

CRECIMIENTO ALOMÉTRICO DE LAS MANDÍBULAS DEL CALAMAR *DOSIDICUS GIGAS* (ORBIGNY, 1835) EN EL PACÍFICO SURESTE

David López-Córdova y Christian M. Ibáñez
Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida,
Universidad Andres Bello, República 440, Santiago, Chile
d.lopez.c.22@gmail.com; ibanez.christian@gmail.com

RESUMEN

El crecimiento desproporcionado de ciertas estructuras corporales se llama alometría y su estudio tiene implicancias ecológicas y evolutivas. Las estructuras duras de los cefalópodos (statolitos, pluma y mandíbulas) se han utilizado para observar y cuantificar la edad y crecimiento en diferentes especies. Dado el crecimiento acelerado de estos animales es probable que las mandíbulas presenten alometría positiva. Para evaluar esto se realizaron 12 mediciones morfométricas de las mandíbulas inferiores y superiores de 66 calamares de la especie *Dosidicus gigas* capturados frente a Chile durante primavera del año 2003. Se realizaron análisis estadísticos univariados y multivariados para evidenciar alometría de las mandíbulas. Los resultados de los análisis univariados mostraron que casi todas (11/12) las medidas morfométricas presentaron una alometría positiva, en relación al tamaño de los calamares. En los análisis multivariados, casi todas (4/6) las estructuras de la mandíbula superior presentaron alometría, mientras que la mayoría (4/6) de las estructuras de la mandíbula inferior presentaron isometría. Este estudio proporciona evidencia de que las mandíbulas de los calamares crecen a diferentes tasas, alométricamente en las mandíbulas superiores e isométricamente en las inferiores (a excepción de la longitud del rostro). Esta información permitiría decidir cuál de las mandíbulas utilizar en los estudios de edad y crecimiento de calamares, análisis de contenido estomacal, identificación de especies y comparación de poblaciones.

Palabras claves: Jibia, *Dosidicus gigas*, cefalópodos, morfometría, alometría, Chile.

ABSTRACT

Beak allometric growth of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in Southeastern Pacific Ocean. The disproportionate growth of certain body structures is called allometry and its study has ecological and evolutionary implications. The hard structures of cephalopods (statoliths, gladius and beaks) have been used to observe and quantify age and growth in different species. Given the fast growth of these animals, the beaks are likely to have positive allometry. To evaluate this, 12 morphometric measurements of the lower and upper beaks of 66 squids of the species *Dosidicus gigas* captured in front of Chile during the spring of 2003 were performed. Univariate and multivariate statistical analyses were performed to demonstrate allometry of the beaks. The results of the univariate analyses showed that almost all (11/12) the morphometric measurements presented a positive allometry, in relation to the size of the squids. In the multivariate analyses, almost all (4/6) structures of the upper beak presented allometry, while the majority (4/6) of the structures of the lower beak presented isometry. This study provides evidence that the squid's beaks grow at different rates, allometrically in the upper beaks grow and isometrically in the lower beaks (except for the rostral length). This information would allow us to decide which of the beaks to use in studies of age and growth of squid, stomach content analysis, identification of species and comparison of populations.

Keywords: Jumbo squid, *Dosidicus gigas*, cephalopods, morphometry, allometry, Chile.

INTRODUCCIÓN

La alometría estudia los cambios de distintos rasgos asociados con la variación del tamaño corporal de los organismos (Huxley 1932, Klingenberg 1998). El crecimiento a menudo va acompañado de cambios tanto en la proporción como en el tamaño, lo que se conoce como el patrón de crecimiento

relativo o alométrico (es decir, cambios de forma durante el desarrollo). El crecimiento isométrico se refiere a estructuras que varían proporcionalmente con el tamaño corporal, mientras que el crecimiento alométrico ocurre cuando una estructura no covaría en proporción lineal con el tamaño corporal (Huxley 1932, Klingenberg 1996, 1998, Gayon 2000). Existen al menos tres tipos de alometría según Klingenberg (1998): estática, ontogenética y evolutiva. La estática se refiere a la alometría resultante de la variación entre individuos de la misma población y grupo de edad (Gould 1975); la ontogenética se ajusta a la covariación entre caracteres durante el crecimiento del mismo individuo (Huxley 1932) y la evolutiva refleja la covariación evolutiva de diferentes rasgos y especies a lo largo de las ramas de la filogenia (Klingenberg 1998).

El estudio de la morfometría de estructuras duras en animales de cuerpo blando proporciona una base sólida para establecer relaciones alométricas generalizadas entre las estructuras duras y el tamaño corporal, y puede contribuir a la comprensión de las leyes de crecimiento en invertebrados marinos. Los moluscos marinos en general y los cefalópodos en particular se caracterizan por su cuerpo blando que en muchas ocasiones carece de estructuras duras que funcionen como un esqueleto interno. Los cefalópodos coleoideos (calamares y pulpos) carecen de concha externa y algunas de las estructuras duras que poseen son los estatolitos, el gladio o pluma y las mandíbulas o picos (Boyle y Rodhouse 2005). Estas estructuras forman anillos de crecimiento y se han utilizado para estimar la edad y crecimiento de los cefalópodos (Semmens *et al.* 2004, Boyle y Rodhouse 2005, Arkhipkin y Shcherbich 2012, Liu *et al.* 2015a, Fang *et al.* 2016). Entre estas, las mandíbulas, que son el principal órgano de alimentación, se han usado recientemente para determinar la edad de los calamares (*e.g.*, Liu *et al.* 2015a, Fang *et al.* 2016), ya que tienen una morfología estable debido a su estructura quitinosa (Clarke, 1986). Sin embargo, las mandíbulas poseen una forma compleja y están compuestas por varias partes que ensamblan entre sí (Figura 1), que potencialmente podrían crecer a diferentes proporciones y presentar alometría multivariada. Por esta razón es interesante evaluar si su incremento relativo al tamaño corporal es isométrico o alométrico.

El objetivo de este estudio es encontrar evidencia de que las mandíbulas de los calamares *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) crecen a diferentes tasas debido a la alometría.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y recolección de muestras

Un total de 66 especímenes adultos del calamar *Dosidicus gigas* fueron capturados cerca de la costa de Talcahuano durante primavera del año 2003. A cada ejemplar se le midió la Longitud del Manto (LM, cm) y se le extrajeron las mandíbulas (inferior y superior), que fueron preservadas en etanol al 95%.

Un total de 12 medidas morfométricas fueron realizadas en los picos de *D. gigas* (Figura 1), mediante un pie de metro (precisión 0,01 mm), siguiendo las sugerencias de Clarke (1986). Las medidas realizadas fueron (Figura 1): longitud de la capucha superior (LCAS, distancia A-B, Figura 1a), longitud de la capucha inferior (LCAI, distancia A-B, Figura 1b), longitud de la cresta superior (LCRS, distancia A-E, Figura 1a), longitud de la cresta inferior (LCRI, distancia A-E, Figura 1b), longitud rostral superior (LRS, distancia A-C, Figura 1a), longitud rostral inferior (LRI, distancia A-C, Figura 1b), ancho rostral superior (ARS, distancia C-D, Figura 1a), ancho rostral inferior (ARI, distancia C-D, Figura 1b), longitud de ala superior (LAS, distancia D-F, Figura 1a), longitud de ala inferior (LAI, distancia D-F, Figura 1b), longitud de pared lateral superior (LPLS, distancia F-G, Figura 1a) y longitud de línea de base inferior (LBI, distancia F-G, Figura 1b).

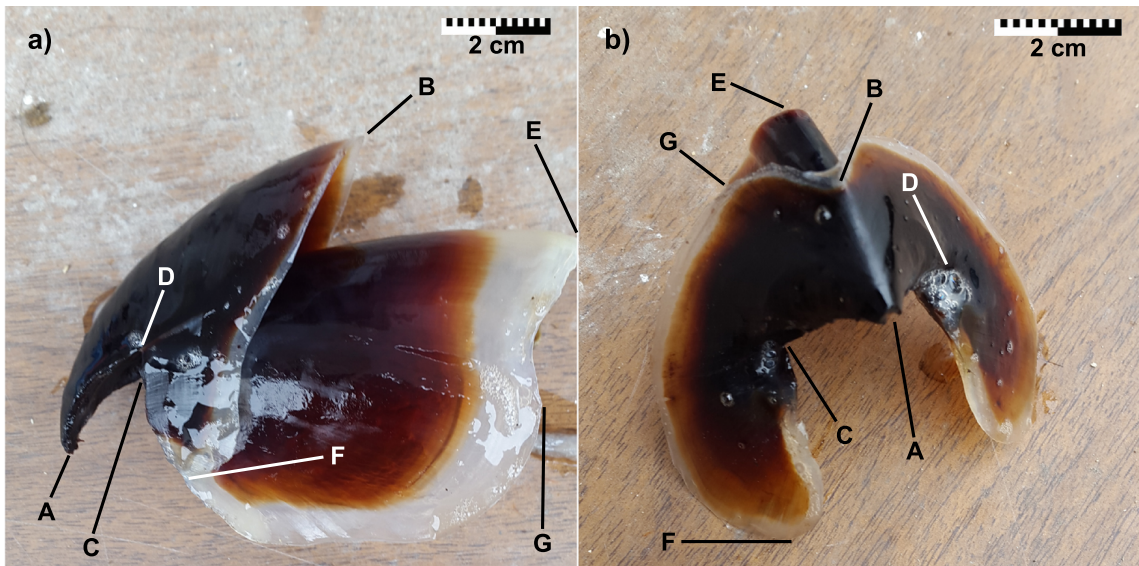


Figura 1. Mediciones morfométricas de las mandíbulas del calamar *Dosidicus gigas* en Chile; a) Mandíbula superior: longitud de la capucha superior (A-B, LCAS), longitud de la cresta superior (A-E, LCRS), longitud rostral superior (A-C, LRS), ancho rostral superior (C-D, ARS), longitud de ala superior (D-F, LAS), longitud de pared lateral superior (F-G, LPLS); (b) Mandíbula inferior: longitud de la capucha inferior (A-B, LCAI), longitud de la cresta inferior (A-E, LCRI), longitud rostral inferior (A-C, LRI), ancho rostral inferior (C-D, ARI), longitud de ala inferior (D-F, LAI), y longitud de línea de base inferior (F-G, LBI).

Análisis alométrico

Primero, se utilizó un enfoque bivariado para determinar el coeficiente alométrico para cada variable con respecto a la Longitud del Manto (LM) de cada calamar. El coeficiente de pendiente y los intervalos de confianza del 95% de la ecuación alométrica estándar ($x = \log(a) + b \log(TL)$) (Huxley 1932) se calcularon mediante regresión de mínimos cuadrados ordinarios (RMCO). Estos cálculos determinan si la ontogenia de las mediciones individuales es isométrica ($b = 1$) con respecto a LM. Cuando un intervalo de confianza del 95% para el coeficiente alométrico no se solapa con la hipótesis nula ($b = 1$, crecimiento isométrico), entonces la pendiente de la variable indica crecimiento alométrico ($b \neq 1$). Además, cuando se define el crecimiento alométrico, podemos inferir crecimiento hipo-alométrico o alometría negativa ($b < 1$) o crecimiento hiper-alométrico o alometría positiva ($b > 1$).

En segundo lugar, se empleó un enfoque multivariado para explorar los cambios potenciales en el espacio de forma sobre la ontogenia dentro de cada individuo, utilizando el Análisis de Componentes Principales (ACP). La alometría multivariada se basó en Jolicoeur (1963) con extensiones de Kowalewski *et al.* (1997). Los datos se transformaron a logaritmo base 10 y se sometieron a ACP. El coeficiente alométrico

para cada variable original se estima dividiendo la carga de CP1 para esa variable por la carga CP1 promedio sobre todas las variables. Los intervalos de confianza del 95% para los coeficientes alométricos se estimaron mediante un bootstrap de 2000 iteraciones. Adicionalmente, los datos de medición originales para 12 variables se transformaron logarítmicamente y se sometieron a una ACP para cada individuo por separado, especificando una matriz de varianza-covarianza. El primer componente (CP1) resume los cambios en el tamaño, mientras que el segundo (CP2) y los componentes posteriores reflejan la variación en las trayectorias de la forma (Shea 1985). La distribución de los valores de CP2 calculados para cada conjunto de datos de cada individuo se inspeccionó visualmente en relación con los valores individuales de LM para identificar posibles cambios en la alometría que indicarían etapas de crecimiento diferencial mediante RMCO (Nikolioudakis *et al.* al. 2010).

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST v2.17 (Hammer *et al.* 2001).

RESULTADOS

El rango de longitudes (LM) de los calamares varió entre 250 y 950 mm (LM promedio 615,2 mm \pm 149,2 D.E.). La longitud rostral de las mandíbulas presentó un amplio rango de tamaños, con una LRS promedio de 16,7 mm \pm 5,3 D.E. para las mandíbulas superiores y una LRI promedio de 16,2 mm \pm 4,9 D.E. para las mandíbulas inferiores (Figura 2).

En las comparaciones bivariadas de cada medida con LM, todas las mediciones morfométricas de las mandíbulas mostraron un buen ajuste ($R^2 = 0,63 - 0,83$) y coeficientes altos ($b > 0,95$) en relación con el tamaño de los calamares (Cuadro 1, Figura 2). Todas las medidas presentaron una alometría significativamente positiva ($b > 1,0$) a excepción de LCAI (Cuadro 1, Figura 2).

El primer componente principal (CP1) de las medidas morfométricas de las mandíbulas representó el 91,6% y el CP2 2,1% de la variación. El gráfico de dispersión de ACP muestra que en el CP1, las variables LAS, LRS, LRI y ARI tienen un efecto positivo mayor sobre el tamaño, que el resto de las variables, mientras que en el CP2, las variables LAI y LCAI tienen un efecto positivo sobre la variación de la forma, en contraste con las variables LRI y ARI que tienen coeficientes negativos (Cuadro 2, Figura 3). Como el CP2 mostró muy poca variación, no se evidenció una asociación significativa entre LM y CP2 ($R^2 = 0,006$; $P = 0,58$; Figura 4), por lo tanto, no se evidencian cambios ontogenéticos en la forma de las mandíbulas.

La alta variación del primer componente principal (>90%) permitió calcular los coeficientes alométricos multivariados. En general, casi todas (4/6) las estructuras de la mandíbula superior presentaron alometría, mientras que la mayoría (4/6) de las estructuras de la mandíbula inferior presentaron isometría (Figura 5). En particular LRS, LAS y LRI tienen alometría positiva, mientras que LCRS, LCAS y LCAI tienen alometría negativa (Figura 5).

Cuadro 1. Evaluación bivariada (log-log) de la alometría de las mandíbulas del calamar *Dosidicus gigas* en Chile.

Medida	Pendiente	R ²	P(b=1)	Tipo crecimiento
LCAS	1,113	0,93	0,0021	Alometría
LRS	1,285	0,90	< 0,001	Alometría
LCRS	1,107	0,92	0,007	Alometría
LAS	1,260	0,81	0,001	Alometría
LPLS	1,120	0,91	0,008	Alometría
ARS	1,155	0,91	0,001	Alometría
LCAI	1,069	0,86	0,198	Isometría
LRI	1,210	0,89	< 0,001	Alometría
LCRI	1,150	0,93	< 0,001	Alometría
LAI	1,199	0,76	< 0,001	Alometría
LBI	1,103	0,88	0,045	Alometría
ARI	1,173	0,89	0,001	Alometría

Cuadro 2. Coeficientes de carga del análisis de componentes principales de los calamares *Dosidicus gigas*.

Medidas		Componentes Principales		
		CP1	CP2	CP3
LCAS	Longitud de la capucha superior	0.2581	0.1268	-0.0751
LRS	Longitud rostral superior	0.3302	-0.0277	-0.6526
LCRS	Longitud de la cresta superior	0.2682	0.0284	0.0475
LAS	Longitud de ala superior	0.3444	-0.2276	0.2435
LPLS	Longitud de pared lateral superior	0.2616	0.0488	0.2374
ARS	Ancho rostral superior	0.2778	-0.2630	-0.2805
LCAI	Longitud de la capucha inferior	0.2799	0.2892	0.5349
LRI	Longitud rostral inferior	0.3136	-0.3700	-0.0047
LCRI	Longitud de la cresta inferior	0.2637	0.2200	0.0409
LAI	Longitud de ala inferior	0.2833	0.6823	-0.2424
LBI	Longitud de línea de base inferior	0.2712	-0.0152	0.1168
ARI	Ancho rostral inferior	0.2969	-0.3525	0.1080
Total de Varianza explicada		91.6%	2.1%	1.4%

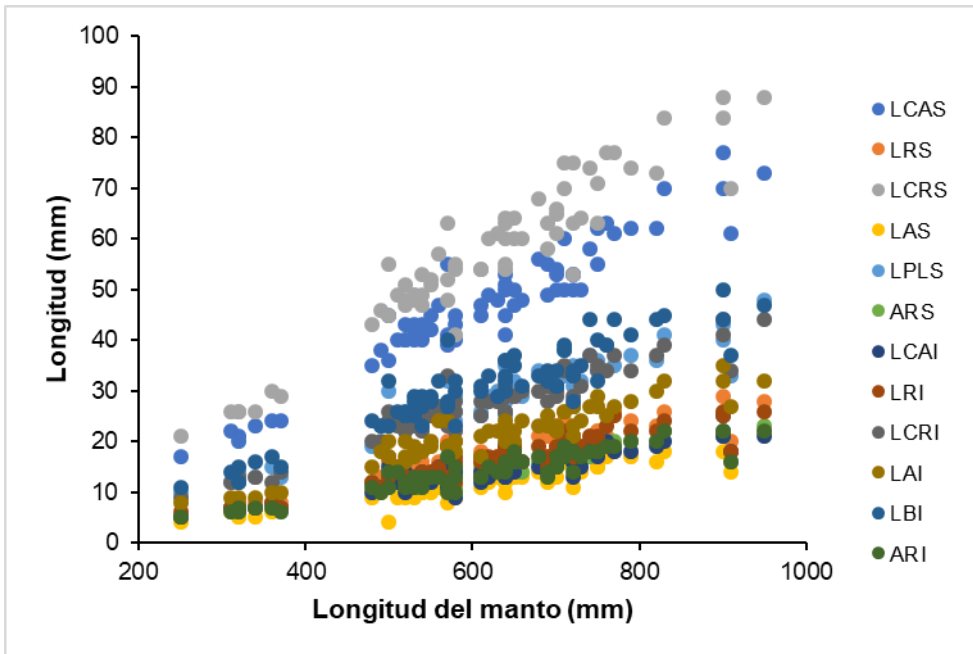


Figura 2. Mediciones morfométricas de las mandíbulas y su relación con la longitud del manto del calamar *Dosidicus gigas* en Chile.

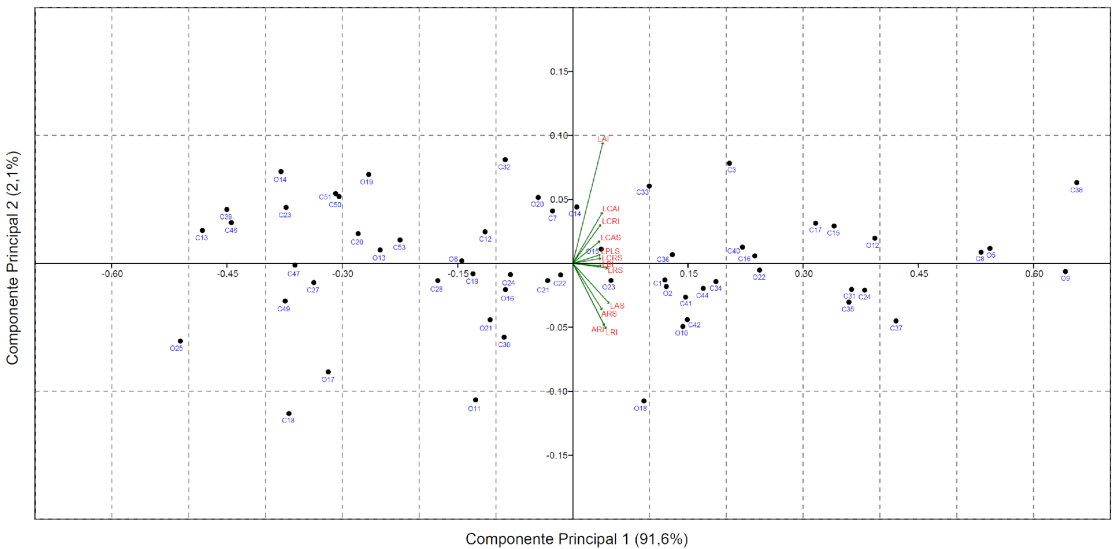


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de las mandíbulas del calamar *Dosidicus gigas*.

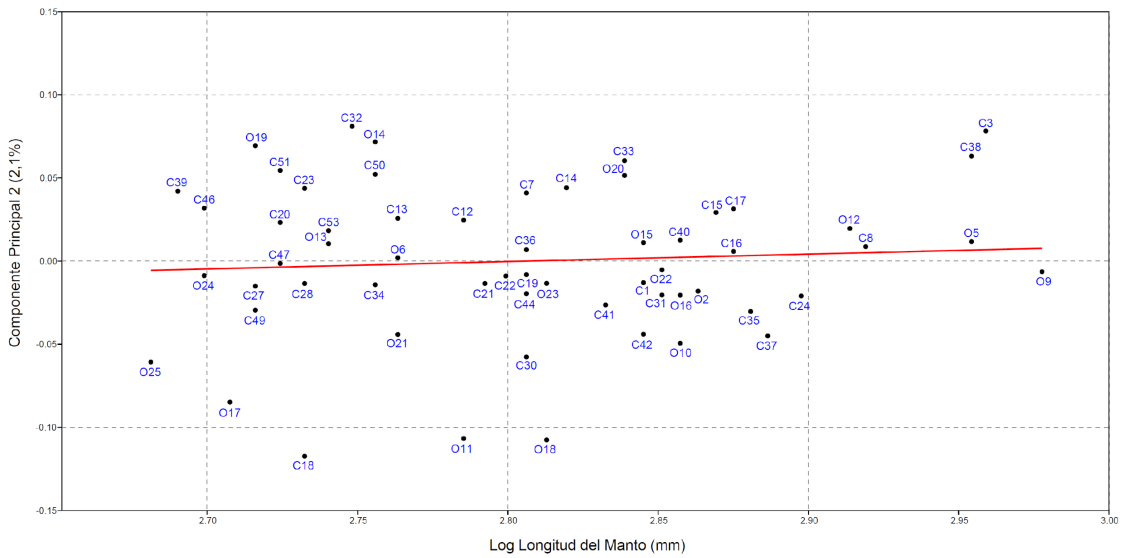


Figura 4. Asociación entre la longitud del manto de los calamares y el componente principal 2

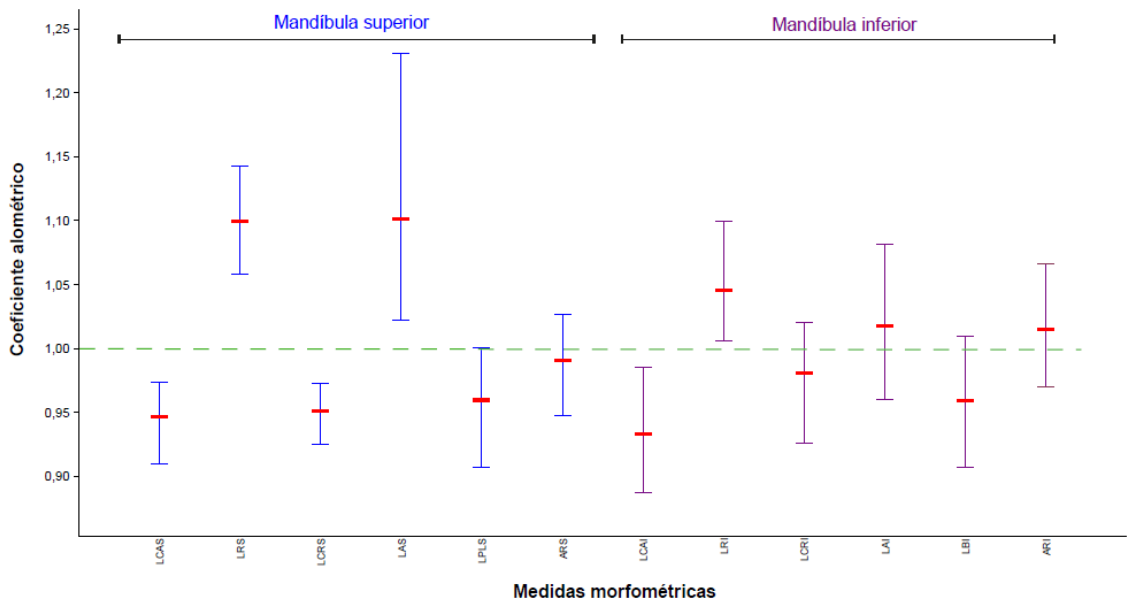


Figura 5. Coeficiente alométrico multivariado de las mandíbulas del calamar *Dosidicus gigas* en Chile. La línea roja es el promedio del coeficiente alométrico y las barras son intervalos de confianza estimados con bootstrap. La línea punteada verde representa la isometría ($b = 1$).

DISCUSIÓN

Este estudio proporciona evidencia de que las mandíbulas de los calamares crecen a diferentes tasas debido a crecimiento alométrico, como ha sido demostrado anteriormente para mandíbulas de calamares loliginidos y omastreídeos (Staudinger *et al.* 2009, Chen *et al.* 2012). Se ha sugerido que esto podría estar relacionado con el rápido crecimiento de estos animales (Boyle y Rodhouse 2005). Los resultados aquí obtenidos demuestran que las mandíbulas superiores crecen alométricamente, mientras que las inferiores lo hacen isométricamente (excepto la longitud del rostro), debido a que la mandíbula superior tiene un coeficiente alométrico mayor que el rostro de la mandíbula inferior. En los estudios de edad y crecimiento de calamares se utilizan las mandíbulas superiores ya que tienen menos desgaste a la erosión por la actividad de alimentación (Liu *et al.* 2015a, Fang *et al.* 2016), ya que estarían sometidas a un crecimiento más rápido, lo que demuestra la relevancia de la información aquí presentada.

Cuantitativamente, los rostros de ambas mandíbulas (inferior LRI y superior LRS), son las estructuras que contribuyen más a la variación de la forma, ambas presentando alometría positiva (Cuadro 1). El rostro es la estructura que se forma primero durante el desarrollo embrionario, y es la más resistente a la digestión y erosión, por lo tanto, se ha sugerido que son ideales para reconstruir el tamaño corporal de los calamares en estudios de contenido estomacal de especies depredadoras (Clarke 1986, Ibáñez *et al.* 2004, Staudinger *et al.* 2009, Vega 2011).

El hecho que no exista una asociación entre CP2 y LM (Figura 4) sugiere que las mandíbulas de *D. gigas* crecen en tamaño, pero no cambian de forma durante el crecimiento. Las mandíbulas de calamares son utilizadas para diferenciar especies o comparar poblaciones de la misma especie (Vega *et al.* 2002, Chen *et al.* 2012, Liu *et al.* 2015b), debido a que son estructuras duras, no afectadas por la variación morfológica, como ocurre con el cuerpo blando. A futuro sería importante comparar patrones de alometría en diferentes especies de calamares ya que estos pueden diferir entre especies y reflejar cambios evolutivos relacionados con factores ecológicos o fisiológicos (Gould 2002; Klingenberg 2010).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al personal del Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano (INPESCA) por su apoyo durante la realización de este estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARKHIPKIN, A.I. y Z.N. SHCHERBICH
2012 Thirty years' progress in age determination of squid using statoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(6), 1389-1398.
- BOYLE, P. y P. RODHOUSE
2005 *Cephalopods: ecology and fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford, 464 pp
- CHEN, X., H. LU, B. LIU, Y. CHEN, S. LI, y M. JIN
2012 Species identification of *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Illex argentinus* (Ommastrephidae) using beak morphological variables. *Scientia Marina*, 76(3), 473-481.

CLARKE, M.R.

1986 A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford, 273 pp.

FANG, Z., J. LI, K. THOMPSON, F. HU, X. CHEN, B. LIU, y Y. CHEN

2016 Age, growth, and population structure of the red flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the North Pacific Ocean, determined from beak microstructure. *Fishery Bulletin*, 114(1), 34-45.

GAYON, J.

2000 History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40(5), 748-758.

GOULD, S.J.

1975 Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contributions to primatology*, 5, 244-292.

GOULD, S.J.

2002 The structure of evolutionary theory. London: Harvard University Press, pp 1433.

HAMMER, Ø., D.A.T. HARPER, y P.D. RYAN

2001 PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

HUXLEY, J.S.

1932 Problems of relative growth. London: Methuen, Co. LTD., pp 276.

IBÁÑEZ C.M., C. GONZÁLEZ y L. CUBILLOS

2004 Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003 *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 32(2): 113-120.

JOLICOEUR, P.

1963 The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19:497-499.

KLINGENBERG, C.P.

1996 Multivariate allometry. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editors. *Advances in Morphometrics*. New York: Plenum Press, pp 23-49.

KLINGENBERG, C.P.

1998 Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73(1), 79-123.

KLINGENBERG, C.P.

2010 Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11(9), 623.

KOWALEWSKI, M., E. DYRESON, J.D. MARCOT, J.A. VARGAS, K.W. FLESSA y D.P. HALLMANN

1997 Phenetic discrimination of biometric simpletons: paleobiological implications of morphospecies in the lingulide brachiopod *Glottidia*. *Paleobiology* 23:444-469.

LIU, B.L., X.J. CHEN, Y. CHEN y G.Y. HU

2015a Determination of squid age using upper beak rostrum sections: technique improvement and comparison with the statolith. *Marine biology*, 162(8), 1685-1693.

LIU, B.L., Z. FANG, X. CHEN y Y. CHEN

2015b Spatial variations in beak structure to identify potentially geographic populations of *Dosidicus gigas* in the Eastern Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 164, 185-192.

NIKOLILOUDAKIS N., G. KOUMOUNDOUROS, S. KIPARISSIS y S. SOMARAKIS

2010 Defining length-at-metamorphosis in fishes: a multi-character approach. *Marine biology*, 157(5), 991-1001.

SEMMENS, J.M., G.T. PECL, R. VILLANUEVA, D. JOUFFRE, I. SOBRINO, J.B. WOOD y P.R. RIGBY

2004 Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research*, 55(4), 367-377.

SHEA, B.T.

1985 Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *Journal of Zoology*, 206(3), 367-390.

STAUDINGER, M.D., F. JUANES y S. CARLSON

2009 Reconstruction of original body size and estimation of allometric relationships for the longfin inshore squid (*Loligo pealeii*) and northern shortfin squid (*Illex illecebrosus*). *Fishery Bulletin*, 107(1), 101-105.

VEGA, M.A.

2011 Uso de la morfometría de las mandíbulas de cefalópodos en estudios de contenido estomacal. *Latin american journal of aquatic research*, 39(3), 600-606.

VEGA, M.A., F.J. ROCHA, A. GUERRA y C. OSORIO

2002 Morphological differences between the Patagonian squid *Loligo gahi* populations from the Pacific and Atlantic Oceans. *Bulletin of Marine Science*, 71(2), 903-913.