

BOLETÍN

INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458-7766

VOLUMEN 33, Número 2



Julio - Diciembre 2018
Callao, Perú



PERÚ

Ministerio
de la Producción

ASPECTOS REPRODUCTIVOS DEL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) EN EL MAR PERUANO

REPRODUCTIVE ASPECTS OF THE JUMBO FLYING SQUID *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) IN PERUVIAN WATERS

Ricardo Tafur¹Ángel Perea¹Betsy Buitrón¹

RESUMEN

TAFUR R, PEREA A, BUITRÓN B. 2018. Aspectos reproductivos del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) en el mar peruano. *Bol Inst Mar Perú*. 33(2): 119-136.- En este trabajo se ha recopilado y analizado la información biológica proveniente del seguimiento de la pesquería de pota *Dosidicus gigas* desde 1989 al 2016, que ha permitido conocer la variabilidad anual e interanual del ciclo reproductivo de la especie en el mar peruano, sus cambios de régimen a lo largo del tiempo, así como las estructuras básicas de madurez gonadal. El análisis de los índices reproductivos de *D. gigas*, IGS (índice gonadosomático), IGN (índice de la glándula nidamental), AR (actividad reproductiva) y SCI (índice del complejo espermatofórico, solo machos), indican que existe un periodo de mayor actividad reproductiva, el cual se inicia en agosto y finaliza en febrero de cada año, con mayor intensidad entre octubre y enero. La mayor proporción de hembras maduras se encontró en 1996, año en el que se presentó el evento La Niña, que precedió al último Niño extraordinario (1997/1998), sugiriendo que este tipo de eventos (La Niña) favorecen la maduración de ovarios de los individuos del grupo grande. En las hembras el IGS muestra tendencia al incremento, lo que no se observa en machos. La estimación de la talla de primera madurez para hembras, calculada con la serie completa fue de 306 mm de longitud del manto (LM) para el grupo de la "forma pequeña" y 642 mm LM para el grupo de la "forma grande"; mientras que, para los machos fue de 201 mm LM para el grupo de la "forma pequeña" y de 514 mm LM para el grupo de la "forma grande". Esta estructura intraespecífica es complicada y es el caso de otros ommastrephidos, presentando traslapes entre la distribución espacial de estos grupos (NESIS 1970, 1983; NIGMATULLIN *et al.* 2001). La existencia de grupos intraespecíficos en la población del calamar gigante con parámetros reproductivos y poblacionales diferentes, ya ha sido reportada anteriormente para esta especie (NESIS 1983, ARKHIPKIN y MURZOV 1986, NIGMATULLIN *et al.* 2001, ARGÜELLES *et al.* 2001, MARKAIDA y SOSA-NISHIZAKI 2001, ARGÜELLES *et al.* 2008, ARGÜELLES y TAFUR 2010, ARKHIPKIN *et al.* 2015).

PALABRAS CLAVE: *Dosidicus gigas*, aspectos reproductivos, 1989-2011

ABSTRACT

TAFUR R, PEREA A, BUITRÓN B. 2018. Reproductive aspects of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) in Peruvian waters. *Bol Inst Mar Peru*. 33(2): 119-136.- In this paper, biological information has been collected and analyzed from the monitoring of the fishery for jumbo flying squid *Dosidicus gigas* from 1989 to 2016, which has allowed us to know the annual and interannual variability of the reproductive cycle of the species in the Peruvian sea, its regime changes over time, as well as the basic structures of gonadal maturity. The analysis of the reproductive indices of *D. gigas*, GSI (gonadosomatic index), NGI (nidamental gland index), RA (reproductive activity) and SCI (spermatophoric complex index, males only), indicate that there is a period of greater reproductive activity, which begins in August and ends in February of each year, with greater intensity between October and January. The highest proportion of mature females was found in 1996, the year of La Niña event, which preceded the last Extraordinary El Niño (1997/1998), suggesting that this type of event (La Niña) favors the maturation of the ovaries of individuals in the large group. In females, the GSI shows a tendency to increase, which is not observed in males. The estimate of the size at first maturity for females, calculated with the complete series, was 306 mm mantle length (ML) for the 'small shape' group and 642 mm ML for the 'large shape' one; while, for males it was 201 mm ML for the 'small shape' group and 514 mm ML for the 'large shape' one. This intraspecific structure is complicated and is the case of other Ommastrephides, presenting overlaps between the spatial distributions of these groups (NESIS 1970, 1983; NIGMATULLIN *et al.* 2001). The existence of intraspecific groups in the jumbo flying squid population with different reproductive and population parameters has been previously reported for this species (NESIS 1983, ARKHIPKIN & MURZOV 1986, NIGMATULLIN *et al.* 2001, ARGÜELLES *et al.* 2001, MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI 2001, ARGÜELLES *et al.* 2008, ARGÜELLES & TAFUR 2010, ARKHIPKIN *et al.* 2015).

KEYWORDS: *Dosidicus gigas*, reproductive aspects, 1989-2011

1. INTRODUCCIÓN

El calamar gigante o pota *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) es un cefalópodo de distribución oceánica – nerítica de importancia comercial en el Pacífico oriental (YAMASHIRO *et al.* 1998, ROCHA y VEGA 2003)

1. INTRODUCTION

The jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) is a cephalopod of oceanic-neritic distribution of commercial importance in the Eastern Pacific (YAMASHIRO *et al.* 1998, ROCHA & VEGA 2003) and

¹ Instituto del Mar del Perú. Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito-Callao. E-mail: rtafur@imarpe.gob.pe

y constituye, para el Perú, el cefalópodo de mayor importancia económica que sustenta la pesquería artesanal e industrial desde el año 1991 (MARIÁTEGUI y TAIPE 1996). La explotación de este recurso se realiza en todo el litoral peruano, con mayor intensidad entre 03°30'S y 12°00'S (ARGÜELLES y YAMASHIRO 1997).

En el Perú entre los trabajos realizados sobre biología reproductiva de esta especie, se puede mencionar la descripción elaborada por NESIS (1970, 1983) para la zona de Perú y Chile, así como generalidades de su reproducción (TAFUR y RABÍ 1997), la dinámica de la maduración de ovarios (TAFUR *et al.* 2001), la descripción más detallada de las características de su reproducción (TAFUR *et al.* 2010) y la validación histológica de la escala de madurez, que incluye a los machos para el litoral peruano (PEREA *et al.* 2018).

Existen estudios sobre la especie realizados en el Golfo de California, México, en los que destacan MICHEL *et al.* (1986) quienes describieron originalmente la madurez gonádica de la especie; HERNÁNDEZ-HERRERA *et al.* (1996) determinaron la talla de primera madurez y DÍAZ-URIBE *et al.* (2006) validaron histológicamente los estadios de madurez gonádica para las hembras de calamar gigante. De igual manera, trabajos sobre distintas características reproductivas para las hembras del calamar gigante fueron efectuados por MARKAIDA (2001, 2006), MARKAIDA y SOSA-NISHIZAKI (2001), MARKAIDA *et al.* (2004) y NIGMATULLIN y MARKAIDA (2009) que incluyen información no solo del Golfo de California sino también de Nicaragua, en el que describen el desarrollo ovocitario, la fecundidad y las estrategias reproductivas. También destacan trabajos realizados en el Golfo de California sobre combinación de tecnología de teledetección y muestreos de *Jigging*, que pueden ayudar a los pescadores con información para explorar nuevas áreas de pesca de calamar gigante (ROBINSON *et al.* 2013). Es importante mencionar las investigaciones realizadas sobre biología reproductiva fuera de la ZEE de Chile por LIU *et al.* (2010) y CHEN *et al.* (2010) y dentro del mar de Chile ZÚÑIGA *et al.* (2008) quienes postularon la existencia de dos ciclos reproductivos para la especie sobre la base del patrón regular de periodicidad en su captura mensual a lo largo de la costa chilena, durante el período 2002 a 2005.

La recopilación y análisis de información biológica proveniente del seguimiento de la pesquería de pota, desde el año 1989 al 2016, ha permitido conocer la variabilidad anual e interanual del ciclo reproductivo de la pota en el mar peruano, junto a los cambios de régimen. Así mismo, los índices calculados a partir de las estructuras de madurez permitieron estimar la talla de primera madurez anual.

constitutes, for Peru, the cephalopod of greater economic importance that sustains the artisanal and industrial fishery since 1991 (MARIÁTEGUI & TAIPE 1996). The exploitation of this resource is carried out along the entire Peruvian coast, with greater intensity between 03°30'S and 12°00'S (ARGÜELLES & YAMASHIRO 1997).

In Peru, among the works carried out on the reproductive biology of this species, we can mention the description made by NESIS (1970, 1983) for the area of Peru and Chile, as well as the generalities of its reproduction (TAFUR & RABÍ 1997), the dynamics of ovarian maturation (TAFUR *et al.* 2001), the more detailed description of the characteristics of its reproduction (TAFUR *et al.* 2010) and the histological validation of the maturity scale, which includes the males for the Peruvian coast (PEREA *et al.* 2018).

There are studies on the species carried out in the Gulf of California, Mexico, in which MICHEL *et al.* (1986) who described the gonadic maturity of the species; HERNÁNDEZ-HERRERA *et al.* (1996) determined the size at first maturity and DÍAZ-URIBE *et al.* (2006) histologically validated the stages of gonadal maturity for female jumbo flying squid. Similarly, work on different reproductive characteristics for females *D. gigas* was carried out by MARKAIDA (2001, 2006), MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI (2001), MARKAIDA *et al.* (2004) and NIGMATULLIN & MARKAIDA (2009) which include information not only from the Gulf of California but also from Nicaragua, describing oocyte development, fertility and reproductive strategies. Also noteworthy is work in the Gulf of California on combining remote sensing technology and jigging sampling that can help fishermen with information to explore new areas of jumbo flying squid fishing (ROBINSON *et al.* 2013). It is important to mention the research carried out on reproductive biology outside Chile's EEZ by LIU *et al.* (2010) and CHEN *et al.* (2010) and within the Chilean sea ZÚÑIGA *et al.* (2008) who postulated the existence of two reproductive cycles for the species based on the regular pattern of periodicity in the monthly catch of this squid along the Chilean coast, during the period 2002 to 2005.

The compilation and analysis of biological information from the monitoring of the squid fishery, from 1989 to 2016, has allowed us to know the annual and interannual variability of the reproductive cycle of jumbo flying squid in the Peruvian sea, along with the changes in regime. Likewise, the indices calculated from the maturity structures allowed us to estimate the size at first annual maturity.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio corresponde al mar peruano (Fig. 1).

2. MATERIAL AND METHODS

The study area corresponds to the Peruvian sea (Fig. 1).

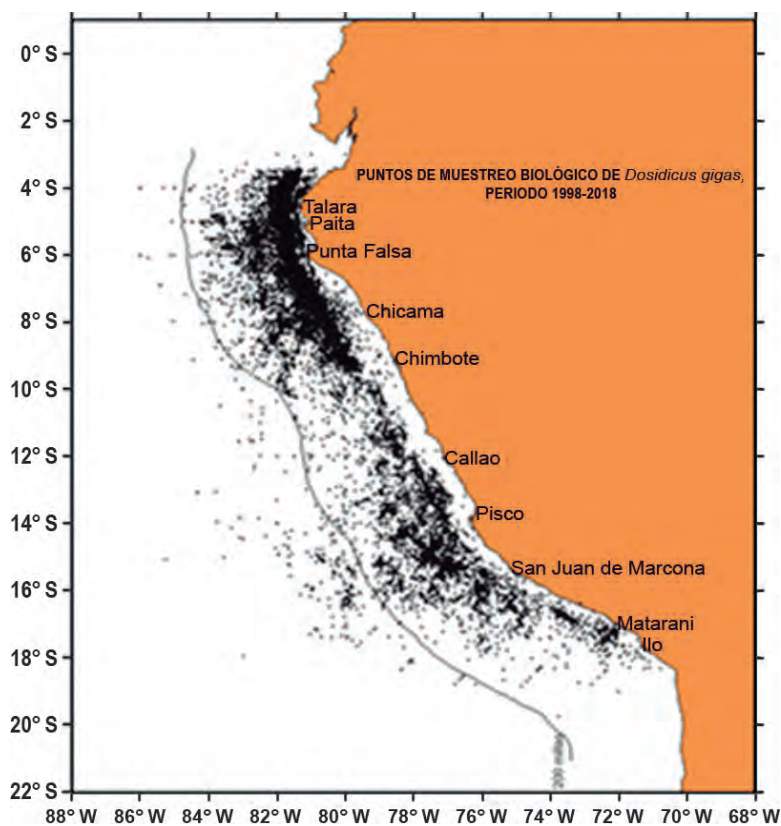


Figura 1.- Puntos de operaciones de pesca con muestras de *Dosidicus gigas*. 1998-2016

Figure 1. Points of fishing operations with samples of *Dosidicus gigas*. 1998-2016

La recuperación de la información utilizada para este estudio, correspondió a los registros tomados por observadores de IMARPE (Técnicos Científicos del IMARPE-TCI) a bordo de embarcaciones calamareras extranjeras desde 1991 hasta 2011. Los TCI realizaron un muestreo estratificado por sexo y en cada operación (10 ejemplares por cada sexo). Así mismo, se incluyó la información proveniente de las pescas exploratorias llevadas a cabo en diversos convenios de investigación, así como muestreos biológicos realizados en 79 cruceros de investigación por IMARPE desde 1995 hasta el 2016.

Se han incluido los registros biológicos obtenidos de la pesca artesanal dedicada a la extracción de pota, del periodo 1996 - 2016, tomada por personal técnico-científico de los Laboratorios Costeros del IMARPE en Tumbes ($03^{\circ}38'S - 80^{\circ}36'W$), Paita ($5^{\circ}04'S - 81^{\circ}07'W$) e Ilo-Camaná ($16^{\circ}39'S - 72^{\circ}39'W$). A partir del 2015 se inició el Proyecto "Monitoreo biológico-pesquero del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) a bordo de la Flota Artesanal Potera en las principales Áreas de Extracción de la Costa peruana", de la cual se

The retrieval of the information used for this study corresponded to the records taken by IMARPE observers (IMARPE Scientific Technicians-TCI) aboard foreign squid vessels from 1991 to 2011. The TCIs carried out a stratified sampling by sex and in each operation (10 specimens per sex). It also included information from the exploratory fisheries carried out in various research agreements, as well as biological sampling conducted in 79 IMARPE research cruises from 1995 to 2016.

The biological records obtained from the artisanal fishery dedicated to the extraction of jumbo flying squid, from the period 1996 - 2016, taken by technical-scientific personnel of the IMARPE Coastal Laboratories in Tumbes ($03^{\circ}38'S - 80^{\circ}36'W$), Paita ($5^{\circ}04'S - 81^{\circ}07'W$) and Ilo-Camaná ($16^{\circ}39'S - 72^{\circ}39'W$) have been included. From 2015 onwards, the project "Biological monitoring of the jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) on board the Jigger Artisanal Fleet in the main extraction areas of the Peruvian coast" was started, from which biological

tomó la información biológica de tres prospecciones realizadas el 2016 por el Laboratorio Costero de Paita; dos por el Laboratorio Costero de Camaná y tres por el Laboratorio de Ilo. Toda esta información permitió construir una base de datos de 256.671 ejemplares, registrando la longitud de manto (LM), sexo, longitud de glándula nidamental, longitud de testículo (medidas en milímetros). El peso total, peso del manto, peso de estructuras reproductivas (gónadas y glándulas anexas) y peso de la glándula digestiva provienen de los muestreos de la pesca artesanal realizados por los laboratorios costeros de IMARPE y de muestras proporcionadas por los TCI. Para determinar el estado de madurez se utilizaron las escalas macroscópicas descritas por NESIS (1970, 1983), TAFUR y RABÍ (1997) y PEREA (2018).

Para describir el ciclo reproductivo de *D. gigas* y conocer su variabilidad anual, se han utilizado los siguientes índices: Índice gonadosomático (IGS) (BOYLE y NEGOILE, 1993), Índice de la longitud de la glándula nidamental (IGN) (SOEDA *et al.* 1959), índice del complejo espermatofórico solo en machos (SCI) (HOWAIDA *et al.* 1998) y la actividad reproductiva (AR). Complementariamente y de manera indirecta se ha utilizado el Índice de la glándula digestiva (IGD) (CORTEZ *et al.* 1995, CASTRO *et al.* 1992, CASTRO y LEE 1994) que muestra el crecimiento en peso de la glándula digestiva en el tiempo.

Las expresiones de cada índice son las siguientes:

$$IGS = 100 * \left(\frac{Wg + Pe.repr}{Wt - (Wg + Pe.repr)} \right)$$

Donde:

- Wg: Peso de la gónada
- Pe.reprd: Peso de estructuras reproductivas
- Wt: Peso total

$$IGN = 100 * \left(\frac{LGN}{LM} \right)$$

Donde:

- LGN: Longitud de la Glándula Nidamental
- LM: Longitud del Manto, en milímetros

$$SCI = 100 * \left(\frac{P.Cesp}{Wt} \right)$$

Donde:

- P. Cesp.: Peso del complejo espermatofórico
- Wt: Peso total, en gramos

$$AR = 100 * \left(\frac{HestdIII + IV}{Htotal} \right)$$

information was taken from three (03) prospections carried out in 2016 by the Paita Coastal Laboratory; two (02) carried out by the Camaná Coastal Laboratory and three (03) carried out by the Ilo Laboratory. All this information made it possible to build a database of 256,671 specimens, recording the mantle length (ML), sex, length of the nesting gland, length of the testicle (measured in millimeters). The total weight, mantle weight, weight of reproductive structures (gonads and attached glands) and weight of the digestive gland come from artisanal fisheries sampling conducted by IMARPE's coastal laboratories, and from samples provided by TCIs. The macroscopic scales described by NESIS (1970, 1983), TAFUR & RABÍ (1997) and PEREA (2018) were used to determine the state of maturity.

To describe the reproductive cycle of *D. gigas* and to know its annual variability, the following indices have been used: gonadosomatic index (GSI) (BOYLE & NEGOILE, 1993), nidamental gland length index (NGI) (SOEDA *et al.* 1959), spermatophoric complex index only in males (SCI) (HOWAIDA *et al.* 1998) and reproductive activity (RA). Complementarily and indirectly, the Digestive Gland Index DGI has been used (CORTEZ *et al.* 1995, CASTRO *et al.* 1992, CASTRO *et al.* 1994, CASTRO & LEE 1994) which shows the growth in weight of the digestive gland over time.

The expressions of each index are as follows:

$$IGS = 100 * \left(\frac{Wg + Pe.repr}{Wt - (Wg + Pe.repr)} \right)$$

Where:

- Wg: Weight of the gonad
- Pe.reprd: Weight of reproductive structures
- Wt: Total weight

$$IGN = 100 * \left(\frac{LGN}{LM} \right)$$

Where:

- LNG: Length of the Nidamental Gland
- ML: Mantle Length, in millimeters

$$SCI = 100 * \left(\frac{P.Cesp}{Wt} \right)$$

Where:

- P. Cesp.: Weight of the spermatophoric complex
- Wt: Total weight, in grams

$$RA = 100 * \left(\frac{HestdIII + IV}{Htotal} \right)$$

Donde:

$H_{\text{estd III+IV}}$: Suma de hembras en estadio III y IV

H_{total} : total de hembras

$$IGD = 100 * \left(\frac{Wgd}{Wt - Wgd} \right)$$

Donde:

Wgd: Peso de la glándula digestiva

Wt: Peso total

La talla de primera madurez fue estimada anualmente por sexo a lo largo de toda la serie (1989-2011). La estructura de madurez utilizada para construir cada ojiva cumplió con los requisitos descritos por VAZZOLER (1982) y BUITRÓN *et al.* (2011). Los dos primeros índices (IGS e IGN) fueron calculados solo con hembras; mientras que SCI fue exclusivo para machos. Las muestras involucraron un amplio rango de tallas que incluyeron individuos virginales. Los puntos reales obtenidos fueron ajustados a una curva logística de la forma:

$$y = \frac{100}{1 + e^{-a-b*x}}$$

Se efectuó la separación de los grupos de tallas utilizando el criterio de la primera madurez. Para hembras del grupo pequeño se realizó el seguimiento del rango de tallas de 280 a 500 mm; para el grupo grande de 801 a 1.200 mm. En los machos, el rango de tallas del grupo pequeño fue de 181 a 240 mm y para el grupo grande de 661 a 1.200 mm.

De acuerdo a los índices reproductivos calculados, para la estimación de la talla de primera madurez (L_{50}) en ambos sexos, se consideró el periodo de mayor actividad reproductiva, periodos que, de acuerdo a los estimados de los índices reproductivos, correspondieron a los meses de julio-diciembre y enero del año siguiente.

3. RESULTADOS

Ciclo reproductivo

Utilizando toda la serie histórica por meses, cuyos puntos de muestreo están ubicados en la figura 1, se muestran los valores medios mensuales para los índices IGS, IGN, SCI, IGD, los cuales describen las respectivas curvas patrones. Los tres primeros índices demuestran que a partir del mes de julio, sus valores se incrementan comparativamente a los primeros meses del año, indicando la mayor actividad reproductora en esa época del año. Los máximos valores se han

Where:

$H_{\text{estd III+IV}}$: Sum of stage III and IV females

H_{total} : Total number of females

$$DGI = 100 * \left(\frac{Wgd}{Wt - Wgd} \right)$$

Where:

Wgd: Weight of the digestive gland

Wt: Total weight

The size at first maturity was estimated annually by sex throughout the series (1989-2011). The maturity structure used to construct each ogive met the requirements described by VAZZOLER (1982) and BUITRÓN *et al.* (2011). The first two indices (GSI and NGI) were calculated only with females; while SCI was exclusively for males. The samples involved a wide range of sizes including virgin individuals. The actual points obtained were adjusted to a logistic curve of the form:

$$y = \frac{100}{1 + e^{-a-b*x}}$$

The size groups were separated using the criterion of first maturity. For females in the small group, the size range 280 to 500 mm was followed; for the large group, 801 to 1,200 mm. In males, the size range of the small group was 181 to 240 mm and for the large group 661 to 1,200 mm.

According to the reproductive indices calculated, for the estimation of the size at first maturity (L_{50}) in both sexes, the period of greatest reproductive activity was considered, periods that, according to the estimates of the reproductive indices, corresponded to the months of July-December and January of the following year.

3. RESULTS

Reproductive cycle

Using the whole historical series by months, whose sampling points are located in Figure 1, the monthly average values for the GSI, NGI, SCI and DGI indices are shown, which describe the respective standard curves. The first three indices show that from July onwards, their values increase in comparison with the first months of the year, indicating the highest reproductive activity at that time of the year. The highest values have been found in the months of August and November-January of each year, thus

encontrado en los meses de agosto y noviembre-enero de cada año describiendo, de esta manera, un periodo principal de desove (octubre-enero) y uno secundario en agosto. Para el caso del IGD, este mostró un comportamiento inverso respecto al resto de los índices descritos, registrando sus máximos valores en los meses de verano (enero, febrero) y prolongándose hasta agosto de cada año. Los máximos valores de IGD se observan previos a los procesos de maduración y desove (Fig. 2).

Variabilidad temporal

Cambios de la actividad reproductiva (AR)

Se analizó la variabilidad mensual de la AR para cada sexo en toda la serie para el periodo 1989-2016. Se muestra cómo las hembras registraron un comportamiento estacional de la AR, mostrando sus máximos valores en los meses de invierno-primavera (agosto-noviembre). La alta abundancia de hembras maduras observadas desde agosto a diciembre de cada año, sugiere que en este periodo es cuando se produce el pico de mayor actividad reproductiva y otro de menor intensidad en febrero. Es notable resaltar que la mayor actividad reproductiva de hembras se encontró en 1996, año frío, cuando se presentó el evento La Niña, que precedió al último Niño extraordinario (1997/1998).

La variabilidad mensual de la actividad reproductiva para hembras (Fig. 3-A) y machos (Fig. 3-B) evidencia que los valores registrados por los machos son más altos en comparación con los de hembras, lo cual demuestra un proceso de espermatogénesis muy intenso y continuo.

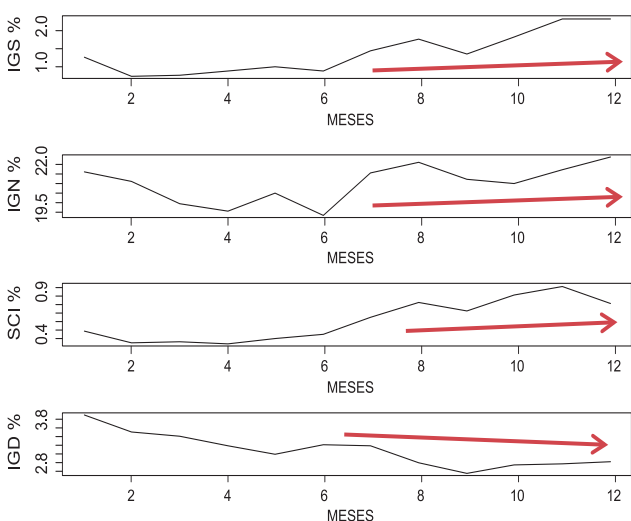


Figura 2.- Variación mensual del Índice gonadosomático (IGS); Índice de la Glándula Nidamental (IGN), Índice del Complejo Espermatofórico (SCI) e Índice de la Glándula Digestiva (IGD) de *Dosidicus gigas* en el mar peruano a escala mensual (1989-2016)

Figure 2. Monthly variation of the Gonadosomatic index (GSI); Nidamental gland index (NGI), Spermatophoric complex index (SCI) and Digestive gland index (DGI) of *Dosidicus gigas* in the Peruvian sea on a monthly scale (1989-2016)

describing a main spawning period (October-January) and a secondary one in August. In the case of the DGI, this one showed an inverse behavior with respect to the rest of the described indices, registering its maximum values in the summer months (January, February) and extending until August of each year. The maximum values of DGI are observed prior to the maturation and spawning processes (Fig. 2).

Temporal variability

Changes in reproductive activity (RA)

The monthly variability of RA for each sex throughout the series for the period 1989-2016 was analyzed. It shows how females recorded a seasonal behavior of RA, showing its highest values in the winter-spring months (August-November). The high abundance of mature females observed from August to December of each year suggests that this is when the peak of greatest reproductive activity occurs and the peak of least intensity in February. It is noteworthy that the greatest reproductive activity of females was found in 1996, a cold year, when La Niña event occurred, which preceded the last extraordinary El Niño (1997/1998).

The monthly variability of reproductive activity for females (Fig. 3-A) and males (Fig. 3-B) shows that the values recorded by males are higher compared to those of females, which demonstrates a very intense and continuous spermatogenesis process.

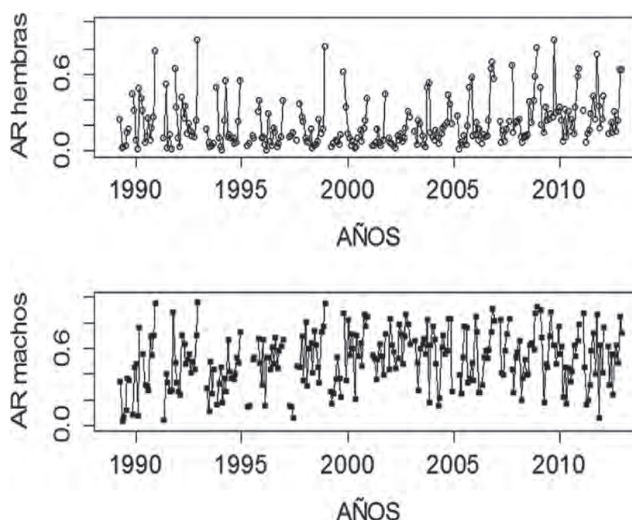


Figura 3.- Variación mensual de ejemplares maduros y desovantes (III y IV), hembras (3-A) y machos (3-B) durante el periodo 1989 -2016

Figure 3. Monthly variation of mature and spawning specimens (III and IV), females (3-A) and males (3-B) during the period 1989 -2016

Variación temporal de los índices (IGS, IGN y SCI)

Las variaciones mensuales de cada índice son mostrados en la figura 4, verificándose que desde 1995 hasta el 2000 se registraron los mayores valores de todos los índices reproductivos, y a partir del año 2000 las fluctuaciones mensuales y estacionales han demostrado comportamientos similares.

Los cambios mensuales de los IGS (para hembras y machos), IGN (para hembras) e IGD desde 1990 hasta el 2016 son presentados en la figura 4, donde se observa que entre 1995 y 2003 el proceso reproductivo fue más intenso. Para el caso del IGD se muestran cambios mensuales solo desde comienzos del año 1998, cuando se inició el registro del peso de la glándula digestiva. Cabe mencionar que el IGN de hembras, el IGS de machos y hembras y el SCI de machos mostraron un patrón semejante al de la actividad reproductiva.

Temporal variation of the indices (GSI, NGI and SCI)

The monthly variations of each index are shown in Figure 4, verifying that from 1995 to 2000 the highest values of all the reproductive indexes were recorded, and since 2000 monthly and seasonal fluctuations have shown similar behavior.

The monthly changes of the GSI (for females and males), NGI (for females) and DGI from 1990 to 2016 are presented in Figure 4, which shows that between 1995 and 2003 the reproductive process was more intense. In the case of DGI, monthly changes are shown only since the beginning of 1998, when the recording of the weight of the digestive gland began. It is worth mentioning that the NGI of females, the GSI of males and females and the SCI of males showed a pattern similar to that of reproductive activity.

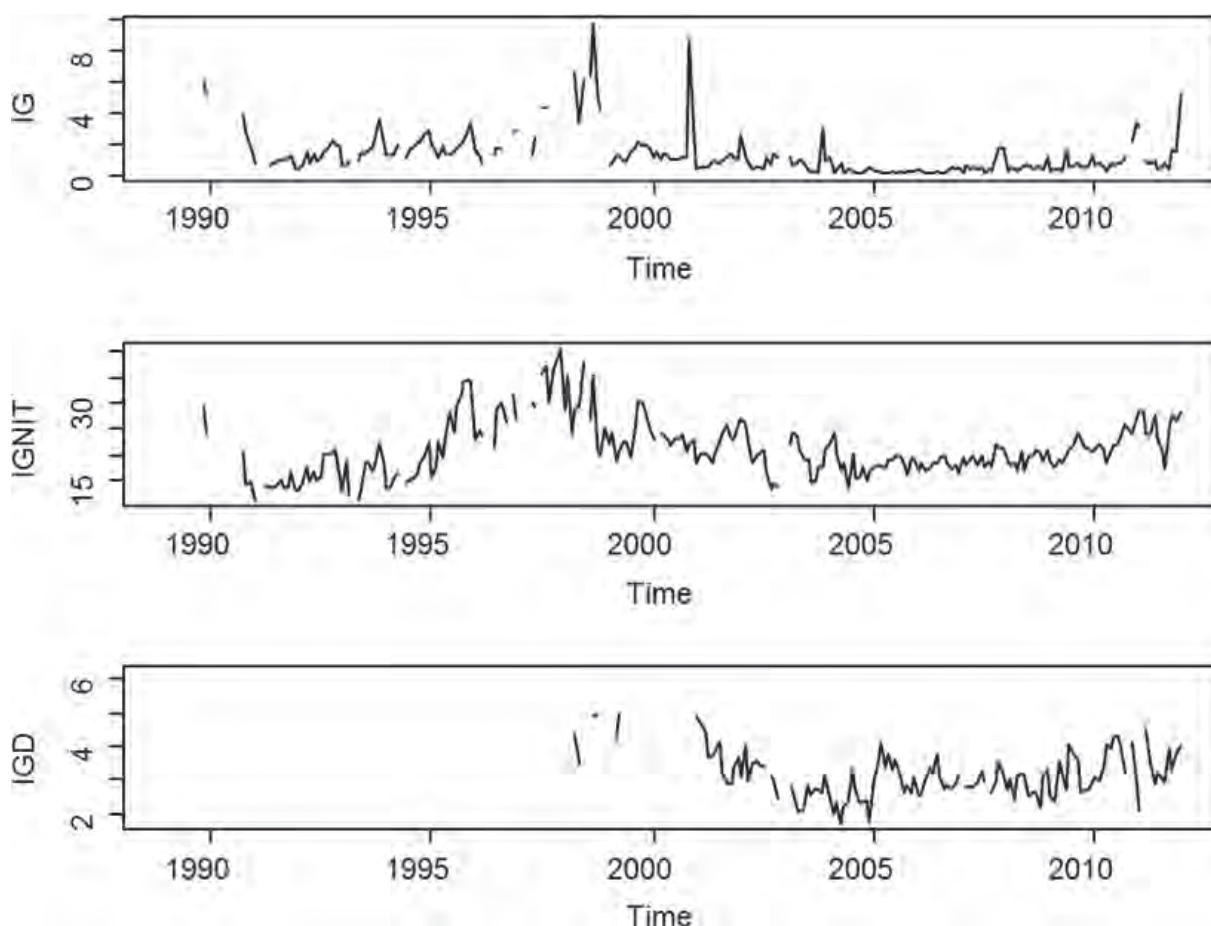


Figura 4.- Variación media mensual de IGS (Índice Gonadosomático) (a) índice de la glándula nidamental (b) índice de la glándula digestiva IGD. 1990 - 2016

Figure 4. Average monthly variation of GSI (Gonadosomatic Index) (a) nesting gland index (b) digestive gland index DGI. 1990 - 2016

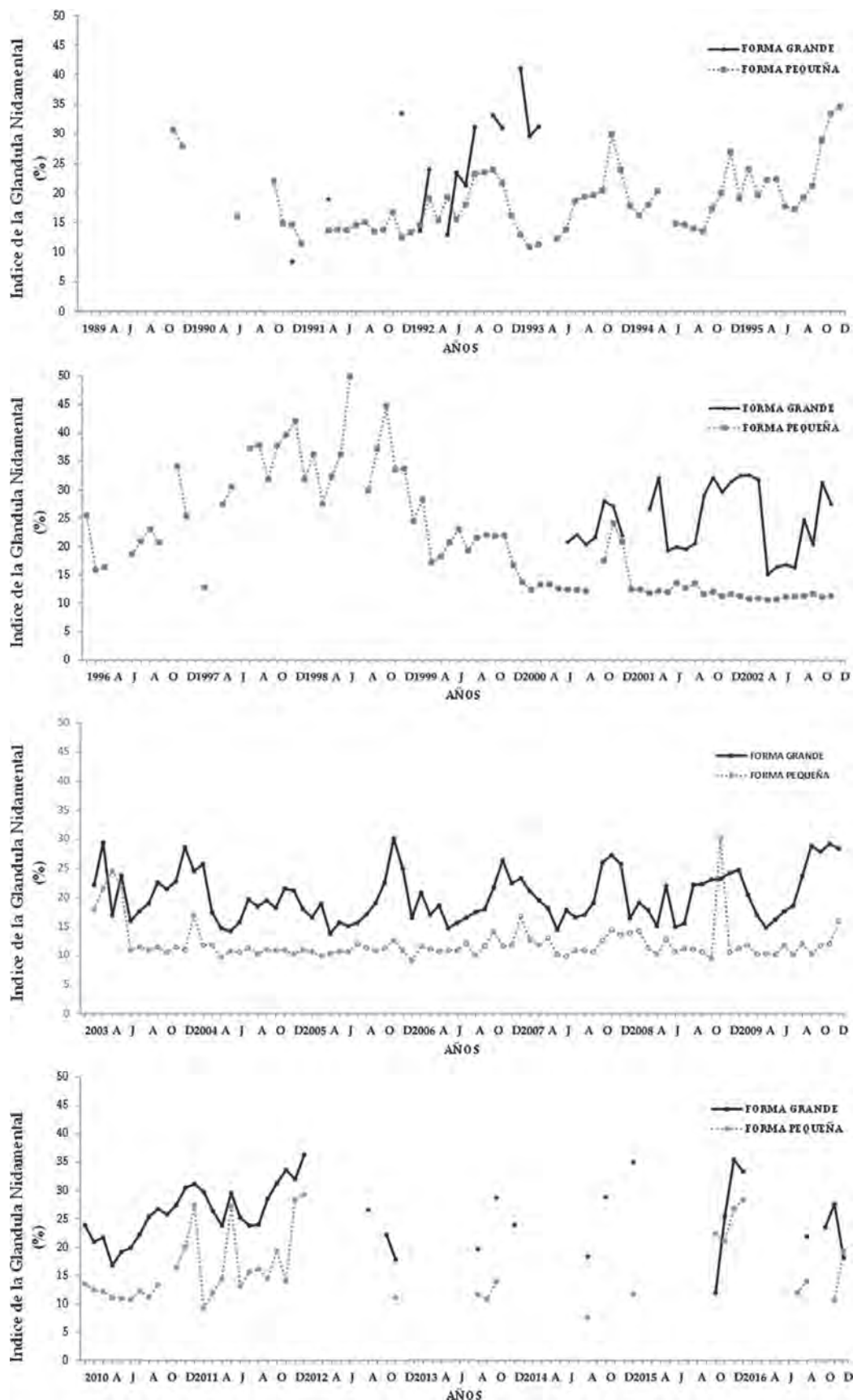


Figura 5.- Variación mensual del Índice de la Glándula Nidamental (ING) (%), para la forma grande y pequeña de *D. gigas* durante el periodo 1989-2016

Figura 5. Monthly variation of the Nidamental Gland Index (NGI) (%), for the large and small form of *D. gigas* during the period 1989-2016

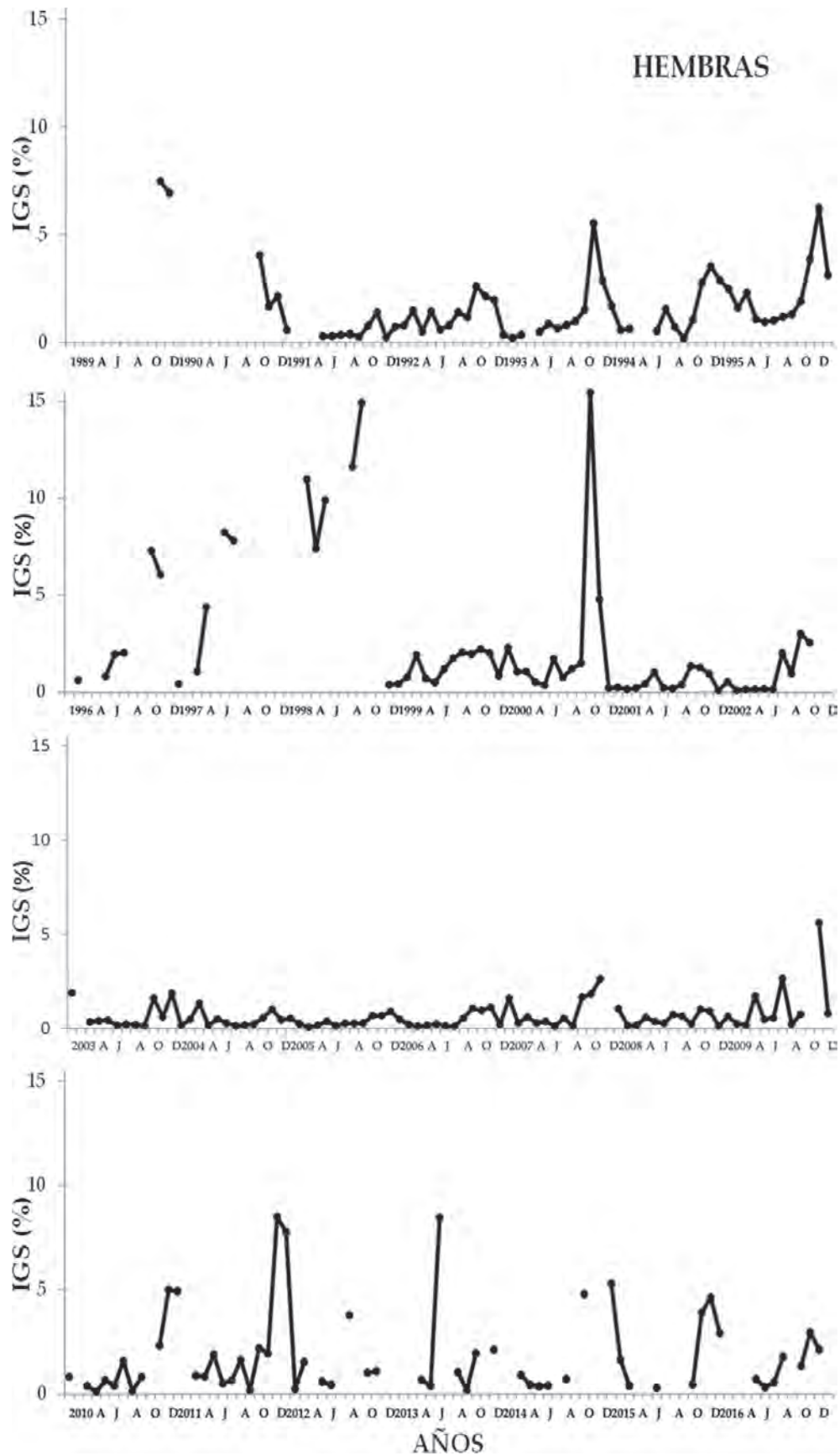


Figura 6. Variación mensual del Índice gonadosomático (IGS) para hembras y machos de *D. gigas* desde 1989 hasta el 2016

Figure 6. Monthly variation of the Gonadosomatic index (GPI) by sex of *Dosidicus gigas*. 1989 - 2016

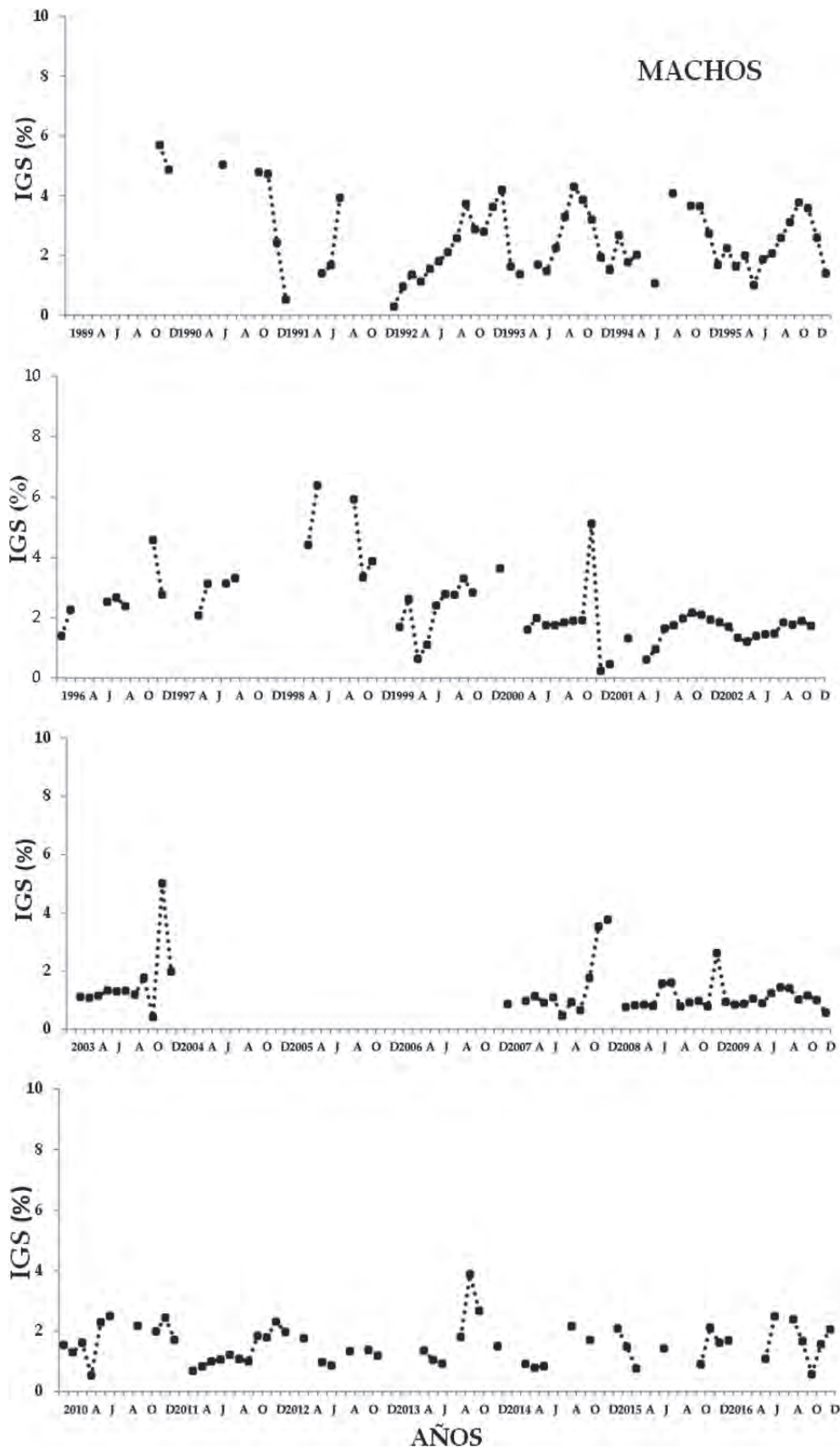


Figura 6.- Variación mensual del Índice gonadosomático (IGS) para hembras y machos de *D. gigas* desde 1989 hasta el 2016

Figura 6. Monthly variation of the Gonadosomatic index (GPI) by sex of *Dosidicus gigas*. 1989-2016

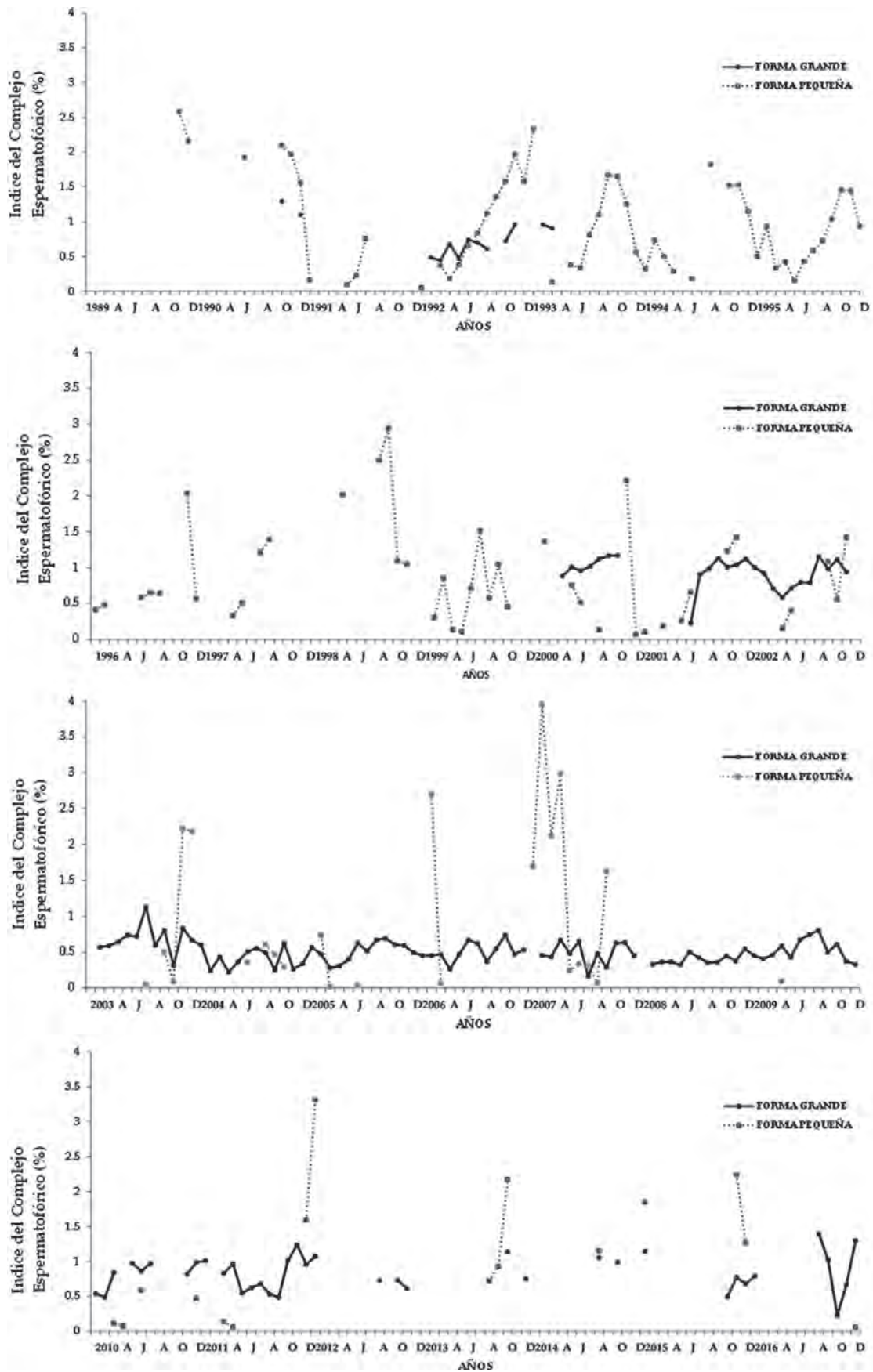


Figura 7.- Variación mensual del Índice del Complejo Espermatofórico (SCI), para la forma grande y pequeña de *D. gigas*. 1989-2016

Figure 7. Monthly variation of the Spermatozoic Complex Index (SCI), for the large and small form of *D. gigas*. 1989-2016

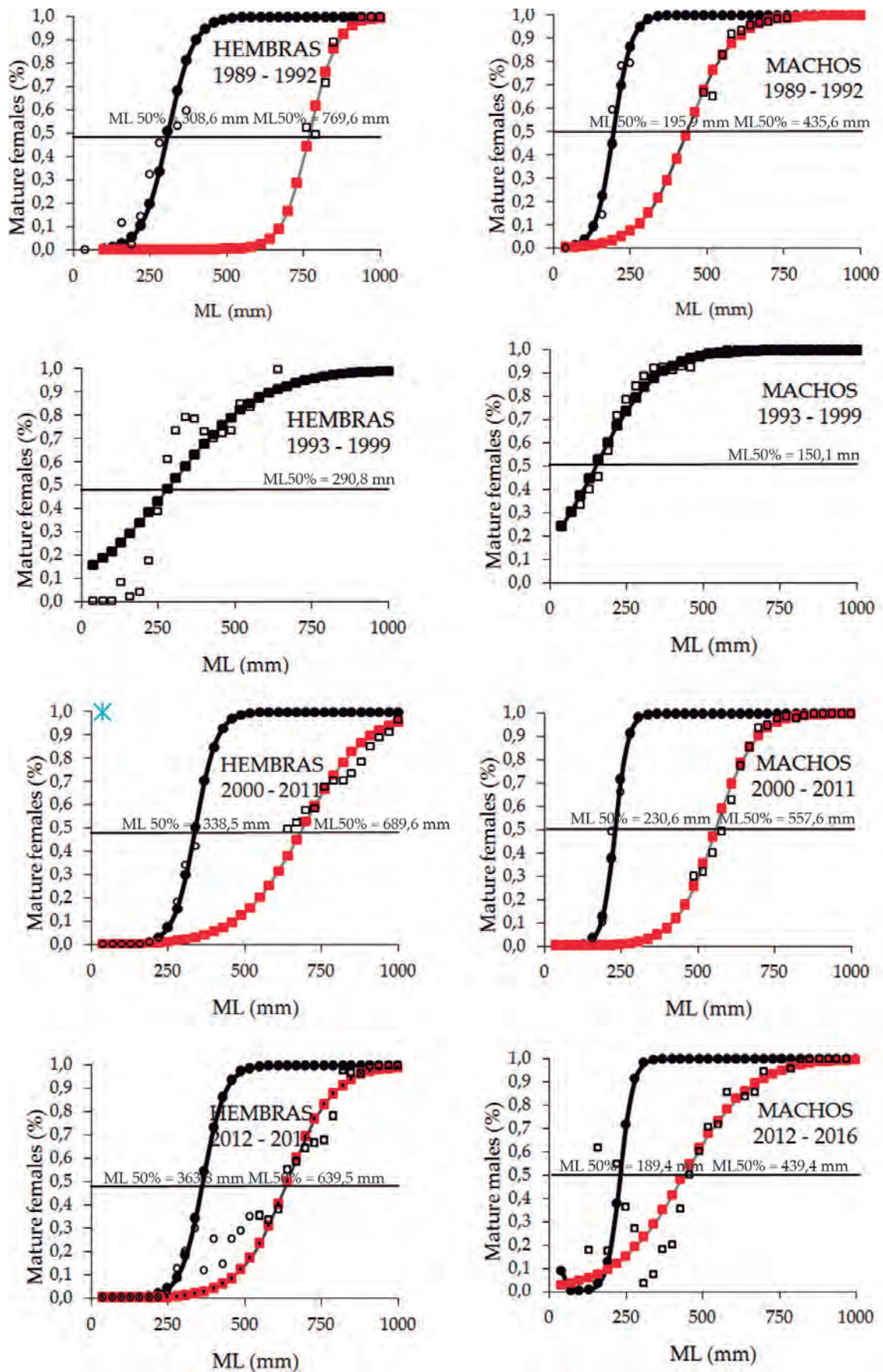


Figura 8.- Longitud de madurez por sexos y periodos de *D. gigas* desde 1989 hasta el 2016

Figure 8. Length of maturity by sex and periods of *D. gigas* from 1989 to 2016

Variación temporal del IGN por grupo de tallas

Por grupo de tallas, el IGN, para el grupo de individuos grandes, presentó máximos valores en primavera, durante los años 1991, 1992-1993, incrementándose progresivamente hasta el 2011. Para el grupo de tallas pequeñas (encontrado en la pesquería principalmente desde 1989 hasta 1999) se observó el mismo patrón de maduración, haciéndose más intensos durante el periodo 1997-1999, cuando se registraron los mayores valores de IGN (Fig. 5).

Variación mensual de IGS por sexos

Durante el periodo estudiado y sin diferenciar el tamaño de los adultos (grupo de la forma pequeña, grupo de la forma grande) los valores del IGS en las hembras son mayores a los registrados en los machos. Es decir, durante los procesos de maduración, los ovarios alcanzan peso que es proporcional al peso del cuerpo, mientras que el peso de los testículos es menor. Así mismo, en las hembras se observa incremento gradual de los valores de IGS en el tiempo, en los machos esta tendencia no se verifica con claridad (Fig. 6).

El SCI, utilizado para describir el ciclo de maduración de los machos, corrobora lo observado con los otros índices y con la proporción de ejemplares maduros, resaltando que la proporción de las gónadas y glándulas anexas (en masa somática) es mayor en el grupo de tallas pequeñas, que en los de mayor tamaño (Fig. 7).

Talla de primera madurez

Con los índices ya indicados se identificaron periodos reproductivos distintos a lo largo del tiempo (1989-1992, 1993-1999, 2000-2011, 2012-2016). En cada uno de estos periodos se estimó la longitud de primera madurez para hembras y machos. En la figura 8 se presentan los parámetros de las ojivas de madurez usados para el ajuste y los L_{50} obtenidos. Para el caso de hembras y machos, los L_{50} fueron estimados considerando grupos pequeños y grandes, obteniéndose una ojiva de madurez para cada grupo. Los resultados por grupo de talla no muestran cambios importantes en el inicio de la maduración.

Por otro lado, las ojivas elaboradas por sexo muestran que los machos alcanzan la madurez a una talla menor que las hembras. Un análisis detallado de los valores de L_{50} por sexo es mostrado en la figura 8. Los valores de L_{50} por sexos y grupos de sub-stocks no muestran tendencia declinante. Durante el periodo 1989 – 1999 e inicios de los '90 predominó el grupo que maduró a menor talla, con excepción de los años 1992 y 1993 en que se presentaron ambos grupos en la pesquería; a partir del 2000 los individuos de mayor talla fueron los que predominaron en la pesquería nacional, de acuerdo a los informes presentados por la Delegación China en las reuniones de la OROP-PS, quienes reportaron que

Temporal variation of NGI by size group

By size group, the NGI, for the group of large individuals, presented maximum values in spring, during the years 1991, 1992-1993, increasing progressively until 2011. For the small size group (found in the fishery mainly from 1989 to 1999) the same pattern of maturation was observed, becoming more intense during the period 1997-1999, when the highest NGI values were recorded (Fig. 5).

Monthly variation of GSI by sex

During the period studied and without differentiating the size of the adults (group of the small form, group of the large form) the values of the GSI in females are higher than those recorded in males. That is, during the maturation process, the ovaries reach a weight that is proportional to the weight of the body, while the weight of the testicles is less. Likewise, in females, there is a gradual increase in the values of GSI over time; in males, this trend is not clearly observed (Fig. 6).

The SCI, used to describe the maturation cycle of the males, corroborates what was observed with the other indices and with the proportion of mature specimens, highlighting that the proportion of the gonads and attached glands (in somatic mass) is higher in the small size group than in the larger size one (Fig. 7).

Size at first maturity

With the reproductive indices, different reproductive periods were identified over time (1989-1992, 1993-1999, 2000-2011, and 2012-2016). In each of these periods the length at first maturity for females and males was estimated. The parameters of the maturity ogive used for the adjustment and the L_{50} obtained are presented in Figure 8. For females and males, the L_{50} were estimated considering small and large groups, obtaining a maturity ogive for each group. Results by size group do not show significant changes in the beginning of the maturation process.

On the other hand, sex-specific ogives show that males reach maturity at a smaller size than females. A detailed analysis of the L_{50} values by sex is shown in Figure 8. L_{50} values by sex and sub-stock groups show no declining trend. During the period 1989 – 1999 and the early 1990s, the group that matured at a smaller size predominated, with the exception of the years 1992 and 1993, when both groups were present in the fishery; from 2000 onwards, the largest individuals were those that predominated in the national fishery, according to reports presented by the Chinese Delegation at

capturaron principalmente el grupo de las pequeñas (Li *et al.* 2016). La presencia de dos grupos o más de adultos desovantes (NESIS 1970, 1983; NIGMATULLIN *et al.* 2001; MARKAIDA 2001, ARGÜELLES y TAFUR 2010) pertenecientes a una misma población, es una característica poblacional a tomar en cuenta en futuras estimaciones de la producción potencial de huevos, las que deberían realizarse para cada grupo y así conocer el grado posible de participación en el reclutamiento.

A lo largo de toda la serie, los valores de L_{50} para hembras y machos y por grupos de talla, no indican signos de maduración temprana en ningún grupo desde 1989 hasta el 2016, lo cual tiene sentido ya que la pesquería de este recurso es considerada como saludable, que no está sometida aún a sobre explotación (ARGÜELLES *et al.* 2016). Los valores de L_{50} fluctuaron desde 186 mm hasta 447 mm de LM para el caso de hembras del grupo pequeño y de 500 mm hasta 801 mm LM para las del grupo grande. En el caso de los machos, igualmente los L_{50} variaron de 91 mm hasta 336 mm para el grupo pequeño y de 301 mm hasta 548 mm de LM para el grupo de mayor talla (Fig. 9).

the meetings of the SPRFMO, who reported that the catch was mainly by the small group (Li *et al.* 2016). The presence of two or more groups of spawning adults (NESIS 1970, 1983; NIGMATULLIN *et al.* 2001, MARKAIDA 2001, ARGÜELLES & TAFUR 2010) belonging to the same population, is a population characteristic to be taken into account in future estimates of the potential egg production, which should be made for each group and thus know the possible degree of participation in recruitment.

Throughout the series, L_{50} values for females and males and by size groups do not indicate signs of early maturation in any group from 1989 to 2016, which makes sense since the fishery for this resource is considered healthy and not yet over-exploited (ARGÜELLES *et al.* 2016). L_{50} values ranged from 186 mm to 447 mm ML for females of the small group and from 500 mm to 801 mm ML for the larger one. In the case of males, the L_{50} also ranged from 91 mm to 336 mm for the small group and from 301 mm to 548 mm of ML for the larger one (Fig. 9).

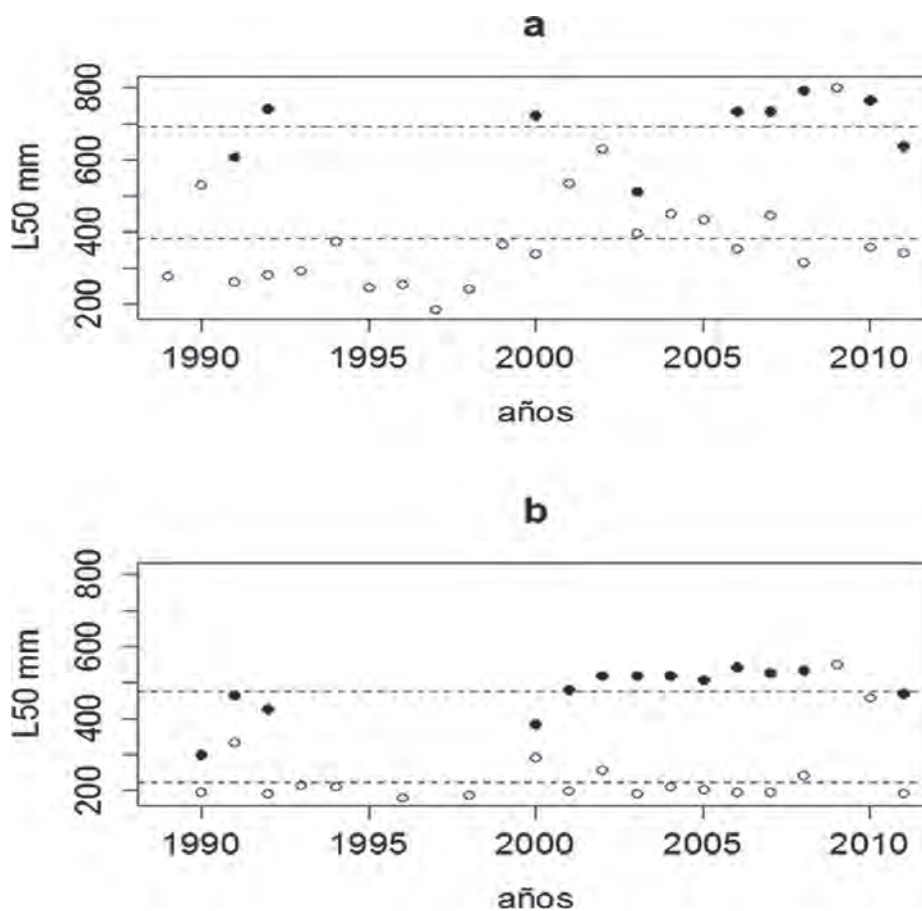


Figura 9.- Variación anual del L_{50} por sexo: hembras (a), machos (b) y grupos de talla de *Dosidicus gigas* desde 1989 hasta el 2016

Figure 9. Annual variation of L_{50} by sex: females (a), males (b) and size groups of *Dosidicus gigas* from 1989 to 2016

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados demuestran que la estación principal de desove de *D. gigas* en el mar peruano durante 1989-1992 y en el periodo 2001-2012 ocurre en primavera-verano, con valores máximos entre octubre y enero; encontrándose además un pico secundario entre julio y agosto (TAFUR y RABÍ 1997, YAMASHIRO *et al.* 1998, TAFUR *et al.* 2001, LIU *et al.* 2010). CLARKE y PALIZA (2000) también informaron la existencia de dos periodos de desove en el hemisferio sur, uno de los picos ocurre en el otoño austral (abril-mayo) y el otro en la primavera austral (agosto/octubre-noviembre). El periodo reproductivo de *D. gigas* capturado en la zona norte y central de la ZEE de Chile (del 20 °S y 41°S entre 2006 y 2008) indica que pueden desovar todo el año, habiendo existido un pico de puesta en el verano austral, de noviembre hasta enero (LIU *et al.* 2010).

Comparativamente, muchas especies tienen la característica de reproducirse en los mismos periodos señalados en este trabajo, la que estaría explicada por la mayor oferta de alimento existente en el ecosistema y que serviría de alimento a las paralarvas que nacen como producto del desove en esta época del año.

Tomando como referencia trabajos anteriores, el tamaño relativo de la glándula nidamental nos proporciona un aceptable indicador de la madurez gonadal (OKUTANI y TANG 1978, DOUWARD *et al.* 1979). La información obtenida en toda la serie para este índice indica patrones estacionales similares usando varios índices reproductivos (IGN e IGS). Se confirman los resultados hallados por TAFUR y RABÍ (1997), TAFUR *et al.* (2001) y TAFUR *et al.* (2010) quienes sugieren la presencia de dos subpoblaciones en la ZEE peruana y una marcada estacionalidad del desove.

Los índices usados para la determinación de épocas de desove de *D. gigas* en el mar peruano muestran una clara estacionalidad durante el periodo estudiado. Las épocas de desove halladas en este estudio son similares a las obtenidas por NESIS (1970, 1983), lo que demuestra que el desove se realiza durante la primavera y el verano del hemisferio sur. Del mismo modo KUROIWA (1998) analizando la variación mensual de la madurez gonadal del calamar gigante en el Perú y en aguas internacionales durante 1984-1991, sostiene que el pico de desove se produce en octubre.

En la costa oeste de México incluyendo el Golfo de California, se observó un intenso apareamiento entre octubre y diciembre de 1971 (SATO 1976), además paralarvas rhynchoteution, similares a *D. gigas*, fueron capturadas en el oeste de México en febrero (OKUTANI y MCGOWAN 1969). Esto lleva a pensar

4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The results show that the main spawning season of *D. gigas* in the Peruvian sea during 1989-1992 and in the period 2001-2012 occurs in spring-summer, with peak values between October and January, with a secondary peak between July and August (TAFUR & RABÍ 1997, YAMASHIRO *et al.* 1998, TAFUR *et al.* 2001, LIU *et al.* 2010). CLARKE & PALIZA (2000) also reported the existence of two spawning periods in the southern hemisphere, one of the peaks occurring in the southern autumn (April-May) and the other in the southern spring (August/October-November). The breeding period of *D. gigas* caught in the northern and central areas of Chile's EEZ (20 and 41°S between 2006 and 2008) indicates that they can spawn all year round, with a spawning peak in the southern summer, from November to January (LIU *et al.* 2010).

Comparatively, many species have the characteristic of reproducing the same periods indicated in this paper. This preference would be explained by the greater supply of food existing in the ecosystem at this time of year that will serve as food for the paralarvae that are born as a result of spawning at this time of year.

Taking as reference previous papers, the relative size of the nidamental gland provides us with an acceptable indicator of gonadal maturity (OKUTANI & TANG 1978, DOUWARD *et al.* 1979). The information obtained throughout the series for this index indicate similar seasonal patterns using several reproductive indices (NGI and GSI). The results found by TAFUR & RABÍ (1997), TAFUR *et al.* (2001) and TAFUR *et al.* (2010) are confirmed and suggest the presence of two subpopulations in the Peruvian EEZ and a marked seasonality of spawning.

The indices used for the determination of spawning seasons of *D. gigas* in Peruvian sea show a clear seasonality during the period studied. The spawning seasons found in this study are similar to those obtained by NESIS (1970, 1983), which indicates that spawning is carried out during the southern hemisphere spring and summer. Similarly, KUROIWA (1998) analyzing the monthly variation of gonadal maturity of the jumbo flying squid in Peru and international waters during 1984-1991, indicates that the spawning peak occurs in October.

On the West coast of Mexico including the Gulf of California, intense mating was observed between October and December 1971 (SATO 1976), and rhynchoteution paralarvae, similar to *D. gigas*, were captured in Western Mexico in February (OKUTANI & MCGOWAN 1969). This suggests

que, probablemente, el pico de desove secundario detectado en el Perú sea más intenso en el hemisferio norte que en el sur.

Al analizar a los ejemplares maduros tomando en cuenta la talla, concluimos que los machos maduran a tamaños más pequeños que las hembras, lo que ha sido normalmente descrito para cefalópodos en general (GUERRA y ROCHA 1994). El rango de tamaños para machos y hembras maduros encontrados en este trabajo son similares a los reportados en aguas oceánicas frente a Perú y Chile por NESIS (1970) y en muestras colectadas frente al Perú, Chile y en aguas adyacentes por MASUDA *et al.* (1998).

La presencia de por lo menos dos grupos de talla de la especie en el Perú, una denominada forma pequeña y maduración temprana y la otra de tamaño mediano - grande y maduración tardía, se confirma con el análisis de la relación LM - IGN. En especies de desove intermitente o múltiple, se observa que las hembras desovan a dos diferentes tamaños modales. Esta característica ha sido advertida sobre todo durante los años 1992 y 1993, desapareciendo después en 1994 y 1995, y también en el periodo que empezó en el 2000 (después de El Niño 1997-1998). Estos resultados confirman lo hallado por MASUDA *et al.* (1998) quienes encuentran los mismos grupos en un estudio realizado en el Perú, Ecuador y la altamar adyacente entre los años 1987 y 1995.

En las aguas oceánicas del centro-sur de Chile, se encontraron calamares de tamaño mediano en invierno (julio-septiembre), calamares medianos-grandes en primavera (octubre-diciembre) y pequeños inmaduros y maduros en verano (enero-febrero) (IBÁÑEZ y CUBILLOS 2007) estos autores postularon que los cambios espaciales y temporales en la estructura de tamaño de *D. gigas* en el centro sur de Chile se debieron probablemente a la existencia de una estrategia migratoria de la especie en el área de estudio.

Finalmente, el calamar gigante o pota posee glándulas anexas para hembras y machos que lo convierten en un recurso muy dinámico y con algunos detalles importantes a considerar tales como: la hembra es la que fecunda al óvulo, por lo tanto la presencia de folículos post-ovulatorios en los ovarios de esta especie, en este caso, no es una estructura celular que indica desove, sino básicamente ovulación sumado a ser una especie con desarrollo ovocitario asincrónico con desove monocíclico (PEREA *et al.* 2018). En el caso de los machos, la pérdida del peso del complejo espermatofórico tampoco está necesariamente vinculada al periodo reproductivo, pudiendo copular un macho con hembras, no necesariamente cuando se encuentran en maduración avanzada.

that the secondary spawning peak detected in Peru is likely to be more intense in the northern hemisphere than in the southern one.

When analyzing mature specimens by size, we conclude that males mature at smaller sizes than females, which has been normally described for cephalopods in general (GONZÁLEZ *et al.* 1994, GUERRA & ROCHA 1994). The range of sizes for mature males and females found in this study are similar to those reported in oceanic waters off Peru and Chile by NESIS (1970) and in samples collected off Peru, Chile and adjacent waters by MASUDA *et al.* (1998).

The presence of at least two size groups of the species in Peru, one small and early maturing and the other medium to large and late maturing, is confirmed by the analysis of the ML - NGI relationship. In intermittent or multiple spawning species, females spawn at two different modal sizes. This characteristic has been noted especially during the years 1992 and 1993, disappearing later in 1994 and 1995, and also in the period that began in 2000 (after El Niño 1997-1998). These results confirm the findings of MASUDA *et al.* (1998) who found the same groups in a study conducted in Peru, Ecuador and the adjacent high seas between 1987 and 1995.

In the oceanic waters of Central-Southern Chile, medium-sized squids were found in winter (July-September), medium-large ones in spring (October-December) and small immature and mature ones in summer (January-February). IBÁÑEZ & CUBILLOS (2007) postulated that the spatial and temporal changes in the size structure of *D. gigas* in Central southern Chile were probably due to the existence of a migratory species strategy in the study area.

Finally, the jumbo flying squid has attached glands for females and males that make it a very dynamic resource and with some important details to consider such as: the female is the one that fertilizes the ovum, therefore the presence of post-ovulatory follicles in the ovaries of this species, in this case, is not a cellular structure that indicates spawning, but basically ovulation added to being a species with asynchronous oocyte development with monocyclic spawning (PEREA *et al.* 2018). In the case of males, weight loss of the spermatophoric complex is not necessarily linked to the reproductive period either, and a male may copulate with females, not necessarily when they are at an advanced stage of maturity. For these reasons, we believe it is important to use the various indices described in this paper, which

Por estas razones creemos importante utilizar los diversos índices descritos en este trabajo, que tienen diferentes interpretaciones y alcances, cuyas fluctuaciones en el tiempo muestran el estado y la dinámica reproductiva del stock, lo que coadyuva a mejorar su manejo pesquero.

have different interpretations and scopes, whose fluctuations over time show the reproductive status and dynamics of the stock, which helps to improve its fisheries management.

5. REFERENCIAS / REFERENCES

- ARGÜELLES J, YAMASHIRO C. 1997. Estimación de la población del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el litoral peruano mediante el análisis de cohortes. *Imarpe. Inf Prog Inst Mar Perú*. N° 72: 3-24.
- ARGÜELLES J, RODHOUSE P G, VILLEGAS P, CASTILLO G. 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fisheries Research*. 34: 51-61.
- ARGÜELLES J, TAFUR R, TAPE A, VILLEGAS P, KEYL F, DOMINGUEZ N, SALAZAR M. 2008. Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters, 1989-2004. *Progress in Oceanography*. 79: 308-312.
- ARGÜELLES J, TAFUR R. 2010. New insights on the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Northern Humboldt System: Size at maturity, somatic and reproductive investment. *Fisheries Research*. 106: 185-192.
- ARGÜELLES J, CSIRKE J, YAMASHIRO C, MARIÁTEGUI L, TAFUR R. 2016. Notes on research needs and the type and level of detail of the data on fishing activities and fishing impacts to be required from all fleets fishing for jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the SPRFMO convention area. SPRFMO. 4th Meeting of the Scientific Committee. The Hague, Kingdom of the Netherlands 10-15 October. SC-04-20, 9 pp.
- ARKHIPKIN A, MURZOV S A. 1986. Age and growth patterns of squid *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae). In *Present state of fishery for squids and prospects of its development*. Edited by B. G. Ivanov. VNIRO Press, Moscow. pp. 107-123.
- ARKHIPKIN A, ARGÜELLES J, SHCHERBICH Z, YAMASHIRO C. 2015. Ambient temperature influence adult size and life span in jumbo squid *Dosidicus gigas*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 72 (3): 400-409.
- BOYLE P R, NEGOILE M A K. 1993. Assessment of maturity state and seasonality of reproduction in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Scottish waters. In: T. Okutani, R. K. O'Dor and T. Kubodera (eds.) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*. Tokai University Press, Tokai. 37-48.
- BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C. 2011. Protocolo para estudios sobre el proceso reproductivo de peces pelágicos y demersales. *Inf Inst Mar Perú*. 38(4): 303 - 306.
- CASTRO B G, GARRIDO J L, SOTELO C G. 1992. Changes in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation. *Mar Biol*. 114:11-20.
- CASTRO B G, LEE P G. 1994. The effects of semi-purified diets on growth and condition of *Sepia officinalis* L. (Mollusca: Cephalopoda). *Comp Biochem Physiol*. 109A: 1007-1016.
- CHEN X, LU H, BILIN L, CHEN Y. 2010. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 91(1): 229-235. doi:10.1017/S0025315410001438.
- CLARKE R, PALIZA O. 2000. The Humboldt Current squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 35: 1-39.
- CORTEZ T, CASTRO B G, GUERRA A. 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Mar. Biol*. 123: 505-510.
- DÍAZ-ÚRIBE J G, HERNÁNDEZ-HERRERA A, MORALES-BOJÓRQUEZ E, MARTÍNEZ-AGUILAR S, SUÁREZ-HIGUERA MC, HERNÁNDEZ-LÓPEZ A. 2006. Histological validation of the gonadal maturation stages of female jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Cienc Mar*. 32: 23-31.
- DOUWARD R D, VESSEY R D, O'DOR E, AMARATUNGA R K. 1979. Aspects of maturation mating, spawning and larval development in *Illex illecebrosus* relevant to field studies. *ICNAF Res. Doc*. 79/11/13. Ser. No. 5338: 1 - 14.
- GUERRA A, ROCHA F. 1994. The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain) *Fish. Res*. 21: 43-69.
- HERNÁNDEZ-HERRERA A, MORALES-BOJÓRQUEZ E, NEVAREZ-MARTÍNEZ M, BALMORI-RAMÍREZ A, RIVERA-PARRA G. 1996. Distribución de tallas y aspectos de la reproducción del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California, México. *Ciencia Pesquera*. 12: 85-89.
- HOWAIDA R G, HANLON R T, HANAFY M H, EL-ETREBY S G. 1998. Maturation, fecundity and seasonality of reproduction of two commercially valuable cuttlefish, *Sepia pharaonis* and *S. dollfusi*, in the Suez Canal. *Fish Res*. 36: 99-115.
- IBÁÑEZ C M, CUBILLOS L A. 2007. Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) off central-South Chile. *Sci. Mar*. 71(1): 123-128.
- KUROIWA M. 1998. Exploration of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, resources in the Southeastern Pacific Ocean with notes on the history of jigging surveys by the Japan Marine Fishery Resources Research Center. Pp. 89-105. In Okutani, T. (Ed.), *Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic Squids*, Tokyo, and July 18-19, 1996. *JAMARC*. 269 pp.
- LI G, CHEN X J, ZOU X, LIU B L. 2016. China's Annual Report Part II: Squid Jigging Fishery SC-04-11. 4th Meeting of the Scientific Committee. The Hague, Kingdom of the Netherlands, 10 - 15.
- LIU B L, CHEN X J, LU H J, CHEN Y, QIAN W G. 2010. Fishery biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* off Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *Sci. Mar*. 74: 687-695.

- MARIÁTEGUI L, TAÍPE A. 1996. Distribución y abundancia relativa del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Perú. IMARPE. Inf Prog Inst Mar Perú. N°34: 3-28.
- MARKAIDA U. 2001. Biología del calamar gigante *Dosidicus gigas* Orbigny, 1835 (Cephalopoda: Ommastrephidae) en el Golfo de California, México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior Ensenada.
- MARKAIDA U. 2006. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997–1998 El Niño event. Fish Res. 79: 28–37.
- MARKAIDA U, SOSA-NISHIZAKI O. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995–1997. Fish Res. 54: 63–82.
- MARKAIDA U, QUIÑÓNEZ-VELÁZQUEZ C, SOSA-NISHIZAKI O. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. Fish Res. 66: 31–47.
- MASUDA S, YOKAWA K, YATSU A, KAWAHARA S. 1998. Growth and population structure of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific Ocean. Pp. 107-118. In Okutani, T. (Ed.), Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic Squids, Tokyo. July 18-19, 1996. JAMARC. 269 pp.
- MICHEL G E, KLETT A, OCHOA R I. 1986. Estudio preliminar para la determinación de madurez gonádica del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835). México. Ciencia Pesquera. 5: 77-89.
- NESIS K N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. Oceanology. 10(1): 108-118.
- NESIS K N. 1983. *Dosidicus gigas*, In: Cephalopod life cycles. Vol. 1. Species accounts. P.R. Boyle (ed.). London e.a., Academic Press. 215-231 pp.
- NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fish Res. 54: 9–19.
- NIGMATULLIN C M, MARKAIDA U. 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas*. J Mar Biol Assoc UK. 89: 789–801.
- OKUTANI T, MCGOWAN J A. 1969. Systematics, distribution, and abundance of the epipelagic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current. April 1954-March 1957. Bull. Scripps Inst. Ocean. 14: 90.
- OKUTANI T, TANG I H. 1978. Reviews and biology commercially import squid in Japanese and adjacent waters. I. *Symplectoteuthys oualaniensis* (Lesson). Veliger. 21: 87 – 94.
- PEREA A, SÁNCHEZ J, BUITRÓN B. 2018. Escala de madurez gonadal del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae). Bol Inst Mar Perú. 33(2): 137-152
- ROBINSON C J, GÓMEZ-GUTIÉRREZ J, SALAS DE LEÓN D A. 2013. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll a (1998-2012). Fishery Research. 137: 97-103.
- ROCHA F, VEGA M A. 2003. Overview of cephalopod fisheries in Chilean waters. Fisheries Research. 60: 151–159.
- SATO T. 1976. Results of exploratory fishing for *Dosidicus gigas* (D'Orbigny) off California and Mexico. FAO Fish. Rep. 170 (Supl. 1): 61-67.
- SOEDA J, ARAYA H, OTSUKI T, ISHII T, MOROOKA M. 1959. Investigations on Squid Resources II. Survey Report Marine Resources in Hokkaido Region. 15: 1-106.
- TAFUR R, RABÍ M. 1997. Reproduction of the jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off Peruvian coasts. Sci. Mar. 61 (Supl. 2): 33-37.
- TAFUR R, VILLEGAS P, RABÍ M, YAMASHIRO C. 2001. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian Waters. Fish. Res. 54: 33-50.
- TAFUR R, KEYL F, ARGÜELLES J. 2010. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in relation to environmental variability of the northern Humboldt Current System. Mar. Ecol. Prog. Ser. 400: 127-141.
- VAZZOLER A. 1982. Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. Reprodução e crescimento. CNPq, Programa Nacional de Zoologia, Brasília. 2: 108.
- YAMASHIRO C, MARIÁTEGUI L, RUBIO J, ARGÜELLES J, TAFUR R, TAÍPE A, RABÍ M. 1998. Jumbo flying squid fishery in Peru. In: Okutani, T. (Ed.), Large Pelagic Squid. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, pp. 121–125 (Contributed Paper to International Symposium).
- ZÚÑIGA M J, CUBILLOS L A, IBÁÑEZ C. 2008. A regular pattern of periodicity in the monthly catch of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) along the Chilean coast (2002-2005). Cienc. Mar. 34(1): 91-99.

<ftp://ftp.fao.org/fi/stat/summary/a1e.pdf>