM, mientras que las hembras presentaron tallas de 11 a 125 mm de LM y una moda de 80 mm de LM (Fig. 2c). El análisis de Kruskal-Wallis mostró que no hubo diferencias en las LM entre los ecosistemas, ni para machos ($H = 0.1$, $P = 0.6$) ni para hembras ($H = 2.5$, $P = 0.1$).

Relaciones biométricas

La relación LM/PT para ambos sexos mostró una relación del tipo potencial ($R^2 > 0.95$) (Tabla 1, Fig. 3). Los valores de la pendiente b estuvieron en el rango de 2.50 a 2.59, lo cual demuestra un crecimiento del tipo alométrico negativo en los 3 casos ($P < 0.05$, Tabla 1). El ANCOVA mostró diferencias significativas en la relación LM/PT entre hembras y machos ($P < 0.05$) (Tabla 1).

Aspectos reproductivos

De los 2,354 individuos de *L. panamensis* analizados, 750 eran maduros. Con el modelo, se estimó una LM_{50} poblacional de 68.3 mm de LM (Fig. 4a), y los perfiles de verosimilitud indicaron que los individuos alcanzan la madurez sexual entre los 64.6 a 72.2 mm de LM (Fig. 4b). Los machos alcanzan su LM_{50} a los 64.0 mm de LM (Fig. 4c), y los perfiles mostraron que pueden madurar a tallas de entre 62.8 y 64.6 mm de LM (Fig. 4d). Las hembras maduran a los 71.4 mm de LM (Fig. 4e), y los perfiles indicaron que pueden madurar a tallas de entre 70.4 y 72.4 mm LM (Fig. 4f).

El comportamiento de los estadios gonadales mostró que, en las LC, las fases inmaduras (I y II) fueron las más frecuentes en ambos sexos (machos, 44.5% y 41.6%; hembras, 61.3% y 20.9%, respectivamente), con menor proporción de machos y hembras en las fases maduras (III y IV) (Fig. 5a, Tabla 2). En el FC, ambos sexos presentaron la menor proporción de organismos inmaduros, con una mayor proporción de machos y hembras (49.0% y 58.0%, respectivamente) en fase madura (III) (Fig. 5b, Tabla 2).

Proporción sexual, juveniles y adultos

Durante el periodo de estudio, se pudo observar una proporción de sexos de 1.7H:1.0M, significativamente diferente ($\chi^2 = 319.6$, $P < 0.05$) al comparar con el valor hipotético de 4.0H:1.0M (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Al comparar por sistema, sexo y estadios gonadales, se

Table 1. Summary of the mantle length vs total weight regression values for females, males, and both sexes of *Lolliguncula panamensis*. The *F* and *P* values from the analysis of covariance (ANCOVA) are shown. CI, confidence interval.

Tabla 1. Resumen de los valores de la regresión longitud de manto vs peso total para hembras, machos y ambos sexos de *Lolliguncula panamensis*. Se muestran los valores de *F* y *P* del análisis de covarianza (ANCOVA). CI, intervalo de confianza.

Sex	<i>a</i>	<i>b</i> ± CI 95%	<i>R</i> ²	<i>P</i> for <i>t</i> test (<i>b</i>)	<i>F</i> (ANCOVA)	<i>P</i> (ANCOVA)
Females	0.000473	2.59 ± 0.07	0.984	0.002		
Males	0.000690	2.50 ± 0.20	0.951	0.002		
Both	0.000464	2.59 ± 0.08	0.967	0.001	4.050	0.006

that they can mature at ML sizes between 70.4 and 72.4 mm (Fig. 4f).

Gonad stage frequencies showed that, in CLs the immature stages (I and II) were the most frequent in both sexes (males, 44.5% and 41.6%; females, 61.3% and 20.9%, respectively), with a smaller proportion of males and females in the mature stages (III and IV) (Fig. 5a, Table 2). In CF both sexes had the smallest proportion of immature organisms, with a large proportion of males and females (49.0% and 58.0%, respectively) in the mature stage (III) (Fig. 5b, Table 2).

Sex ratio, juveniles, and adults

The sex ratio observed during the study period was 1.7F:1.0M, which is significantly different ($\chi^2 = 319.6$, $P < 0.05$) when compared with the hypothetical value of 4.0F:1.0M (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Comparisons by system, sex, and gonadal stages showed differences in most of the combinations ($P < 0.05$). In general, females were more abundant than males, but when comparing mature females against immature males in CLs (0.3F:1.0M), immature males were more abundant (Table 2). Abundances of juveniles and adults by system are shown in Table 3. The χ^2 test showed that juveniles were dominant in relation to adults in CLs, both for the population as a whole ($\chi^2 = 39.3$, $P < 0.05$) and for females ($\chi^2 = 28.2$, $P < 0.05$) and males ($\chi^2 = 11.5$, $P < 0.05$) separately. In CF, differences were observed for the population ($\chi^2 = 44.9$, $P < 0.05$), females ($\chi^2 = 6.9$, $P < 0.05$), and males ($\chi^2 = 57.8$, $P < 0.05$). Therefore, the number of juveniles in both ecosystems is significantly higher than the number of adults.

DISCUSSION

Squid of the family Loliginidae are found in tropical, temperate, and subpolar waters, mainly on the continental margins (Brakoniecki 1986, Vecchione and Young 1998, Anderson 2000, Jereb et al. 2010, Alejo-Plata et al. 2015). There are 2 species of loliginids reported to inhabit estuaries, coastal lagoons, and bays: *Lolliguncula brevis* and *Uroteuthis noctiluca* (Jereb et al. 2010). The present study reports the

encontraron diferencias ($P < 0.05$) en la mayoría de las combinaciones. En general, las hembras fueron más abundantes que los machos, pero al comparar hembras maduras contra machos inmaduros en las LC (0.3H:1.0M), los machos inmaduros fueron más abundantes (Tabla 2). Las abundancias de juveniles y adultos por sistema se muestran en la Tabla 3. La prueba χ^2 mostró que los juveniles fueron dominantes en relación con los adultos en las LC, tanto para la población ($\chi^2 = 39.3$, $P < 0.05$) como para las hembras ($\chi^2 = 28.2$, $P < 0.05$) y los machos ($\chi^2 = 11.5$, $P < 0.05$) por separado. En el FC, se observaron diferencias para la población ($\chi^2 = 44.9$, $P < 0.05$), las hembras ($\chi^2 = 6.9$, $P < 0.05$) y los machos ($\chi^2 = 57.8$, $P < 0.05$). Por lo tanto, la cantidad de juveniles en ambos ecosistemas es significativamente mayor que la cantidad de adultos.

DISCUSIÓN

Los calamares de la familia Loliginidae se encuentran en aguas tropicales, templadas y subpolares, principalmente en los márgenes continentales (Brakoniecki 1986, Vecchione y Young 1998, Anderson 2000, Jereb et al. 2010, Alejo-Plata et al. 2015). Se han reportado 2 especies de loliginidos que habitan estuarios, lagunas costeras y bahías: *Lolliguncula brevis* y *Uroteuthis noctiluca* (Jereb et al. 2010). En la presente investigación, se reporta el primer registro de *L. panamensis* en los sistemas lagunares del golfo de California (GC). En su área de distribución conocida, se había documentado la presencia de *L. panamensis* en aguas marinas de entre 7 y 180 m de profundidad (Fischer et al. 1995, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Considerando que *L. panamensis* es especie residente del GC, es pertinente analizar su importancia en los diferentes sistemas del golfo, como los FC y las LC, definiendo y entendiendo sus procesos biológicos.

En el presente trabajo, el número de individuos de *L. panamensis* encontrados fue mayor en los FC ($n = 1,687$), en comparación con las LC ($n = 667$). Esta diferencia se puede atribuir a un mayor esfuerzo de muestreo y, por lo tanto, no es representativo realizar una comparación de abundancias entre los sistemas. En los FC, donde los lances de captura fueron

first record of *L. panamensis* in the lagoon systems of the Gulf of California (GC). In its known distribution range, *L. panamensis* has been documented in marine waters between 7 and 180 m depth (Fischer et al. 1995, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Considering that *L. panamensis* is a resident species in the GC, it is pertinent to analyze its importance in the different systems within the gulf, such as CFs and CLs, by defining and understanding its biological processes.

In the present study, the number of *L. panamensis* individuals found in CFs ($n = 1,687$) was higher than that found in CLs ($n = 667$). This difference can be attributed to a higher sampling effort, and comparing abundances between systems is therefore meaningless. In the CFs, where the number of sets was higher, surveys were carried out in August 2014; May, November, and December 2015; May, June, and October 2016; and May 2017. On the other hand, in CLs, the sets were made in May 2014; March, April, and July 2015; and April, May, and June 2016. Three cruises used trawling nets and 1 cruise used both beach seine nets and jigs. The Kruskal–Wallis analysis indicated that there were no differences in MLs between fishing gears. Different fishing gears allowed us to record ML sizes from 9 to 125 mm; for the Panama brief squid, previous works had reported individuals with ML sizes from 29 to 120 mm (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). If we were to make comparisons between the fishing gears used in this work, we would detect a bias in the sizes of the organisms, the number of individuals by sex, and the gonadal maturity stages because of gear selectivity.

The presence of *L. panamensis* in CLs suggests that the species is a plastic organism, meaning that it has the ability to adapt to environmental changes, which has been reported for other squids (Pecl et al. 2004, Nevárez-Martínez et al. 2006). In the lagoon systems where the squid were collected, temperature ranges between 14.2 and 33.9 °C and salinity ranges between 26.8 and 42.3 (Romero-Sedano et al. 2004,

mayores, se realizaron muestreos en agosto de 2014; mayo, noviembre y diciembre de 2015; mayo, junio y octubre de 2016; y mayo de 2017. En cambio, en las LC, los lances se realizaron en mayo de 2014; marzo, abril y julio de 2015; y abril, mayo y junio de 2016. En 3 de los cruceros se utilizaron redes de arrastre y en un mismo crucero se empleó red de cuchara y potera. El análisis de Kruskal–Wallis indicó que no hubo diferencias en las LM entre artes de pesca. Las diferentes artes de pesca permitieron registrar tallas de 9 a 125 mm de LM, y en el caso del calamar dedal, se había reportado individuos de 29 a 120 mm de LM (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Si comparáramos entre las artes de pesca empleadas en este trabajo, por efecto de la selectividad del arte, se podría detectar un sesgo en las tallas de los organismos, en el número de individuos por sexo y en los estadios gonadales.

La presencia de *L. panamensis* en las LC sugiere que es un organismo plástico, es decir, que tiene la capacidad de adaptarse a cambios ambientales, lo cual ha sido reportado para otros calamares (Pecl et al. 2004, Nevárez-Martínez et al. 2006). Los sistemas lagunares donde fueron recolectados los calamares presentan un intervalo de temperatura de 14.2 a 33.9 °C y un amplio intervalo de salinidad que varía de 26.8 a 42.3 (Romero-Sedano et al. 2004, Padilla-Serrato et al. 2017, Ruiz-Ruiz 2017). Por tanto, podemos considerar que los intervalos de temperatura y salinidad que tolera *L. panamensis* son más amplios que lo reportado (21–27 °C de temperatura y 15–23 de salinidad) (Jereb et al. 2010, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). En general, la salinidad, la temperatura y la profundidad son factores que están asociados a los procesos migratorios de los calamares (Herke y Foltz 2002). Sin embargo, su abundancia y distribución espacial en estuarios (lagunas costeras) están fuertemente relacionadas con las altas salinidades y la estructura del hábitat (Rodrigues y Gasalla 2008). Esto explicaría la presencia de *L. panamensis* en las lagunas de Sonora, donde las altas salinidades, reportadas la

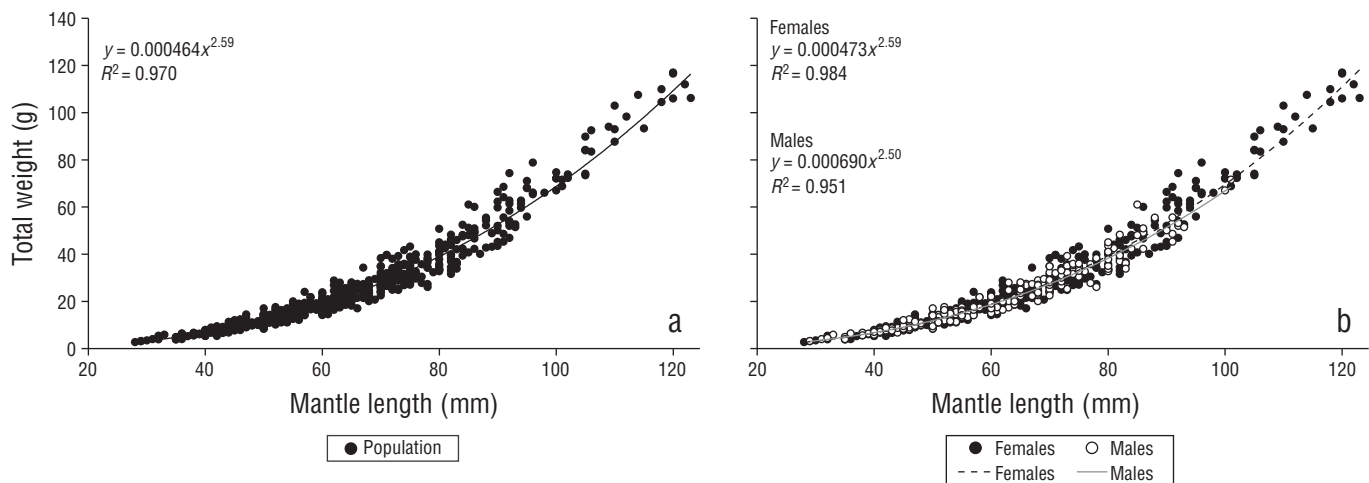


Figure 3. Mantle length–total weight relationship for *Lolliguncula panamensis* in the Gulf of California.

Figure 3. Relación longitud de manto/peso total para *Lolliguncula panamensis* en el golfo de California.

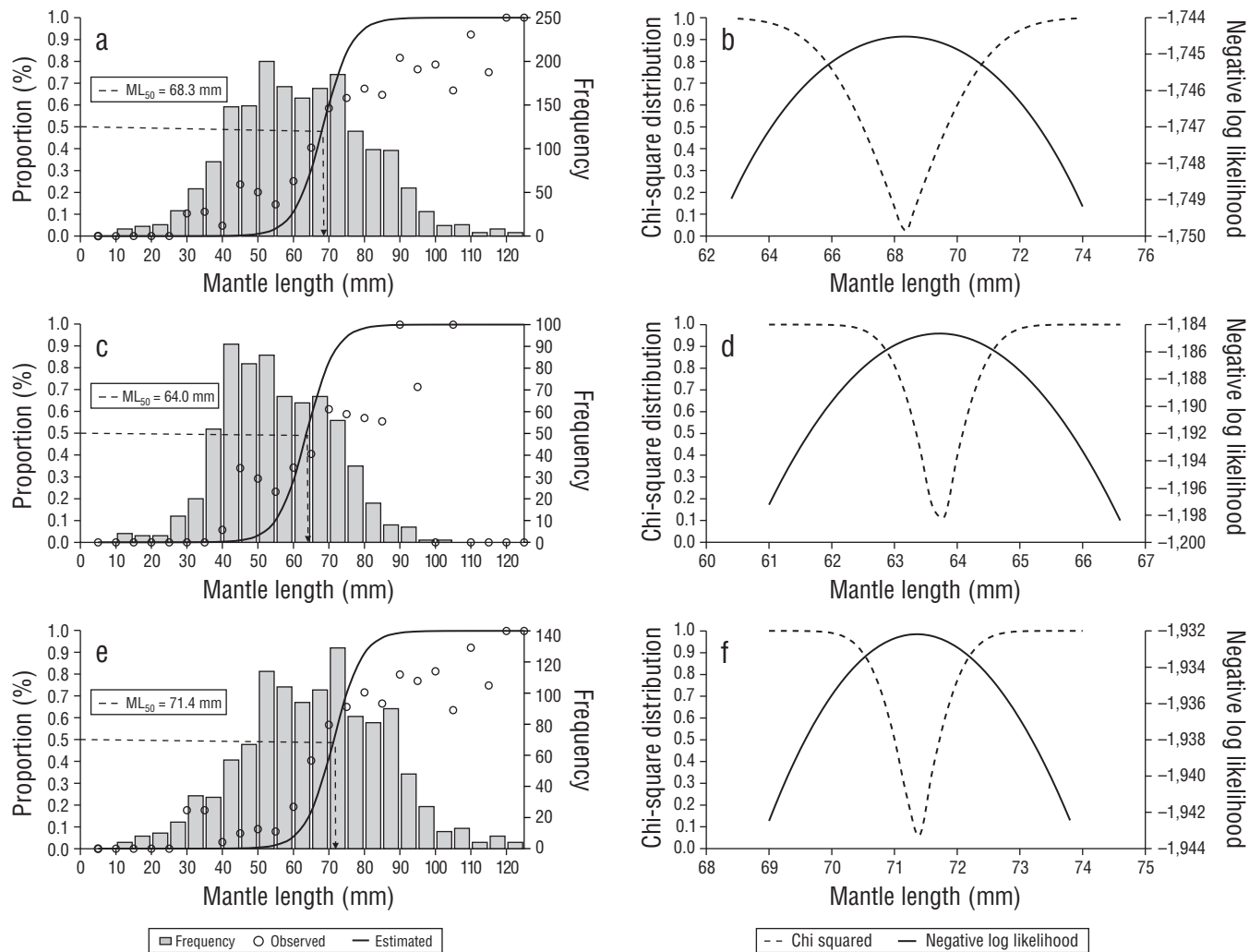


Figure 4. Mean size at first maturity (ML_{50}) and likelihood profiles for *Lolliguncula panamensis*: (a, b) population, (c, d) males (♂), and (e, f) females (♀).

Figura 4. Talla promedio de primera madurez (ML_{50}) y perfiles de verosimilitud para *Lolliguncula panamensis*: (a, b) población, (c, d) machos (♂) y (e, f) hembras (♀).

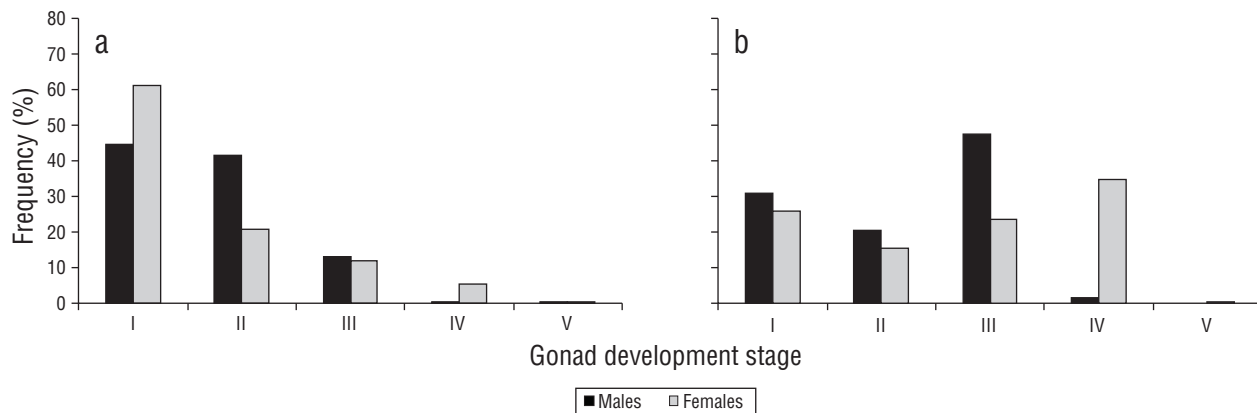


Figure 5. Frequency of gonadal stages in *Lolliguncula panamensis* from coastal lagoons (a) and coastal fronts (b).

Figura 5. Proporción de los estadios gonadales de *Lolliguncula panamensis* proveniente de lagunas costeras (a) y frentes costeros (b).

Padilla-Serrato et al. 2017, Ruiz-Ruiz 2017). Therefore, we can ponder that the temperature and salinity ranges tolerated by *L. panamensis* are broader than those previously reported (temperatures of 21–27 °C and salinities of 15–23) (Jereb et al. 2010, Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). In general salinity, temperature, and depth are associated with squid migratory processes (Herke and Foltz 2002). However, their abundance and spatial distribution in estuaries (coastal lagoons) are strongly related to high salinities and habitat structure (Rodrigues and Gasalla 2008). This would explain the presence of *L. panamensis* in Sonora lagoons, where high salinities, reported most of the year, create suitable conditions for this species to inhabit these ecosystems.

Size structure

In loliginid squids like *Loligo gahi* (d’Orbigny, 1835), *Loligo sanpaulensis* (Brakoniecki, 1984), and *Loligo plei* (Blainville, 1823), size structure differences between females and males have been considered a form of sexual dimorphism (Pineda et al. 1998b, Alvarez-Perez et al. 2002), with males reaching larger sizes than females. In our study we found that females are the ones that reach the larger sizes. This difference is attributed to the fact that females maximize their reproductive success (ability to develop and store oocytes) at larger sizes, whereas males obtain success at shorter lengths, since they can transfer spermatophores to several females (Emery et al. 2001).

Boyle and Rodhouse (2005) attributed size differences between sexes to the fact that females need to be larger for ovary development during sexual maturity. The present study confirms the same behavior in *L. panamensis*, where females reached maturity at 71.4 mm ML, and males at 64.0 mm ML. Pineda et al. (1998a) observed that for *Loligo sanpaulensis* gonadal maturity in males increases as they grow but maturation in females is slow and changes abruptly with respect to growth upon reaching 60 mm ML. Collins et al. (1995) associated size differences between sexes in loliginid squid with a differential distribution during the reproductive period or with the mortality of females after spawning and of males after copulation.

Biometric relationships

The ML–TW relationship between *L. panamensis* females and males was significantly different. This difference is a response to the smaller sizes of males, the low number of individuals measuring >60 mm ML, and the heavier weight of females as their ovaries make up 50% of their weight (Arizmendi-Rodríguez 2010). The negative allometry observed in *L. panamensis* indicates that it first increases its size in length and then in weight. Squires and Barragan (1979) observed this type of growth in *L. panamensis* on the Pacific coast of Colombia, with values of $b = 2.72$ for females and $b = 2.69$ for males, and they emphasized that this coefficient

Table 2. Sex ratio for the Panama brief squid by combination of gonadal stages: general (G), coastal front (CF), coastal lagoon (CL), CF and immature individuals (CFINM), CF and mature individuals (CFMAT), CF and mature females and immature males (CFMFIM), CF and immature females and mature males (CFIFMM), CL and immature individuals (CLINM), CL and mature individuals (CLMAT), CL and mature females and immature males (CLMFIM), and CL and immature females and mature males (CLIFMM).

Tabla 2. Proporción sexual del calamar dedal por combinación de estadios gonadales: general (G), frente costero (CF), laguna costera (CL), CF e individuos inmaduros (CFINM), CF e individuos maduros (CFMAT), CF y hembras maduras y machos inmaduros (CFMFIM), CF y hembras inmaduras y machos maduros (CFIFMM), CL e individuos inmaduros (CLINM), CL e individuos maduros (CLMAT), CL y hembras maduras y machos inmaduros (CLMFIM) y CL y hembras inmaduras y machos maduros (CLIFMM).

Comparison	Females	Males	Probability	Ratio (F:M)
G	1,144	677	<0.05*	1.7
CF	746	433	<0.05*	1.7
CL	398	245	<0.05*	1.6
CFINM	308	221	<0.05*	1.4
CFMAT	438	212	<0.05*	2.1
CFMFIM	438	221	<0.05*	2.0
CFIFMM	308	212	<0.05*	1.5
CLINM	327	211	<0.05*	1.5
CLMAT	71	34	<0.05*	2.1
CLMFIM	71	211	<0.05*	0.3
CLIFMM	327	34	<0.05*	9.6

* Significant difference

mayor parte del año, crean condiciones adecuadas para que esta especie se distribuya en estos ecosistemas.

Estructura de tallas

En calamares loliginidos como *Loligo gahi* (d’Orbigny, 1835), *Loligo sanpaulensis* (Brakoniecki, 1984) y *Loligo plei* (Blainville, 1823), las diferencias en la estructura de tallas entre hembras y machos se han considerado como dimorfismo sexual (Pineda et al. 1998b, Alvarez-Perez et al. 2002), donde los machos alcanzan mayores tallas que las hembras. En nuestra investigación encontramos que las hembras son las que alcanzan las mayores tallas. Esta diferencia se atribuye a que las hembras maximizan su éxito reproductivo (capacidad para desarrollar y alojar ovocitos) a tallas más grandes, mientras que los machos obtienen el éxito a longitudes menores, puesto que pueden parchar a varias hembras (Emery et al. 2001).

Boyle y Rodhouse (2005) mencionaron que las diferencias en talla entre sexos se deben a que las hembras necesitan ser más grandes para el desarrollo del ovario durante

is higher in females because of the larger size of its reproductive apparatus compared with that of males. In the present study females showed a value of $b = 2.59$ and males a value of $b = 2.50$; allometric coefficient values under 2.70 are characteristic of neritic squids of the family Lolliginade and are associated with their migratory patterns in the water column (Flores and Garland 2002). Differences in b values between sexes are associated with size at maturity and the maturation process, which was observed for *L. panamensis* on the Pacific coast of southern Mexico (Guzmán-Intzin et al. 2020).

Reproductive aspects

The pattern in ML_{50} by sex observed in the present study indicated that females reach maturity at larger lengths (71.4 mm ML) than males (64.0 mm ML), which is consistent with that reported by Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a). Alejo-Plata et al. (2016) also reported that mature *L. argus* males were smaller than females. The larger the ML_{50} , the greater the capacity of females to store oocytes (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a); in addition, the ability of females to store spermatophores at immature stages increases their reproductive success (Hanlon and Messenger 1996), and this has a positive impact on the reproductive potential of the population (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a).

The difference in ML_{50} between sexes allows males to copulate with several females for longer periods (Boyle and Rodhouse 2005). In this study, the smallest mature male measured 40 mm ML and 64 mm ML_{50} , indicating that males well below the ML_{50} were already copulating. Copulation leads to physiological wear, which causes males to die because they are unable to hunt their prey (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b).

In CLs, individuals of both sexes were immature. In CFs, mature individuals were predominant and females were the most abundant. Our results suggest that individuals carry on their reproductive events (i.e., courtship, mating, or spawning) mainly in CFs, whereas they possibly shelter and grow in CLs. This behavior is consistent with that reported by Roper et al. (1995), who mentioned that mature *Ommastrephes bartramii* females migrate to coastal waters for reproduction. Giese and Pearse (1974) mentioned that when choosing the spawning

la madurez sexual. Se confirma el mismo comportamiento para *L. panamensis* en el presente estudio, donde las hembras alcanzaron una madurez a los 71.4 mm de LM y los machos a los 64.0 mm de LM. Pineda et al. (1998a) observaron que, para *Loligo sanpaulensis*, la madurez gonadal en los machos aumenta conforme crecen, mientras que en las hembras, la maduración es más lenta y cambia abruptamente con respecto al crecimiento al alcanzar los 60 mm de LM. Collins et al. (1995) asociaron las diferencias en tallas de calamares loliginidos entre sexos a una distribución diferencial, la cual ocurre durante la reproducción, o a la mortalidad de las hembras después del desove y de los machos después de la cópula.

Relaciones biométricas

La relación LM-PT entre hembras y machos de *L. panamensis* fue significativamente diferente. Este comportamiento responde a las tallas menores de los machos y al bajo número de organismos con tallas >60 mm de LM, además del mayor peso que alcanzan las hembras debido a que su ovario representa el 50% de su peso corporal (Arizmendi-Rodríguez 2010). La alometría negativa de *L. panamensis* indica que primeramente crece en longitud y posteriormente aumenta de peso. En la costa colombiana del Pacífico, Squires y Barragan (1979) observaron este tipo de crecimiento en *L. panamensis*, con valores de $b = 2.72$ para hembras y $b = 2.69$ para machos, y enfatizaron que este coeficiente es mayor en hembras debido al mayor tamaño de su aparato reproductor respecto al de los machos. En esta investigación, las hembras presentaron un valor de $b = 2.59$ y los machos un valor de $b = 2.50$; los coeficientes de alometría por debajo de 2.70 son característicos de los calamares neríticos de la familia Lolliginadae y están asociados a sus patrones migratorios en la columna de agua (Flores y Garland 2002). Las diferencias de b entre los sexos están asociadas a las diferencias en la talla de madurez y la maduración, lo cual fue observado para *L. panamensis* en la costa del Pacífico del sur de México (Guzmán-Intzin et al. 2020).

Aspectos reproductivos

El comportamiento de la LM_{50} por sexo observado en el presente estudio indicó que las hembras alcanzan la madurez

Table 3. Number of juvenile and adult organisms in coastal lagoons and coastal fronts.
Tabla 3. Número de organismos juveniles y adultos en lagunas costeras y frentes costeros.

	Coastal lagoons			Coastal fronts		
	Population	Female	Males	Population	Female	Males
Juveniles	401	252	149	704	409	295
Adults	242	146	96	474	337	137
Total	643	398	245	1178	746	432

season, organisms consider food availability and favorable abiotic conditions (light, temperature). Mature Panama brief squid individuals have been documented to make latitudinal migrations in the GC based on food availability (Arizmendi-Rodríguez et al. 2011). Furthermore, it is known that CFs provide protection from predators and are suitable for the fixing of egg capsules released by females when spawning (Sevilla 1977). On the other hand, *Loligo sanpaulensis* has been reported to make northward migrations along the Brazilian shelf in search of spawning, breeding, and feeding areas, which are influenced by the Brazil and Malvinas Currents (Andriquetto and Haimovici 1996). Also, reports on the presence of *Loligo forbesi* egg masses at 507 m depth suggests that the species makes sporadic migrations to the oceanic zone to spawn or that currents detach and drag its eggs to such depths (Lordan and Cassey 1999).

The sex ratio found in the present study (1.7F:1.0M) is similar to that reported for *Loligo plei* by Alvarez-Perez et al. (2002), who attributed the ratio to a copulation event at the time females were spawning or to female migration too. Considering the hypothesis made by these authors, female Panama brief squid not only migrate to copulate, but they also move to other areas for protection, growth, and feeding, events in which the sex ratio is close to 1.0F:1.0 M. This migratory behavior is related to the reproductive potential at the population level, which includes aspects such as ovarian development, maturity size, and sex ratio (Saborido 2004). Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) reported predominance of females over males (4.0F:1.0M) and associated this with the fact that a single male can transfer spermatophores to up to 4 females; however, the results in our study show that the sex ratio in the Panama brief squid inhabiting the CFs and CLs in the GC may vary depending on the event performed by the squid (feeding, growing, seeking shelter, and reproducing) in such a way that it optimizes success in its life cycle.

In our study, a series of combinations were analyzed, and in no case was the ratio 1.0F:1.0M. Females always predominated over males except in the combination of mature females vs immature males in CLs (0.3F:1.0M). The low presence of mature females suggests that females do not inhabit CLs when they are sexually mature; they are found spawning in CFs. In *Loligo vulgaris reynaudii*, females have been observed to migrate to specific areas in CFs before and after spawning (Sauer et al. 1992). On the other hand, with the combination of immature females vs mature males in CLs, the sex ratio was 9.6F:1.0M, which would indicate that mature males in CLs can transfer spermatophores to up to 9 immature females. This reproductive tactic has been reported by Emery et al. (2001), who performed genetic tests on *Loligo forbesi* and found that females had been implanted with spermatophores by up to 4 males; this allowed the authors to prove that the female-biased sex ratio is normal reproductive behavior and that the reproductive success is defined by females.

a longitudes mayores (71.4 mm de LM) en comparación con los machos (64.0 mm de LM), lo cual coincide con lo reportado por Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a). Alejo-Plata et al. (2016) también reportaron que los machos maduros de *L. argus* eran de menor tamaño que las hembras. Una mayor LM₅₀ en las hembras les da mayor capacidad de almacenar ovocitos (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a); además, la habilidad que tienen las hembras para almacenar los espermatóforos estando inmaduras incrementa su éxito reproductivo (Hanlon y Messenger 1996), y esto impacta positivamente el potencial reproductivo de la población (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a).

La diferencia en la LM₅₀ entre sexos permite que los machos copulen durante más tiempo con varias hembras (Boyle y Rodhouse 2005). En este trabajo, se registró al macho maduro más pequeño con una LM de 40 mm y una LM₅₀ de 64 mm, lo que indica que los machos que se encontraban muy por debajo de la LM₅₀ ya estaban copulando. La copulación genera un desgaste fisiológico que propicia que mueran los machos por su incapacidad para cazar a sus presas (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b).

En las LC, los individuos de ambos sexos eran inmaduros. En los FC, predominaron los individuos maduros y las hembras fueron las más abundantes. Los resultados sugieren que los individuos realizan su evento reproductivo (i.e., cortejo, parchado o desove) principalmente en los FC, mientras en las LC posiblemente se resguardan y crecen. Este comportamiento coincide con lo reportado por Roper et al. (1995), quienes mencionaron que las hembras maduras de *Ommastrephes bartramii* migran a aguas costeras para reproducirse. Giese y Pearse (1974) mencionaron que, para la selección de la época de puesta, los organismos consideran la disponibilidad de alimento y condiciones abióticas favorables (luz, temperatura). Se ha documentado que los individuos maduros del calamar dedal en el GC migran latitudinalmente con base en la disponibilidad de alimento (Arizmendi-Rodríguez et al. 2011). Además, se sabe que el FC provee protección de los depredadores y es adecuada para fijar la capsulas de huevos que liberan las hembras al desovar (Sevilla 1977). Por otra parte, se ha reportado que *Loligo sanpaulensis* realiza migraciones hacia el norte a lo largo de la plataforma de Brasil para buscar áreas de desove, crianza y alimentación, las cuales están influenciadas por las corrientes de Brasil y Malvinas (Andriquetto y Haimovici 1996). También, se ha reportado que la presencia de masa de huevos de *Loligo forbesi* a 507 m de profundidad sugiere que la especie realiza migraciones esporádicas a la zona oceánica para desovar, o bien, que las corrientes arrancan y arrastran sus huevos a tales profundidades (Lordan y Cassey 1999).

La proporción sexual encontrada en el presente estudio (1.7H:1.0M) es similar a la reportada para *Loligo plei* por Alvarez-Perez et al. (2002), quienes atribuyeron la proporción a un evento de cópula al momento del desove de la hembra o también a la migración de las hembras. Partiendo de la hipótesis de estos autores, las hembras de calamar

The presence of mature males and immature females in CLs indicates that males only transfer sperm packets to females at these sites and that females later migrate to CFs to mature and spawn as they are capable of storing sperm when they are still immature, a strategy for the reproductive success of the population (Hanlon and Messenger 1996, Pineda et al. 1998a, Boyle and Rodhouse 2005). According to our results, juveniles predominated in CLs and adults in CFs, so we believe that *L. panamensis* can migrate between both ecosystems as juveniles and adults. This is the first study that documents the presence of *L. panamensis* mainly in the CLs of the GC continental margin, with predominance of juvenile males and females.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the National Institute of Fisheries and Aquaculture (INAPESCA, for its acronym in Spanish) for financing the Jumbo squid, Shrimp, Hake, and Small Pelagics programs. JGPS thanks the Investigadoras e Investigadores por Mexico CONACYT program. The authors thank Jennifer Denton-Castillo for her comments on the document.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCES

- Alejo-Plata MC, Cárdenas-Ladrón de Guevara G, Herrera-Galindo JE. 2001. Cefalópodos loliginídeos en la fauna de acompañamiento del camarón. *Ciencia y Mar*. 14:41–46.
- Alejo-Plata MC, Gómez-Márquez JL, Herrera-Galindo JE. 2015. Size, sex and maturity of the squid *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Gulf of Tehuantepec, México. *UNED Research Journal*. 7(1):79–87. <https://doi.org/10.22458/urj.v7i1.867>
- Alejo-Plata MC, Urbano-Alonso B, Ramírez-Castelán IA. 2016. New records and biological data of *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico = Nuevos registros y datos biológicos de *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México. *Lat Am J Aquat Res*. 44(4):855–859. <https://doi.org/10.3856/vol44-issue4-fulltext-22>
- Alvarez-Perez JA, Cordella-de-Aguiar D, Cavalcante-Oliveira U. 2002. Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazilian waters. *Fish Res*. 58(3):267–279. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00397-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00397-6)
- Anderson FE. 2000. Phylogenetic relationships among loliginid squids (Cephalopoda, Myopsida) based on analyses of multiple data sets. *J Linn Soc London, Zool*. 130(4):603–633. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02203.x>
- Andrighetto JM, Haimovici M. 1996. Reproductive cycle of *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazil. *Sci Mar*. 60(4):443–450.
- Arizmendi-Rodríguez DI. 2010. Biología del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* Berry, 1911 (Teuthidae: Loliginidae) en el Golfo de California [dissertation]. [La Paz (Mexico)]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. 91 p.
- dedal no sólo migran para realizar el evento de cópula, sino también se mueven a otras áreas para protegerse, crecer y alimentarse, eventos en los cuales la proporción sexual es cercana a 1.0H:1.0M. Este comportamiento migratorio se relaciona con el potencial reproductivo a nivel poblacional, el cual incluye aspectos como el desarrollo ovárico, la talla de madurez y la proporción sexual (Saborido 2004). Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) reportaron una predominancia de hembras con respecto a machos (4.0H:1.0M) y la asociaron al hecho de que un macho puede parchar hasta a 4 hembras; no obstante, los resultados en este trabajo muestran que la proporción sexual del calamar dedal que habita los FC y las LC del GC puede variar dependiendo del evento que el calamar realice (alimentarse, crecer, protegerse y reproducirse) de tal manera que optimiza su éxito en su ciclo de vida.
- En nuestro estudio se realizaron una serie de combinaciones, y en ningún caso la proporción fue 1.0H:1.0M. Siempre predominaron las hembras con respecto a los machos excepto en la combinación de hembras maduras vs machos inmaduros en las LC (0.3H:1.0M). La baja presencia de hembras maduras sugiere que las hembras no habitan las LC cuando están sexualmente maduras; estas se encuentran en los FC para realizar las puestas (desovar). En *Loligo vulgaris reynaudii* se ha observado que las hembras migran a zonas específicas de los FC antes y después del desove (Sauer et al. 1992). Por otra parte, con la combinación hembras inmaduras vs machos maduros en las LC, la proporción sexual fue de 9.6H:1.0M, lo que indicaría que los machos maduros que están en las LC parchan hasta a 9 hembras inmaduras. Esta táctica reproductiva ha sido reportada por Emery et al. (2001), quienes realizaron pruebas genéticas en *Loligo forbesi* y encontraron que las hembras habían sido parchadas hasta por 4 machos; así, estos autores comprobaron que la proporción sexual cargada a las hembras es un comportamiento reproductivo normal y que las hembras son las que definen el éxito reproductivo.
- La presencia de machos maduros y hembras inmaduras en las LC indica que los machos solo parchan a las hembras en estos sitios y, posteriormente, estas migran a los FC para madurar y desovar, ya que tienen la capacidad de almacenar los espermatozoides estando en estadio inmaduro, una estrategia para el éxito reproductivo en la población (Hanlon y Messenger 1996, Pineda et al. 1998a, Boyle y Rodhouse 2005). De acuerdo con los resultados, los juveniles predominaron en las LC y los adultos en los FC, por lo que consideramos que *L. panamensis* puede realizar migraciones entre ambos ecosistemas como juveniles y adultos. Este es el primer trabajo que documenta la presencia del *L. panamensis*, mayoritariamente, en las LC del margen continental del GC, con una predominancia de machos y hembras juveniles.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura el financiamiento de los programas Calamar gigante,

- Arizmendi-Rodríguez DI, Cruz-Escalona VH, Quiñonez-Velázquez C, Salinas-Zavala CA. 2011. Feeding habits of the Panama brief squid (*Lolliguncula panamensis*) in the Gulf of California, Mexico. *J Fish Aquat Sci.* 6(2):194–201. <https://doi.org/10.3923/jfas.2011.194.201>
- Arizmendi-Rodríguez DI, Rodríguez-Jaramillo C, Quiñonez-Velázquez C, Salinas-Zavala CA. 2012a. Reproductive indicators and gonad development of the Panama Brief squid *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911) in the Gulf of California, Mexico. *J Shellfish Res.* 31(3):817–826. <https://doi.org/10.2983/035.031.0328>
- Arizmendi-Rodríguez DI, Salinas-Zavala CA, Quiñonez-Velázquez C, Mejía-Rebollo A. 2012b. Abundance and distribution of the Panama brief squid, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), in the Gulf of California = Abundancia y distribución del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), en el golfo de California. *Cienc Mar.* 38(1A):31–45. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i1A.1880>
- Boyle P, Rodhouse P. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries.* Oxford (UK): Blackwell Science Ltd. 452 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995310>
- Brakoniecki TF. 1986. A generic revision of the family Loliginidae (Cephalopoda: Myopsida) based primarily on the comparative morphology of the hectocotylus (zoogeography) [dissertation]. [Coral Gables (FL)]: University of Miami. 163 p.
- Collins MA, Burnell GM, Rodhouse PG. 1995. Age and growth of the squid *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. *J Mar Biol Assoc UK.* 75(3):605–620. <https://doi.org/10.1017/S0025315400039047>
- Emery AM, Noble LR, Boyle PR. 2001. Squid family values: multiple paternity of *Loligo forbesi* egg strings examined. *Bull Mar Sci.* 71(2):1119. Poster abstract.
- Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter K, Niem VH. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. FAO, Pacífico centro-oriental. Vol. 2, Vertebrados. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1813 p.
- Flores LA, Garland DE. 2002. Statoliths descriptions and morphometrics and gravimetrics relationship in patagonian squid (*Loligo gahi*) (Cephalopoda: Loliginidae) = Descripción de los estatolitos y relaciones morfométricas y gravimétricas en el calamar patagónico (*Loligo gahi*) (Cephalopoda: Loliginidae). *Rev Biol Mar Oceanogr.* 37(1):15–24. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572002000100004>
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J Appl Ichthyol.* 22(4):241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Giese AC, Pearse JS. 1974. Introduction: General Principles. In: Giese AC, Pearse JS (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates.* Vol 1. New York: Academic Press. (p. 1–49).
- Guzmán-Intzin HA, Alejo-Plata MC, González-Acosta AF, León-Guzmán SS. 2020. Distribution, size and sexual proportion of squid *Lolliguncula panamensis* from Gulf of Tehuantepec, Mexico = Distribución, tallas y proporción sexual del calamar *Lolliguncula panamensis* del Golfo de Tehuantepec, México. *Ecosis Recur Agropec.* 7(1):e2484. <https://doi.org/10.19136/era.a7n1.2484>
- Haddon M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Boca Raton (FL): Chapman and Hall. 406 p.
- Hanlon RT, Messenger JB. 1996. *Cephalopod Behavior.* Cambridge (UK): Cambridge University Press. p. 248. <https://doi.org/10.1017/S0025315400044623>
- Camarón, Merluza y Pelágicos menores. JGPS agradece al programa Investigadoras e Investigadores por México del CONACYT. Los autores agradecen a Jennifer Denton-Castillo sus comentarios al documento.
-
- Herke SW, Foltz DW. 2002. Phylogeography of two squid (*Loligo pealei* and *L. plei*) in the Gulf of Mexico and northwestern Atlantic Ocean. *Mar Biol.* 140(1):103–115. <https://doi.org/10.1007/s002270100680>
- Jereb P, Vecchione M, Roper CF. 2010. Family Loliginidae. In: Jereb P, Roper CF (eds.), *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date.* Vol. 2, Myopsid and oegopsid squids. Species Catalogue for Fishery Purposes, No. 4. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). p. 38–117.
- Lipiński MR, Underhill LG. 1995. Sexual maturation in squid: quantum or continuum? *S Afr J Mar Sci.* 15(1):207–223. <https://doi.org/10.2989/02577619509504844>
- Lordan C, Casey J. 1999. The first evidence of offshore spawning in the squid species *Loligo forbesi*. *J Mar Biol Assoc UK.* 79(2):379–381. <https://doi.org/10.1017/S0025315498000484>
- 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(1–2):38–47. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.02.011>
- Padilla-Serrato J, López-Martínez J, Rodríguez-Romero J, Acevedo-Cervantes A, Galván-Magaña F, Lluch-Cota D. 2017. Changes in fish community structures in a coastal lagoon in the Gulf of California, México. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 52(3):567–579.
- Pecl GT, Moltschaniwskyj NA, Tracey SR, Jordan AR. 2004. Inter-annual plasticity of squid life-history and population structure: ecological and management implications. *Oecologia.* 139:515–524. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1537-z>
- Pineda SE, Brunetti NE, Scarlato NA. 1998a. Calamares loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). In: Boschi EE (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros.* Vol. 2, Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Mar de Plata (Argentina): INIDEP. p. 13–36.
- Pineda SE, Hernández DR, Bruneit NE. 1998b. Statolith comparison of two south-west Atlantic loliginid squid: *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*. *S Afr J Sci.* 20(1):347–354. <https://doi.org/10.2989/025776198784126566>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical Computing. Vienna (Austria): R Core Team. <https://www.R-project.org/>.
- Rodhouse PG. 2005. Recursos mundiales de calamares. In: FAO Documento Técnico de Pesca No. 457. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). p. 194–207.
- Rodrigues AR, Gasalla MA. 2008. Spatial and temporal patterns in size and maturation of *Loligo plei* and *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) in southeastern Brazilian waters, between 23°S and 27°S. *Sci Mar.* 72(4):631–643. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4631>
- Romero-Sedano JC, Aragón-Noriega EA, Manzano-Sarabia MM, Salinas-Zavala CA, García-Juárez AR. 2004. Periodo reproductivo del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) en la laguna costera de Agiabampo, Sonora/Sinaloa, México = Reproductive period of the brown shrimp

- Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) in the Agiabampo coastal lagoon system, Sonora/Sinaloa, Mexico. *Cienc Mar.* 30(3):465–475.
<https://doi.org/10.7773/cm.v30i3.282>
- Roper CFE, Sweeney MJ, Hochberg FG. 1995. Cephalopods. In: Fischer W, Krupp F, Schneider W, Somer., Carpenter KE, Niem VH (eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. 1, Plantas e invertebrados.* Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). p. 305–355.
- Roper CFE, Sweeney MJ, Nauen CE. 1984. Species catalogue. Vol. 3, Cephalopods of the world. An Annotated and illustrated catalogue of species of interest fisheries. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). p. 1–277.
- Rosas-Luis R, Salinas-Zavala CA, Koch V, Del Monte-Luna P, Morales-Zárate MV. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol Model.* 218(1–2):149–161.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.06.036>
- Ruiz-Ruiz TM. 2017. Análisis comparativo de índices de eutrofización en lagunas costeras del estado de Sonora, México [dissertation]. [La Paz (Mexico)]: CIBNOR. 108 p.
- Saborido F. 2004. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos [dissertation]. [Vigo (Spain)]: Universidad de Vigo. Inst. de Invest. Mar. 71 p.
- Sánchez P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Sci Mar.* 67(1):81–90.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2003.67n181>
- Sauer WHH, Smale MJ, Lipinski MR. 1992. The location of spawning grounds, spawning and schooling behaviour of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida) off the eastern Cape coast, South Africa. *Mar Biol.* 114:97–107.
- Sevilla ML. 1977. *Introducción a la Ecología Marina.* Mexico City: Instituto Politécnico Nacional. 220 p.
- Sparre P, Venema SC. 1995. *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I. Manual FAO Doc. Tec. De Pesca. No. 306.1.* Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 440 p.
- Squires HJ, Barragán JH. 1979. *Lolliguncula panamensis* from the Pacific coast of Colombia. *Veliger.* 22(1):67–74.
- Staudinger MD. 2006. Seasonal and size-based predation on two species of squid by four fish predators on the Northwest Atlantic continental shelf. *Fish Bull.* 104:605–615.
- Vecchione M, Young RE. 1998. The Magnapinnidae, a newly discovered family of oceanic squid (Cephalopoda: Oegopsida). *S Afr J Marine Sci.* 20(1):429–437.
<https://doi.org/10.2989/025776198784126340>
- Venzon DJ, Moolgavkar SH. 1988. A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. *Appl Stat.* 37(1):87–94.
<https://doi.org/10.2307/2347496>
- Zar JH. 2014. *Biostatistical Analysis: Pearson New International Edition.* Upper Saddle River (NJ): Pearson Education Limited. 5th ed. 760 p.

*Received 21 April 2020,
 accepted 12 October 2020.*