

Tallas, sexos y madurez del calamar dardo *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México

María del Carmen Alejo-Plata¹, José Luis Gómez-Márquez² & Jorge Eduardo Herrera-Galindo¹

1. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel, Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Pochutla, C.P. 70902, Oaxaca, México; plata@angel.umar.mx, herreraj@angel.umar.mx
2. Universidad Nacional Autónoma de México, Av. 5 de Mayo y Fuerte de Loreto, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa, CP 9020, D.F., México; lgomez@servidor.unam.mx

Recibido 10-VII-2014 • Corregido 01-X-2014 • Aceptado 27-X-2014

ABSTRACT: Size, sex and maturity of the squid *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Gulf of Tehuantepec, México.

There is practically no information on the biology of *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*. We analyzed specimens caught in four shrimp fishing trips in the Gulf of Tehuantepec in 1999-2001, 2004 and 2006. Sexual maturity and gonadosomatic index (GSI) were used as indicators of reproductive activity. A total of 1 200 individuals were captured, 89% female. Females ranged from 35 to 97mm in mantle length (LDM), with a mode at 80mm and weights 2 to 30,9g; males 20,7 to 65mm LDM with a mode at 35-40mm and weights from 0,4 to 12g. Differences in the LDM and the PT between males and females were significant (KS, $p < 0,05$). The sex ratio was 8:1 H:M ($p < 0,05$). The weight-length relationship type is potential for both sexes, with a negative allometric growth. 83% of mature females had high IGS values, in contrast to less than 20% of mature males. The size at first maturity (L_{50}) indicates that males (42,7mm LDM) mature when shorter than females (74,5mm LDM). Maturity, IGS and oceanographic features of the Gulf of Tehuantepec indicate that *L. diomedea* spawn there.

Key words: Squid; shrimp fishing; by catch; Oaxaca.

RESUMEN: Practicamente no hay información de la biología de *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*. Analizamos especímenes capturados en cuatro viajes de pesca de camarón en el Golfo de Tehuantepec durante 1999-2001, 2004 y 2006. La madurez sexual y el índice gonadosomático (IGS) se utilizaron como indicadores de la actividad reproductiva. Se capturaron un total de 1 200 individuos, 89% hembras. Las hembras presentaron un intervalo de tallas de 35 a 97mm LDM, con una moda en 80mm y pesos de 2 a 30,9g; los machos tallas de 20,7 a 65mm LDM con una moda en 35-40 mm y pesos de 0,4 a 12g. Las diferencias en la LDM y el PT entre machos y hembras fueron significativas (K-S, $p < 0,05$). La proporción de sexos fue de 8:1 H:M ($p < 0,05$). La relación peso-talla es de tipo potencial para ambos sexos, con un crecimiento alométrico negativo. 83% de las hembras maduras se encontraron con valores del IGS altos, en contraste con menos del 20% de los machos. La talla de primera madurez (L_{50}) indica que los machos (42,7mm LDM) maduran a longitudes menores que las hembras (74,5mm LDM). La madurez, IGS y las características oceanográficas del Golfo de Tehuantepec indican que *L. diomedea* desova aquí.

Palabras clave: Calamares; pesca camarón; fauna acompañamiento; Oaxaca.

Los calamares de la familia Loliginidae están representados por 47 especies (Jereb, Vecchione & Roper, 2010). *Lolliguncula* (Steenstrup, 1881) es uno de los 10 géneros incluidos en esta familia, comprende las formas más abundantes de calamares en áreas costeras y la plataforma continental en todo el mundo. Los loliginidos son organismos sujetos a explotación pesquera de manera directa o incidental, sus capturas han alcanzado el 9% de la captura mundial de cefalópodos (FAO, 2003).

La distribución geográfica del género *Lolliguncula* se centra en la región de Panamá, con límites tropicales y

subtropicales al norte y sur de las costas de América. El género comprende dos subgéneros y cuatro especies, todas ellas calamares de tamaño pequeño que habitan en aguas costeras cálidas (Vecchione, Brakonieccki, Natsukari & Hanlon, 1998). *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea* (Hoyle, 1904), *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* (Berry, 1911) and *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* (Brakonieccki & Roper, 1985) se localizan en el océano Pacífico Oriental, mientras que *Lolliguncula (Lolliguncula) brevis* (Blainville, 1823) es la única especie del género que se encuentra en el Océano Atlántico Oeste (Jereb et al., 2010).

El estatus taxonómico de las especies del género *Lolliguncula* reportado para el Océano Pacífico Oriental ha sido en gran parte resuelto. Sin embargo se conoce poco de su biología y ecología (Vecchione et al., 2005), con excepción de *L. panamensis* que ha sido estudiada en el Pacífico colombiano (Barragán, 1977a; 1977b; Squires & Barragán, 1979), y el Golfo de California (Arizmendi-Rodríguez, Cruz-Escalona, Quiñones-Velázquez, Salinas-Zavala, 2011; Arizmendi-Rodríguez, Rodríguez-Jaramillo, Quiñones-Velázquez, Salinas-Zavala, 2012; Arizmendi-Rodríguez, Salinas-Zavala, Quiñones-Velázquez, Mejía-Rebollo, 2012).

Los loliginidos forman parte de la captura incidental en la pesquería de arrastre del camarón que opera en aguas costeras tropicales de México (Hernández-Vázquez, 1987; Alejo-Plata, Cerdaneres, Herrera, 2001). En la pesca del camarón en el Golfo de Tehuantepec se captura de manera incidental varias especies de crustáceos, peces y moluscos, dentro de estas el calamar dardo es recurrente y abundante, con un porcentaje en peso de 2 a 4% (Alejo-Plata et al., 2001).

Lolliguncula diomedea ha sido capturada entre los 12 y 135m de profundidad, se distribuye desde Baja California y Golfo de California, México al sur de Perú, es una especie endémica del Pacífico Tropical Oriental (Jereb et al., 2010; Cardoso & Hochberg, 2013). La información biológica y ecológica para este calamar es prácticamente inexistente y no se conoce el impacto de la presión selectiva por la pesquería del camarón; además, es necesario establecer líneas de investigación que aborden de manera detallada los aspectos biológicos básicos de las especies consideradas recursos potenciales. Así, el objetivo de este estudio fue examinar la estructura de tallas, proporción de sexos y madurez de *L. diomedea* durante las temporadas de pesca del camarón 1999-2001, 2004 y 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio: El Golfo de Tehuantepec (14° 30'–16°10'N y 92°25'–98°08'W) es un área tropical del sureste de México con un alto potencial de recursos pesqueros. Transita a lo largo del año por dos temporadas climáticas, una la temporada de lluvias y tormentas tropicales, que comprende de mayo a octubre, que coincide con los meses "cálidos" y la época de estiaje, que abarca de octubre a mayo y coincide con los meses "frescos", y se ubica la temporada de "nortes", los cuales a medida que estos descienden y se intensifican producen eventos de viento muy intensos y de baja altitud sobre el Istmo de Tehuantepec, que se dirigen en pulsos intermitentes de

gran intensidad hacia el océano Pacífico, provocando lo que localmente se conoce como Tehuanos, que inducen surgencias costeras en el Golfo de Tehuantepec (González-Silveira, Santamaría del Ángel, Millán-Núñez & Manzo-Monroy, 2004).

Trabajo e información de campo: La captura de camarón en altamar se realiza en la zona 90 de pesca, se sitúa entre Punta Chipehua (16°10'N y 98°08'W) en Salina Cruz, Oaxaca y Puerto Chiapas (14° 30'N y 92°25'W) en Chiapas (Reyna-Cabrera & Ramos-Cruz, 1998). Se realizaron cinco viajes de pesca abordo del B/M UMAR (octubre-noviembre 1999; febrero-marzo 2000; octubre-noviembre 2000; enero-febrero 2001; noviembre 2006). El B/M UMAR fue equipado con red de arrastre camaronesa (27.4m en relinga superior con luz de maya de 57,1mm en el cuerpo y 33,9mm en el copo; tablas de madera de 25,4 X 152,4cm). Se efectuaron 350 lances a profundidades entre 16 y 56m, los arrastres tuvieron una duración de 1hr a una velocidad aproximada de 2 nudos.

La captura de cada arrastre se colocó sobre la cubierta del barco y se recolectó al azar una muestra de 40-50kg. Los organismos de la muestra se separaron en grupos taxonómicos (peces, crustáceos, equinodermos, moluscos), mismos que se colocaron por separado en bolsas de plástico y se mantuvieron en congelación hasta su procesamiento.

En el laboratorio los ejemplares de *L. diomedea* fueron identificados hasta el nivel de especie empleando los caracteres diagnósticos de Roper, Sweeney y Hochberg (1995).

Las mediciones (en mm) e índices usadas en este trabajo fueron definidas por Roper y Voss (1983): longitud dorsal del manto (LDM); índice ancho del manto (IAM); índice de la longitud de la aleta (ILA); índice ancho de la aleta (IAA) y el índices de la longitud del brazo hectocotilizado (ILH).

A cada organismo se registró el peso total (PT, $\pm 0,1g$). En hembras la madurez fue determinada por la presencia de ovocitos maduros en el ovario y a lo largo de la glándula nidamental; en machos por la presencia de espermatozoides. Los cambios ontogénicos en la morfología del cuerpo y el desarrollo del hectocotilo fueron documentados. Para clasificar los estadios de madurez se utilizó un sistema simplificado de la escala de madurez para calamares: inmaduros, madurando, maduros y desovados (Lipinski & Underhill, 1995).

Estructura de tallas y relación LDM-Peso: La estructura por tallas y pesos se analizó por sexo, agrupando la LDM en intervalos de 5mm y el PT en intervalos de 1g. Se evaluó la normalidad de las distribuciones de ambas variables con una prueba Shapiro-Wilk, y las diferencias

en talla y peso se evaluaron con la prueba Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999).

El modelo $PT=aLDM^b$ fue usado para analizar datos de longitud y peso (a = pendiente, b = intercepto), se consideró a hembras y machos por separado. La prueba T de Student fue usada para aceptar (o rechazar) la hipótesis de crecimiento isométrico (Pauly, 1984)

Proporción de sexos y madurez La proporción de sexos estuvo basada en la razón hembras/machos (H:M) de la muestra analizada. Se utilizó el análisis de Chi cuadrada ($\chi^2_{0,05,1}=3,841$) para determinar si la proporción de sexos por intervalo de longitud y por mes se desviaba de la relación 1:1 (Zar, 1999).

El índice gonadosomático (IGS) se estimó de acuerdo a Sauer, Melo y de Wet (1999):

$$IGS = 100 \times P \ G/PT$$

IGS, índice gonadosomático; PG, peso de la gónada (hembras, peso ovario; machos, peso complejo espermatofórico).

Con los organismos en estado de madurez III, IV y V se estimó la talla promedio de primera madurez. La longitud a la cual el 50% de todos los especímenes fueron sexualmente maduros (L_{50}) fue estimada para machos y hembras por separado usando la función logística (Haddon, 2001):

$$Mf = \frac{1}{1 + e^{-a(Li-b)}}$$

Donde Mf es la fracción de calamares maduros; L_i es LDM; a es la pendiente de la curva que describe la tasa de cambio en Mf y $b=L_{50}$.

Se han depositado especímenes de referencia en la colección de cefalópodos de la Universidad del Mar (CEPHA 0112).

RESULTADOS

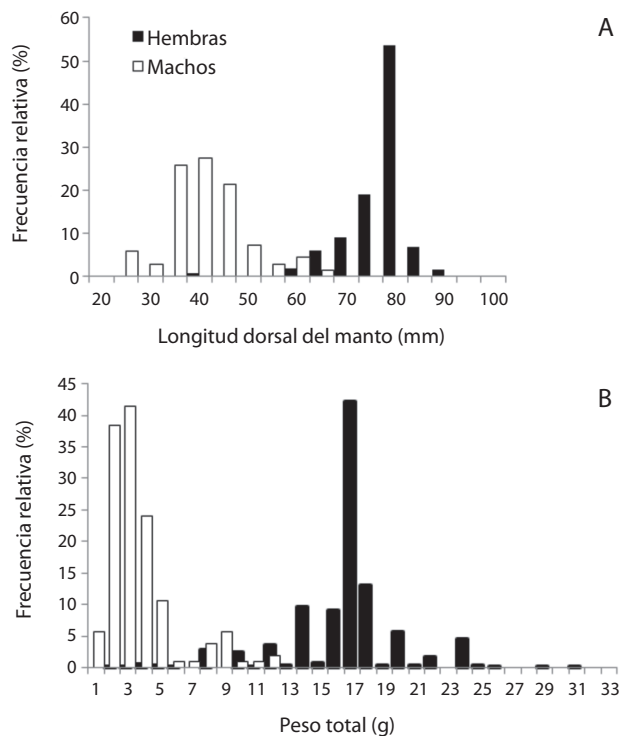
Estructura de tallas y relación LDM-Peso: Se obtuvieron 28 lances positivos de calamar dardo (8% del total de lances). Se registraron 1 065 hembras (89%) en un intervalo de tallas de 35 a 97mm LDM (Media=74,66mm, DE=6,99mm), pesos de 2 a 30,9g (Media=16,53g, DE=3,55g); 135 machos (11%) en el intervalo de 20,7 a

65mm LDM (Media=38,99mm, DE=8,54mm), pesos de 0,4 a 12g (Media=4,45g, DE=2,71g).

En hembras se observó una moda en 80mm y en machos en 35-40mm LDM. Las hembras fueron más abundantes a tallas >60mm y los machos a tallas menores a 60mm (Fig. 1A). En lo que corresponde al peso, las hembras presentaron una distribución normal en su estructura, a diferencia de los machos cuyos valores tendieron a agruparse en los pesos <15g (Fig. 1B). Las diferencias en la LDM y el PT entre machos y hembras fueron significativas (K-S, $p<0,05$). Las tallas observadas, indican que *L. diomedae* es capturado por las redes de arrastre de camarón en longitudes a partir 20,7mm en machos y 35mm LDM en hembras.

La relación LDM-Peso es de tipo potencial para hembras y machos y en ambos casos se determinó un crecimiento alométrico negativo: machos, $PT=0,0014LDM^{2,0268}$, $r^2=0,8121$; hembras, $PT=0,001LDM^{2,2595}$, $r^2=0,81$.

Proporción de sexos y madurez: Durante las temporadas de pesca evaluadas se observó predominancia de las hembras, la proporción de sexos fue de 8:1 H:M ($p<0,05$). Con respecto a la talla se observó diferencias en la proporción de sexos, a $LDM<60mm$ la proporción



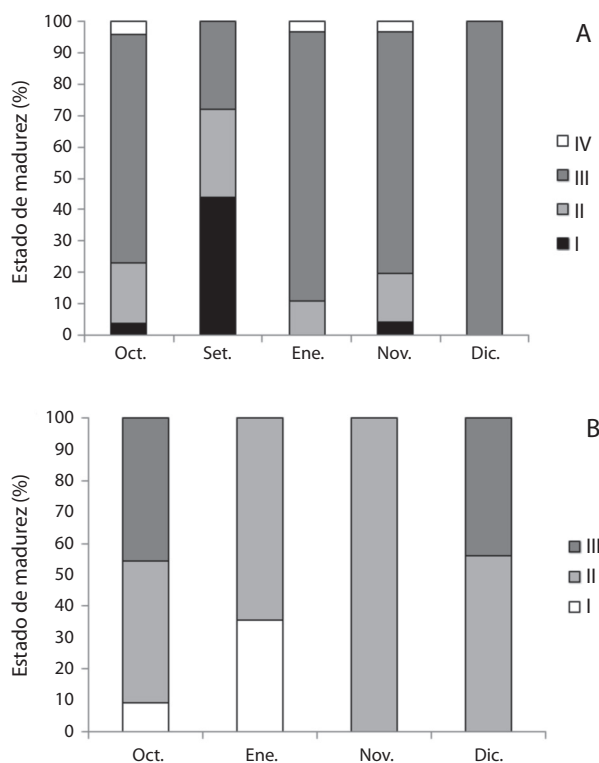


Fig. 2. Variación del desarrollo gonadal en hembras (A) y machos (B) de *L. diomedae* en el Golfo de Tehuantepec.

de sexos fue 3:1 M:H ($\chi^2=47,15$; $p<0,05$) y a tallas mayores a los 60 mm las hembras fueron significativamente más numerosas ($\chi^2=1018,02$; $p<0,05$).

Del total de hembras capturadas 83% se encontraron maduras y <5% inmaduras; respecto a los machos <20% se encontraron maduros y 60% en desarrollo (Fig. 2). El IGS se estimó de 8,5 a 82,3 en hembras (Fig. 3) y de 0,01 a 0,1 en machos. Estas diferencias en los valores se deben al sistema reproductor más grande y pesado en las hembras.

La talla estimada a la madurez sexual (L_{50}) en hembras fue de 74,5mm, y 42,7mm LDM en machos (Fig. 4).

Lolliguncula diomedae presentó un marcado dimorfismo sexual en todas las tallas observadas, las hembras tienen el cuerpo más grande, los brazos relativamente más cortos y aletas 30% más grandes que los machos (Cuadro 1).

Patrón de crecimiento en machos. En organismos jóvenes el manto es más delgado y menos robusto que en adultos; el tentáculo y maza tentacular bien desarrollados; las aletas son débiles. En organismos mayores a 50mm de LDM las aletas se tornan más fuertes y robustas (Fig. 5). A partir de 25mm de LDM ambos brazos del par IV inician la hectocotilización, el brazo izquierdo se va alargando conforme el organismo se va desarrollando; el

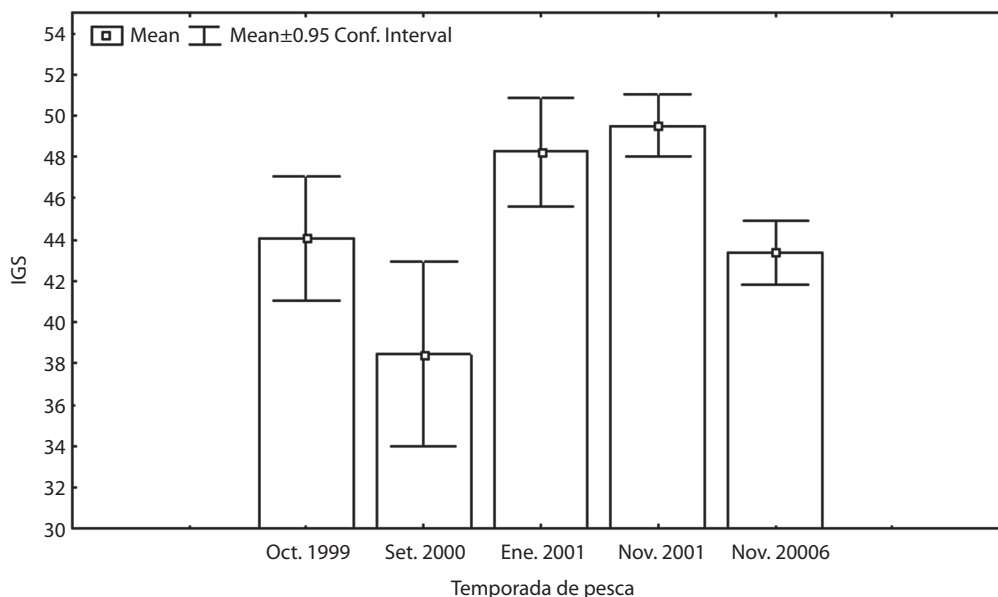


Fig. 3. Índice gonadosomático (IGS) para hembras de *L. diomedae* por temporada de pesca de camarón en el Golfo de Tehuantepec.

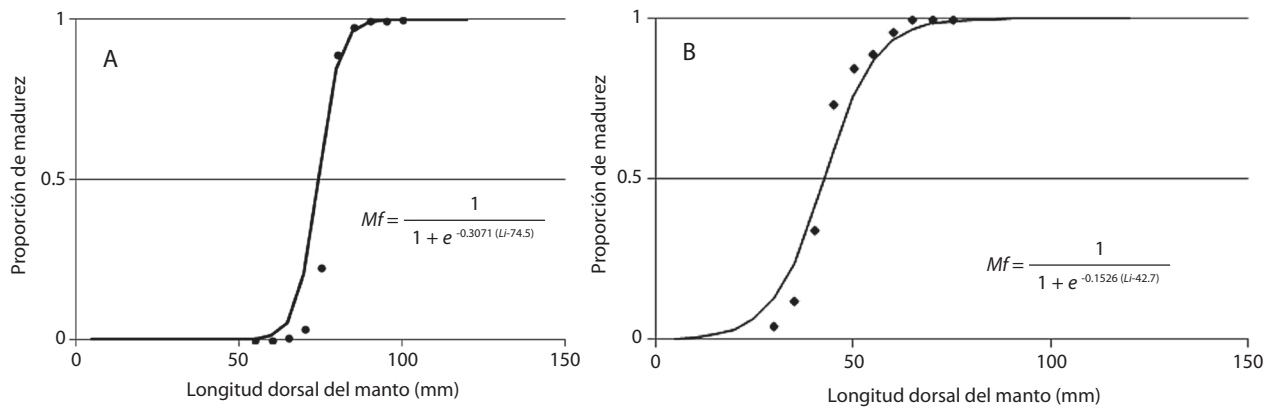


Fig. 4. Talla a la primera madurez (L50) en hembras (A) y machos (B) de *L. diomedea* en el Golfo de Tehuantepec durante 1999 a 2006.

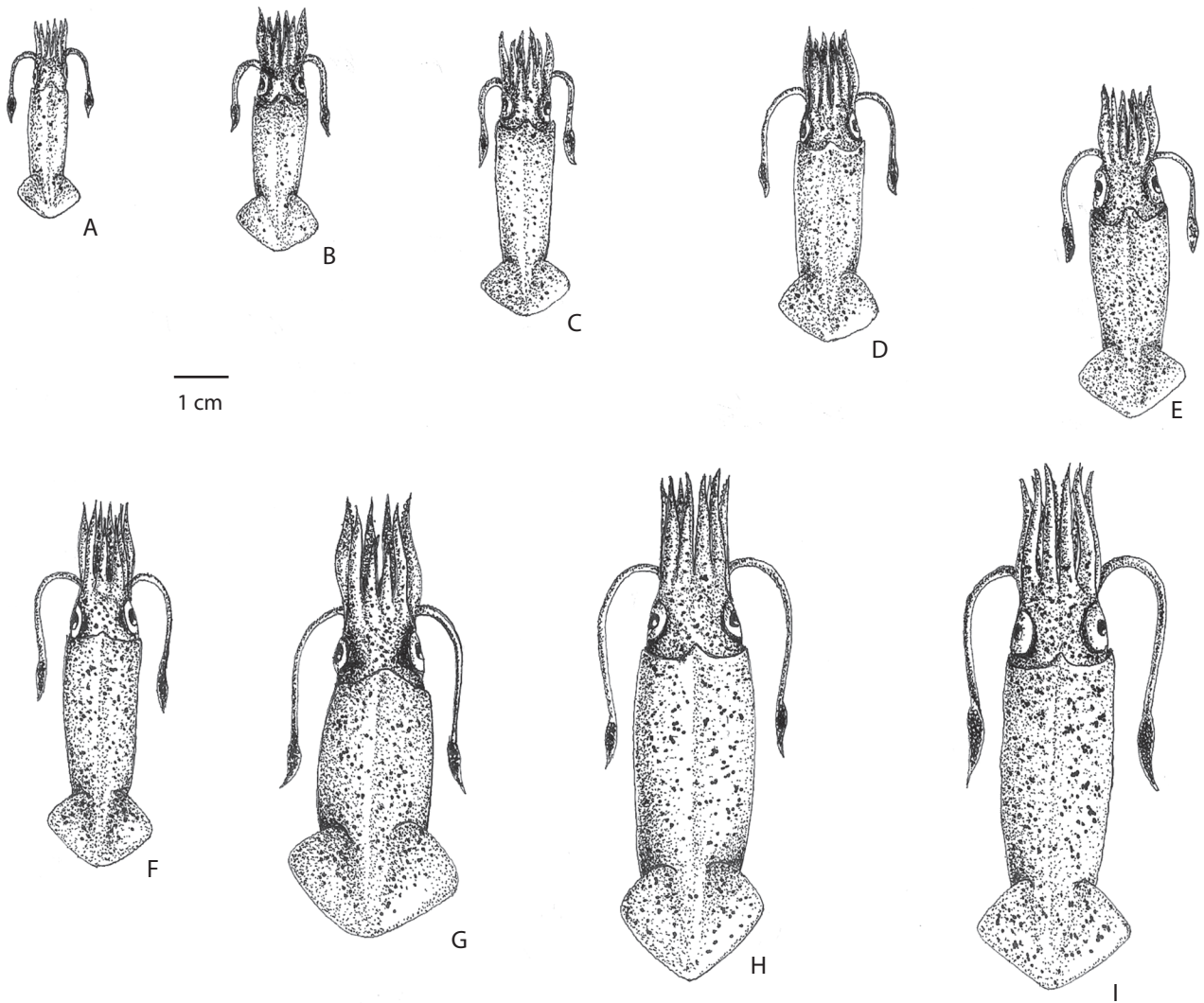


Fig. 5. Fases de desarrollo de machos de *L. diomedea*, los organismos se encuentran representados en su tamaño original.

CUADRO 1
Mediciones e índices de proporción corporal
de *Lolliguncula diomedea*

Carácter	Machos	Hembras
Número de individuos	37	127
LDM (mm)	36,3 (21,7-44,8)	65,4 (36,5-82,5)
IAM	27,0 (33,2-29,5)	23,0 (24,8-27,7)
ILA	29,2 (31,3-32,2)	30,1 (27,1-35,5)
IAA	40,0 (27,2-41,3)	44,4 (44,1-44,6)
ILH	70,4 (36,4-94,6)	

LDM= Longitud dorsal del manto, IAM=índice del ancho del manto, ILA= índice de la longitud de la aleta, IAA=índice ancho de la aleta, ILH= índice de la longitud del brazo hectocotilizado.

número de ventosas en la parte basal se incrementa y los pedúnculos de las ventosas se transforman en papilas, al final de la hectocotilización el brazo asemeja una fusta

(Fig. 6). Los organismos jóvenes siguen los mismos patrones de pigmentación que los adultos.

DISCUSIÓN

Lolliguncula diomedea presentó un crecimiento mayor en longitud que en peso para ambos sexos. La estructura por tallas y pesos mostró que las hembras son más pesadas a tallas grandes, estas diferencias en el crecimiento se pueden explicar por el rápido desarrollo del ovario durante la madurez sexual, como ha sido observado en otras especies de calamares (Boyle & Rodhouse, 2005). Las tallas registradas en este estudio (20,7 a 65mm, machos; 35 a 97mm LDM, hembras) son similares a los datos reportados por Sánchez (2003) para la costa del Pacífico mexicano, pero son menores a las tallas observadas por Cardoso & Hochberg (2013) en organismos recolectados en la captura incidental de la pesquería

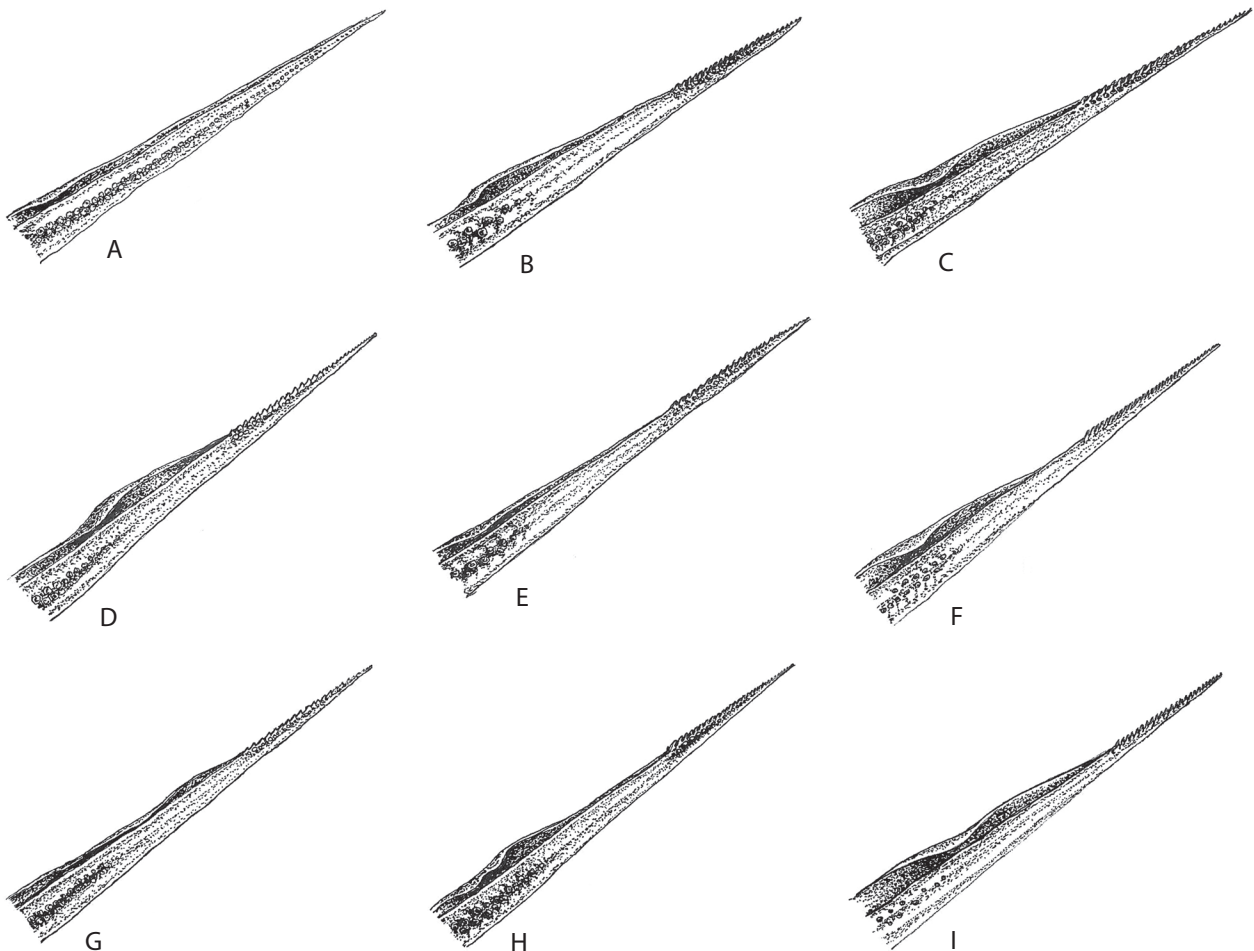


Fig. 6. Desarrollo del hectocotilo en machos de *L. diomedea*; los hectocotilos pertenecen a los organismos representados en la figura 5. A) 8mm, B) 16mm, C) 21mm, D) 25mm, E) 37mm, F) 38mm, G) 39mm, H) 43mm, I) 49mm de LDM.

de langostino en aguas de Perú (51,1-75,6mm, machos; 57,0-114,2mm LDM, hembras). Al respecto Farías et al. (2009) mencionan que las especies de cefalópodos en aguas frías son metabólicamente más eficientes que las especies tropicales. Esto posiblemente pueda explicar las tallas más grandes en Perú donde las aguas son frías con temperatura superficial del mar (TSM) de 16°C, y sólo en la porción norte en la frontera con Ecuador se alcanzan temperaturas de 23 a 28°C. En contraparte con el Golfo de Tehuantepec una zona tropical, donde la TSM mensual promedio se encuentra por arriba de los 26°C todo el año (Magaña, Pérez, Vázquez, Carrisoza & Pérez, 1999).

La proporción de sexos 3:1 H:M es una particularidad de la familia Loliginidae (Vecchione et al., 1998). Para *L. diomedea* en aguas de Perú Cardoso, Rivadeneira & Esquerre (1989) reportan una mayor proporción de hembras grandes respecto a machos pequeños. Este esquema se observó en los ejemplares del Golfo de Tehuantepec, las diferencias en la proporción de sexos por talla puede ser consecuencia del dimorfismo sexual, los machos alcanzan tallas menores que las hembras; esto también se ha observado en *L. plei* (Pérez, de Aguiar & Oliveira, 2002).

La condición reproductiva mostró que más del 80% de las hembras se encontraron maduras, en este sentido varios autores han reportado que las hembras de loliginidos presentan agregaciones durante el desove (para *L. forbesi* Collins et al., 1999; para *Alloteuthis subulata* Hastie et al., 2009); o bien que la mayor abundancia de hembras a tallas mayores podría ser consecuencia de una distribución diferencial por sexos después de la copula y de un desgaste fisiológico que les ocasionaría directamente la muerte (para *L. panamensis*, Arizmendi-Rodríguez et al., 2012).

Se observó un desfase en la madurez sexual de hembras y machos, algunos autores sugieren que el desarrollo gonadal en los calamares de ambos sexos no tiene que estar sincronizado para la cópula o desove, los machos pueden depositar paquetes de espermatozoides en las hembras inmaduras (Hanlon & Messenger, 1996). Los machos pueden alcanzar la madurez sexual a tallas menores que las hembras (Mangold, 1987; González, Raserro & Guerra, 1994; Guerra & Rocha, 1994) y permanecen durante más tiempo en estado maduro copulando con más de una hembra (Boyle & Rodhouse, 2005). Esta particularidad también se ha observado en los loliginidos (Barragán, 1977b; Pineda, Brunetti, Scarlato, 1998; Perez et al., 2002; Jackson, 2004; Arizmendi-Rodríguez et al., 2012). La diferencia a la talla de madurez entre sexos ha sido atribuida al dimorfismo sexual (Pérez et al., 2002), así la mayor talla a la madurez en hembras se puede interpretar como una táctica de la especie para maximizar

su potencial reproductivo, debido a que en calamares las hembras definen el éxito reproductivo al almacenar los espermatozoides desde el estadio inmaduro (Hanlon & Messenger, 1996; Pineda et al., 1998; Rocha, Guerra & González, 2001; Boyle & Rodhouse, 2005).

El IGS es considerado un indicador de la actividad reproductiva (Sauer et al., 1999), los valores del IGS sugieren que *L. diomedea* se reproduce en el Golfo de Tehuantepec de noviembre a enero, cuando ocurren los "Tehuano", este pulso de reproducción coincide con la temporada de pesca del camarón. No obstante las tallas pequeñas y grandes registradas pueden indicar que es posible que se reproduzca a través del año con dos picos de desove bien definidos, uno en la temporada de surgencias, evidenciado en este trabajo, y un segundo pulso en la temporada de lluvias. En otras regiones se han observado dos picos en la actividad reproductiva de los loliginidos, por ejemplo Sauer, Smale y Lipinski (1992) mencionan un pulso en primavera y otro en verano para *L. vulgaris*; Cota y Fernández (1993) encontraron que en *L. sanpaulensis* la reproducción se presenta en invierno-primavera y verano-otoño.

Los patrones de maduración gonadal en calamares tropicales llegan a ser más complejos que los patrones de maduración estacional (Arizmendi-Rodríguez et al., 2012); así, la distribución diferencial de la abundancia por sexos, que las hembras presentaron mayor peso por talla que los machos y la talla de primera madurez, podrían considerarse como parte de la estrategia reproductiva de *L. diomedea* en el Golfo de Tehuantepec.

La presencia del calamar dardo en los meses de surgencia posiblemente esté asociada a la disponibilidad de alimento, y muestra que esta especie forma agregaciones. La tendencia a formar agregaciones ha sido observada para otros loliginidos en diferentes latitudes (*L. gahi*, Archipkin, Grzebielec, Sirota, Remeslo, Polishchuk & Middleton, 2004; Agnew, Baranowski, Beddington, Desclers & Nolan, 1998; *L. plei*, Rodríguez & Gasalla, 2008; *L. panamensis*, Arizmendi-Rodríguez, Salinas-Zavala et al., 2012). De acuerdo a los resultados del IGS y de las características oceanográficas del Golfo de Tehuantepec, se puede inferir que en ésta región ocurre el desove de *L. diomedea* y muy probablemente de otros loliginidos como *L. panamensis* que comparte la misma área de distribución (Alejo-Plata et al., 2001).

Debido al carácter oportunista de este estudio, los datos fueron obtenidos únicamente en la temporada de pesca del camarón, por lo que sólo se está estudiando la fracción de la población en esos meses y que es seleccionada por las redes de arrastre, por lo que se hace necesario realizar observaciones en la temporada de veda del

camarón. *L. diomedea* es un recurso con potencial pesquero que puede ser complementario a la pesca del camarón y escama en la región del Istmo de Tehuantepec. Este trabajo constituye el primer reporte sobre la distribución de la abundancia del calamar dardo en el Golfo de Tehuantepec.

AGRADECIMIENTOS

A la tripulación del B/M UMAR. Edith Ávila y Ángeles Sánchez por la recolecta de muestras. Pedro Sadi preparó los dibujos. Sairi León apoyó en el trabajo de laboratorio.

REFERENCIAS

- Agnew, D. J., Baranowski, R., Beddington, J. R., Desclers, S., & Nolan, P. (1998). Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands. *Fisheries Research*, 35, 155-169.
- Alejo-Plata, M. C., Cerdaneres, G., & Herrera-Galindo, J. E. (2001). Cefalópodos Loliginidos en la fauna de acompañamiento del camarón. *Ciencia & Mar*, 5(13), 41-46.
- Arizmendi-Rodríguez, D. I., Cruz-Escalona, V. H., Quiñónez-Velázquez, C., & Salinas-Zavala, C. A. (2011). Feeding habits of the Panama Brief Squid (*Lolliguncula panamensis*) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Fisheries & Aquatic Science*, 6(2), 194-201.
- Arizmendi-Rodríguez, D. I., Rodríguez-Jaramillo, C., Quiñónez-Velázquez, C., & Salinas-Zavala, C. A. (2012). Reproductive indicators and gonad development of the Panama Brief squid *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 31(3), 817-826.
- Arizmendi-Rodríguez, D. I., Salinas-Zavala, C. A., Quiñónez-Velázquez, C., & Mejía-Rebollo, A. (2012). Abundance and distribution of the Panama brief, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 38(1A), 31-45.
- Arkhipkin, A. I., Grzebielec, R., Sirota, A. M., Remeslo, A. V., Polishchuk, I. A., & Middleton, D. A. J. (2004). The influence of seasonal environmental changes on ontogenetic migrations of the squid *Loligo gahi* on the Falkland shelf. *Fisheries Oceanography*, 13(1), 1-9.
- Barragán, V. J. (1977a). Estudio de la nutrición del calamar del Pacífico colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10, 1-7.
- Barragán, V. J. (1977b). Estudio de la maduración sexual del calamar del Pacífico colombiano, *Lolliguncula panamensis*, Berry (Cephalopoda: Myopsida). *Divulgación Pesquera*, 10, 8-14.
- Boyle, P. R., & Rodhouse, P. G. (2005). *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. USA: Blackwell Science.
- Cardoso F., Rivadeneira, V., & Esquerre, M. (1989). El calamar pequeño del mar peruano: *Loliolopsis diomedea*. *Boletín de Lima*, 63, 89-95.
- Cardoso, F., & Hochberg, F. (2013). Revision of the genus *Lolliguncula* Steenstrup, 1881 (Cephalopoda: Loliginidae) off the Pacific Coast of South America. *Revista Peruana de Biología*, 20(2), 129-136.
- Collins, M. A., Boyle, P. R., Pierce, G. J., Key, L. N., Hughes, S. E., & Murphy, J. (1999). Resolution of multiple cohorts in the *Loligo forbesi* population from the west of Scotland. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 500-509.
- Cota, P. A. S., & Fernandes, F. C. (1993). Reproductive cycle of *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Cabo Frio region, Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 101, 91-97.
- FAO, Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la agricultura (2003). Capture production 1950-2001. Available in Fishstat Plus (Universal Software for fishery statistical time series) version 2.30, 2003. Rome: Italia. Organización de las Naciones Unidas. Recuperado de <http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/fishplus.asp>
- Farías, A., Uriarte, I., Hernández, J., Pino, S., C. Pascual, Cammal, C., Domínguez, P., & Rosas, C. (2009). How size relates to oxygen consumption, ammonia excretion, and ingestion rates in cold (*Enteroctopus megalocyathus*) and tropical (*Octopus maya*) octopus species. *Marine Biology*, 156, 1547-1558.
- González-Silveira, A., Santamaría del Ángel, E., Millán-Núñez, R., & Manzo-Monroy, H. (2004). Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep-Sea Research*, 51, 587-600.
- González, A. F., Raserro, M., & Guerra, A. (1994). Preliminary study of *Illex coindettii* and *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Northern Spanish Atlantic waters. *Fisheries Research*, 21, 115-126.
- Guerra, A., & Rocha, F. (1994). The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain). *Fisheries Research*, 21, 43-69.
- Haddon, M., 2001. *Modeling and Quantitative Methods in Fisheries*. USA: Chapman and Hall/CRC.
- Hanlon, R., & Messenger, J. (1996). *Cephalopod behavior*. Cambridge: University Press.
- Hastie, L. C., Pierce, G. J., Wang, J., Bruno, I., Moreno, A., Piatkowski, U., & Robin, J.P. (2009). Cephalopods in the North East Atlantic: Species, Biogeography, Ecology, Exploitation and Conservation. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 47, 111-190.
- Hernandez-Vazquez, S. (1987). Pesquerías pelágicas y neríticas de la costa occidental de Baja California, México. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI)*, 28, 53-56.

- Jackson, G. D. (2004). Advances in defining the life history of myopsid squids. *Journal of Marine Research*, 55, 357-365.
- Jereb, P., Vecchione, M., & Roper, C. F. E. (2010). Family Loliginidae. In P. Jereb & C. F. E. Roper (Eds.), *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date, Vol. 2. Myopsid and oegopsid squids* (38–117). Rome: FAO.
- Lipiński, M. R., & Underhill, L. G. (1995). Sexual maturation in squid: quantum or continuum? *African Journal of Marine Science*, 15, 207-223.
- Magaña, V., Pérez, J. L., Vázquez, J. L., Carrisoza, E., & Pérez, J. (1999). El Niño y el clima. In V. Magaña (Ed.), *Los Impactos de El Niño en México* (pp. 23-67). México: Dirección General de Protección Civil, Secretaría de Gobernación.
- Mangold, K. (1987). Reproduction. In P. R. Boyle (Ed.), *Cephalopod life cycles vol I* (pp. 215-231). London: Academic press.
- Pauly, D. (1984). *Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators*. Manila Philippines: ICLARM.
- Perez, J. A. A, de Aguiar, D. C., & Oliveira, U. C. (2002). Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazilian waters. *Fisheries Research*, 58(3), 267-279.
- Pineda, S. E., Brunetti, N. E., & Scarlato, N. (1998). Calamares Loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). In E. E. Boschi, (Ed.), *El mar Argentino y sus recursos pesqueros* (13-36). Mar del Plata: INIDEP.
- Reyna-Cabrera, I. E., & Ramos-Cruz, S. (1998). La pesquería de camarón de alta mar. In M. Tapia-García (Ed.), *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos* (pp. 163-178). México: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Rocha, F., Guerra, A., & González, A. F. (2001). A review of the reproductive strategies in cephalopods. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 76, 291-304.
- Rodrigues, A. R., & Gasalla, M. A. (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. *Scientia Marina*, 72(4), 631-643.
- Roper, C. F. E., & Voss, G. L. (1983). Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species. *Memoirs of Museum Victoria*, 44, 49-63.
- Roper, C. F. E., Sweeney, M. J., & Hochberg, F. G. (1995). Cefalópodos. En Fisher, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. & Niem, V. H. (Eds.), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental, Vol. I. Plantas e invertebrados* (305-353). Italia: FAO.
- Sánchez, P. (2003). Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: Biological aspects of the most abundant species. *Scientia Marina*, 67, 81-90.
- Sauer, W. H. H., Melo, Y. C., & de Wet, W. (1999). Fecundity of the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* on the southeastern coast of South Africa. *Marine Biology*, 135, 315-319.
- Sauer, W. H. H., Smale, M. J., & Lipinski, M. R. (1992). The location of spawning grounds, spawning and schooling behaviour of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida) off the eastern Cape coast, South Africa. *Marine Biology*, 114, 97-107.
- Squires, H. J., & Barragán, J. H. (1979). *Lolliguncula panamensis* from the Pacific coast of Colombia. *Veliger*, 22, 67-74.
- Vecchione, M., Brakoniecki, T. F., Natsukari, Y., & Hanlon, R. T. (1998). A provisional generic classification of the family Loliginidae. En Voss, N. A., Vecchione, M., Toll, R. B. & Sweeney, M. J. (Eds.), *Systematics and biogeography of cephalopods, Vol I.* (215–222). USA: Smithsonian.
- Vecchione, M., Shea, E., Bussarawit, S., Anderson, F., Alexeyev, D., Lu, C. C. Okutani, T., Roeleveld, M., Chotiyaputta, C., Roper, C., Jorgensen, E., & Sukramongkol, N. (2005). Systematics of Indo–West Pacific loliginids. *Phuket Bulletin of the Marine Biology Research Centre*, 66, 23-26.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.

