

Ecofisiología del calamar gigante

Este imponente cefalópodo constituye un excelente bioindicador para el estudio del impacto del cambio climático global y la contaminación antropogénica en la fisiología, el reclutamiento y las variaciones de biomasa en los ecosistemas marinos profundos

Angel Guerra y Angel F. González

CONCEPTOS BASICOS

- *Architeuthis* se halla sobre todo en áreas próximas a profundidades abisales, con una productividad elevada, cañones submarinos y masas de agua fría y bien oxigenada.
- Los estudios isotópicos de nitrógeno y carbono muestran que los calamares gigantes experimentan un cambio de hábitat y dieta durante su ciclo biológico: conforme envejecen, medran a profundidades mayores y se alimentan en niveles tróficos superiores.
- Los calamares gigantes alcanzan unos cuatro años de edad, si bien un estudio estima su esperanza de vida en catorce años. La forma de copulación más plausible es "cabeza contra cabeza".

Han transcurrido casi treinta años desde que se publicó en esta revista el artículo de Clyde Roper y Kenneth Boss sobre el calamar gigante *Architeuthis* [véase "El calamar gigante", por Clyde F. R. Roper y Kenneth J. Boss; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, junio 1982]. Sugerimos ahora que dichos colosos marinos sean considerados invertebrados emblemáticos, a efectos de la conservación de la biodiversidad y de los ecosistemas. Nuestra propuesta se apoya en sus particularidades biológicas y ecológicas, que proporcionan luces para estudiar los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad y el ambiente. Asimismo, el calamar gigante es un bioindicador de la salud de ecosistemas tan complejos como los cañones submarinos, que encierran una gran diversidad de hábitats y especies poco conocidas. Por fin, cabe resaltar que se trata de una especie amenazada por la pesca y las prospecciones acústicas en aguas profundas.

Durante los últimos años se ha ahondado en la biología de *Architeuthis*, pero son muchos todavía los enigmas pendientes. Sirva este artículo para revisar y actualizar los conocimientos sobre este formidable cefalópodo.

Sistemática confusa

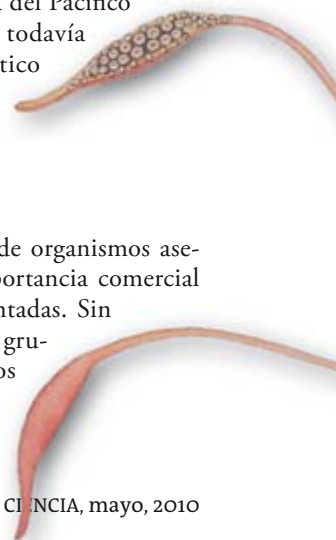
En la actualidad hay registradas 21 especies dentro del género *Architeuthis*. Sin embargo, la mayoría están descritas de forma inadecuada o insuficiente, por lo que se desconoce su

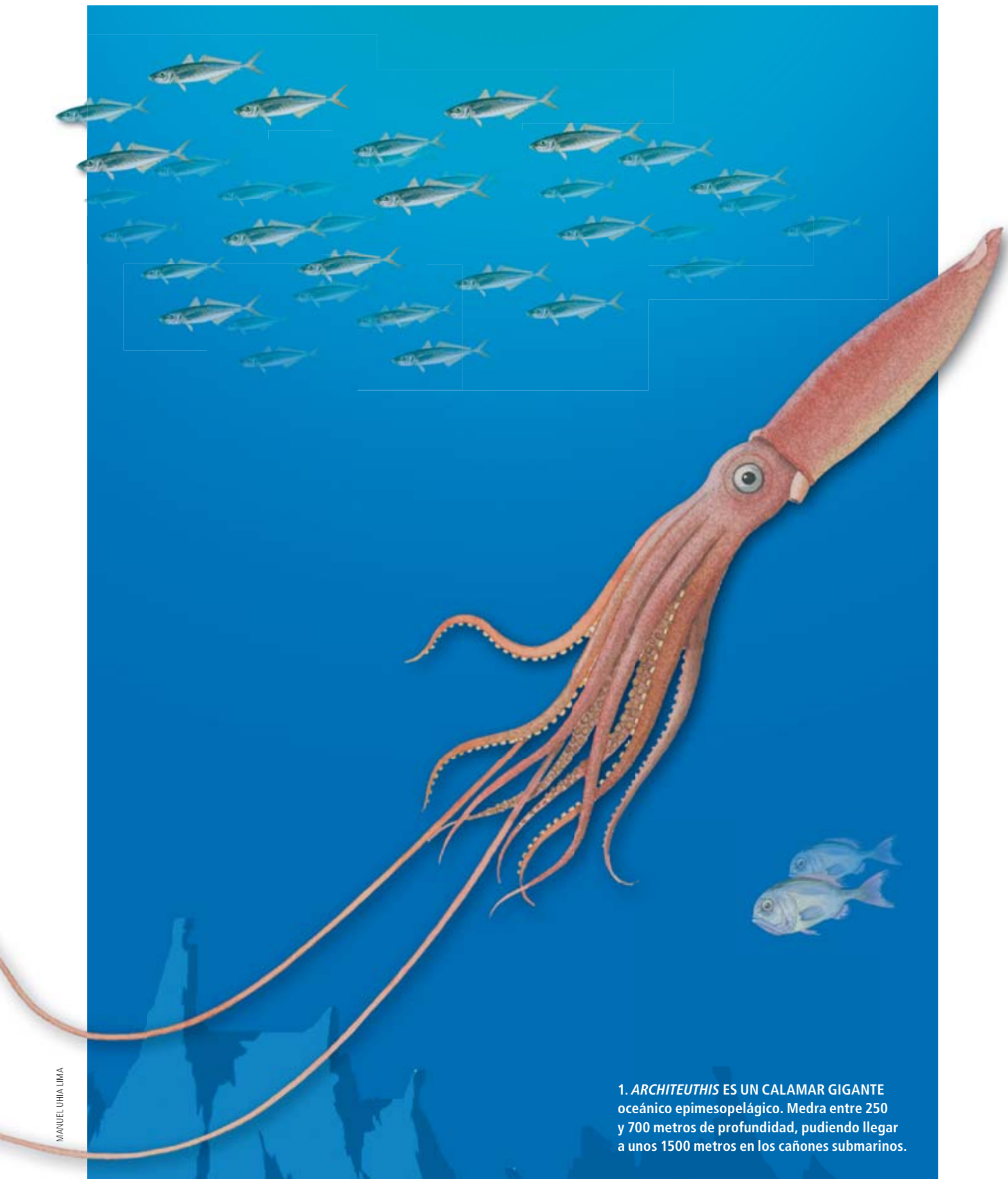
número real. La situación sistemática de este taxón es, pues, bastante confusa.

¿Cuál es realmente el número de especies de *Architeuthis*? La opinión más generalizada propone la existencia de una única especie, *Architeuthis dux*, compuesta por tres subespecies: *Architeuthis dux dux* en el Atlántico, *A. dux martensii* en el Pacífico Norte y *A. dux sanctipauli* en el hemisferio sur. Hay quienes declaran que estas tres subespecies deberían elevarse al rango de especie. Por último, otros opinan que habría al menos cinco o seis especies: *A. dux* en el Atlántico Norte; *A. sanctipauli*, propia de una extensa área que comprende la región subantártica y antártica de los océanos Atlántico, Indico y Pacífico; *A. kirkii* en aguas de Nueva Zelanda; *A. martensii*, propia del Pacífico Norte; y otras dos más, todavía sin identificar, del Atlántico Sur y del océano Indico y Pacífico meridional, respectivamente.

Distribución geográfica

Las áreas de distribución de organismos asequibles, vistosos o de importancia comercial suelen estar bien documentadas. Sin embargo, para numerosos grupos de organismos menos vistosos, menos asequibles o de menor interés comer-





MANUEL UHIA LIMA

1. *ARCHITEUTHIS* ES UN CALAMAR GIGANTE oceánico epimesopelágico. Medra entre 250 y 700 metros de profundidad, pudiendo llegar a unos 1500 metros en los cañones submarinos.



2. ARCHITEUTHIS ES COSMOPOLITA. Con todo, los registros se concentran en seis zonas oceánicas: alrededor de las costas de Terranova, en el norte de la península Ibérica, en aguas de Namibia y Sudáfrica, alrededor de las costas de Japón, en las costas noroccidentales de Norteamérica y en la zona que comprende Nueva Zelanda y las aguas Australianas.

cial, los conocimientos son escasos. Este sería el caso de *Architeuthis*, un cefalópodo pelágico que cuenta con la dificultad añadida de ser un género compuesto por varias subespecies o razas, o por varias especies. Pese a tratarse de un molusco cosmopolita, presenta una distribución agregada; ello podría deberse al sesgo de un muestreo insuficiente o al hecho de que los calamares gigantes están asociados a las mayores corrientes oceánicas, que aproximarían ejemplares muertos o moribundos a zonas costeras donde son avistados.

Se cuenta sólo con registros de capturas accidentales en distintas pesquerías, avistamientos esporádicos de animales flotando en superficie, varamientos en las costas —normalmente hallados por casualidad— o restos encontrados en el estómago de sus principales depredadores. Estos datos, amén de fraccionarios, no ofrecen fiabilidad suficiente para definir con precisión la biogeografía de *Architeuthis*.

Océano Atlántico

El número total de registros de *Architeuthis* de los que se tiene constancia es

de 344. Se reparten de forma desigual: 148 en el Atlántico noroeste, 150 en el Atlántico nororiental, 6 en el Atlántico sudoeste y 40 en la región sudoriental.

Por razones desconocidas, probablemente relacionadas con cambios oceanográficos, docenas de calamares gigantes aparecieron varados o flotando en superficie en aguas de Terranova durante los años setenta del siglo XIX. Entre 50 y 60 de esos ejemplares fueron recolectados por buques pesqueros y usados como cebo para el bacalao. Se recogieron de las rocas y playas otros 23 ejemplares, que aparecieron sobre todo en otoño e invierno. Se observó una clara desproporción a favor de las hembras. Esas capturas y avistamientos se detuvieron de forma brusca a partir de finales del siglo XIX, para recuperar la frecuencia entre 1952 y 1977.

Con todos esos datos históricos, Frederick Aldrich sugirió que el principal factor responsable de esos acontecimientos eran las fluctuaciones que cada noventa años experimentaba la corriente fría de El Labrador. Cuando una rama de agua de esa corriente (“Avalon Branch”) chocaba con las tierras septentrionales

de Terranova, los calamares gigantes se acercaban a las proximidades de la costa siguiendo la masa de agua fría. Allí, en contacto con el influjo de aguas templadas de la corriente del Golfo, habrían encontrado la muerte. Aldrich predijo que el siguiente período en que los varamientos de *Architeuthis* volverían a ser frecuentes ocurriría alrededor de los años sesenta.

Tenía razón: entre 1961 y 1968 se hallaron nueve ejemplares de hembras inmaduras varadas en las costas del Labrador. Si las predicciones de Aldrich son correctas, la próxima aparición de calamares gigantes en esas costas debería ocurrir alrededor de 2050. Sin embargo, en diciembre de 2004, separados por un período de 17 días, se encontraron los cadáveres de un macho y una hembra flotando en superficie en dos ensenadas de la costa occidental de Terranova; el hallazgo se relacionó con las exploraciones sísmicas realizadas tres meses antes en la cuenca de Orphan.

Los registros en el Atlántico nororiental se elevan a un total de 150. La mayoría de los animales registrados en Noruega (27) corresponden al período comprendido entre 1874 y 1977, siendo casi nulos los avistamientos posteriores. Tan drástica reducción no puede explicarse por una disminución del esfuerzo de observación. Lo mismo que el episo-

dio de Terranova, parece guardar relación con acontecimientos oceanográficos. Podría ser resultado de una intensificación del flujo de agua tropical procedente de la corriente del Golfo, que incrementó la intensidad y la zona de influencia de las corrientes cálidas de Irminger y Noruega.

Como demostraron Ole Brix y sus colaboradores en 1989, la capacidad de transporte de oxígeno de la hemocianina (pigmento respiratorio de la sangre de los cefalópodos), baja de por sí en esos moluscos, es menor en *Architeuthis* que en otros cefalópodos pelágicos muy activos. Por otra parte, se demostró también que la afinidad de la hemocianina por el oxígeno era cuatro veces inferior cuando la temperatura aumenta de 6 a 15 °C.

De los datos se desprende que los calamares gigantes pueden asfixiarse por desaturación de la sangre arterial cuando la temperatura ambiente aumenta ligeramente. Por eso se han hallado, en su mayoría, flotando moribundos en la superficie del océano o varados en las costas de Terranova y Noruega, donde la temperatura de las masas de agua fría pudo aumentar por efecto de una mayor influencia de masas de aguas calientes de origen tropical.

Varios factores explican el gran número de registros correspondientes a las aguas asturianas (49), en el norte de la península Ibérica, desde 1952. Por una parte, la presencia de tres cañones submarinos que cortan la plataforma continental aproximándose a la línea de costa. Por otra, una elevada producción primaria debida a afloramientos locales estacionales. En tercer lugar, el aumento del esfuerzo de pesca en los últimos años en caladeros próximos a donde medra *Architeuthis*, de tal forma que la mayoría de los animales aparecidos varados o flotando en superficie pueden atribuirse a capturas accidentales. En cuarto término, el gran esfuerzo realizado para recoger el mayor número de registros posible. Por último, la aparición masiva de cadáveres, coincidiendo en el tiempo y el espacio con las prospecciones sísmicas realizadas en los otoños de 2001 y 2003, donde se emplearon ondas acústicas producidas por cañones de aire comprimido y ecosondas de distintas potencias y frecuencias [véase "Calamares gigantes varados. Víctimas de exploraciones acústicas", por A. Guerra, A. F. González, F. Rocha y

J. Gracia M. Vecchione, INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, julio 2004].

Al igual que en Terranova, se observa también en las costas asturianas una desproporción favorable a las hembras (47:2). Se desconocen las causas de tal desequilibrio en la proporción sexual. Podría interpretarse como una predominancia de las hembras en las poblaciones, lo cual no es frecuente en la naturaleza. También podría reflejar una mayor vulnerabilidad de las hembras, quizá relacionada con una segregación espacial de ambos sexos. Por otra parte, la mayor frecuencia de registros durante el otoño sugiere la existencia de algún acontecimiento atmosférico-oceánico estacional, que pudiera dar explicación sobre la mayor preponderancia de las hembras.

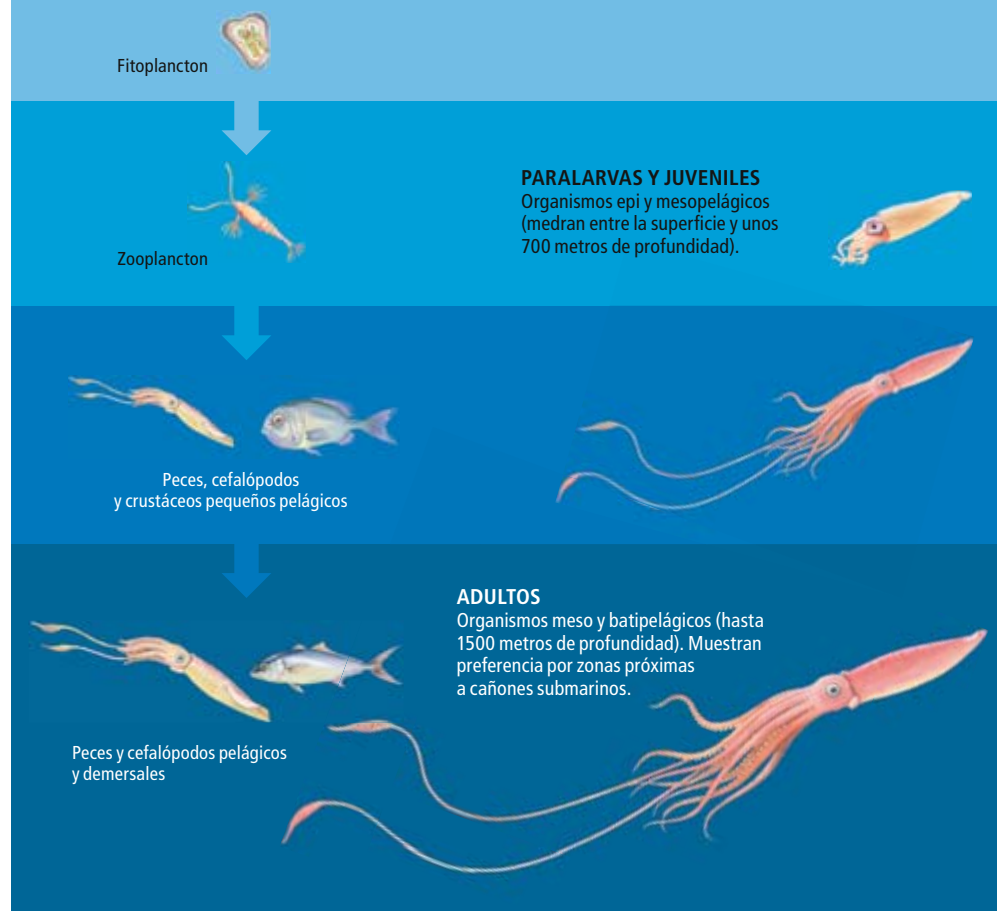
La maduración sexual demanda más recursos somáticos y energéticos en las

hembras que en los machos. Ellas presentan mayores índices de condición (indicadores de salud); ellos se muestran más vulnerables ante las situaciones de estrés. Una explicación que parece satisfactoria en el caso de los calamares gigantes hallados en Terranova, donde la mayoría de las hembras se encontraban en avanzado estado de maduración sexual. Sin embargo, no resuelve el caso asturiano, donde la mayoría de las hembras eran sexualmente inmaduras o se hallaban en fase de maduración.

El número restringido de registros en el Atlántico sudoeste podría deberse a un sesgo de muestreo (algunos ejemplares no se avistan porque aparecen en zonas deshabitadas y otros se avistan pero no se declaran). Sin embargo, resulta sorprendente tal escasez de registros en una área geográfica con intensa actividad pesquera; sobre todo, la plataforma Patagó-

HABITAT Y DIETA

Conforme crece, *Architeuthis* experimenta cambios en su hábitat y dieta. Se produce un descenso ontogénico gradual hacia aguas más profundas en el transcurso de su vida. En las primeras fases del ciclo biológico se alimenta de organismos de la base de la red trófica; en la fase adulta, funda su dieta en presas de niveles tróficos superiores.



nica y alrededor de las islas Malvinas. Esta carencia podría deberse a la inexistencia de cañones submarinos, un factor importante para asegurar la presencia de calamares gigantes.

De los 40 registros procedentes del Atlántico Sudoriental, la mayoría corresponden a las aguas de Namibia y Sudáfrica. Sin embargo, el número de registros certificados por ambos países infravalora la realidad, puesto que, como nos han comunicado varios expertos sudafricanos, son numerosos los avisos que se reciben y no pueden atenderse por falta de medios, y mayor todavía el número de casos en que las capturas, los varamientos o los avistamientos no se declaran. Al igual que en Terranova y Asturias, en estas aguas africanas operan mecanismos de fertilización muy característicos, relacionados con la corriente de Benguela, que las hacen muy productivas. De ahí que sustenten importantes pesquerías comerciales.

Mediterráneo

En su revisión de la fauna teutológica realizada en 1988, Katharina Mangold y Sigurd von Boletzky, del Laboratorio Arago en Banyuls-Sur-Mer, señalaban que, con alguna excepción, todos los cefalópodos que se encontraban en el Mediterráneo se hallaban también en el Atlántico oriental. Parece que se habría producido una invasión de especies desde el océano hacia el mar, más que en sentido opuesto.

Hasta principios de 1998 no había registros de *Architeuthis* en el Mediterráneo. En la actualidad, ascienden a tres. El primero corresponde a una hembra inmadura de 125 centímetros de longitud de manto (LM); apareció muerta, fresca y varada en una playa próxima a Fuen-girola. El segundo ejemplar, otra hembra inmadura, de 128 centímetros de LM, fue hallado en las mismas condiciones y playa en junio de 2001.

La hipótesis más plausible para explicar la presencia de ambos cadáveres a unos cien kilómetros del estrecho de Gibraltar es que, procedentes del Atlántico, fueran arrastrados por la corriente superficial oceánica que penetra en el Mediterráneo. Sin embargo, la captura de un macho maduro de 47 kilogramos por un arrastrero con base en Gandía en julio de 2005 a unos 450 metros de profundidad cuestiona esta hipótesis.

Según informaciones recientes, los grandes barcos de arrastre del Levante

español están pescando cada vez a mayor profundidad en busca de recursos alternativos. Algunos de ellos largan sus redes en fondos de hasta 1000 metros de profundidad, caladeros que nunca antes habían sido visitados. Cabe plantearse, por tanto, que *Architeuthis* habitase en el Mediterráneo occidental pero que no se hubiese detectado hasta fecha reciente, cuando los pesqueros han incrementado su rango batimétrico de actuación hasta zonas que comprenden el hábitat natural de estos gigantes marinos.

El Pacífico

Como ocurre en el océano Atlántico, los registros de *Architeuthis* en el Pacífico se reparten de forma desigual: 30 en el Pacífico noroeste, 43 en el Pacífico nordeste, 183 en el Pacífico suroeste, y, finalmente, 10 en el Pacífico sudeste.

Las apariciones en el Pacífico noroeste se centran sobre todo entre invierno y verano en aguas japonesas. Los registros han aumentado desde 1950, probablemente debido a la existencia de mejores datos y a la presencia de especialistas. De los 30 registros conocidos en toda el área, la mayoría (30 %) corresponde a restos encontrados en el estómago de depredadores, sobre todo cachalotes, zifidos, grandes elasmobranchios (tiburones) y teleósteos (pez espada); otros registros (27 %) proceden de varazones en la costa.

Esa región del Pacífico está controlada por el sistema de corrientes del Japón, donde la de Kuroshio, una corriente cálida, estrecha y rápida que fluye hacia el noroeste a todo lo largo de la costa oriental japonesa, es la principal. Contraria a ésta, fluye la corriente fría de Oyashio. Es muy probable que la aparición de estos ejemplares en estas aguas esté asociada a cañones submarinos donde las masas de agua fría y el abundante alimento les facilitarían un hábitat adecuado. En una de esas zonas, Tsunami Kuboreda ha capturado y fotografiado dos *Architeuthis* vivos.

En el Pacífico nordeste se han registrado 43 ejemplares, la mayoría frente a las costas de California (44 %) y en la zona oceánica del Pacífico (44 %). Existen registros a partir de 1900, pero es después de 1950 cuando éstos aumentaron de forma notable. Se ha registrado *Architeuthis* durante todo el año, con una mayor incidencia en primavera (49 %). Las apariciones de calamares gigantes en

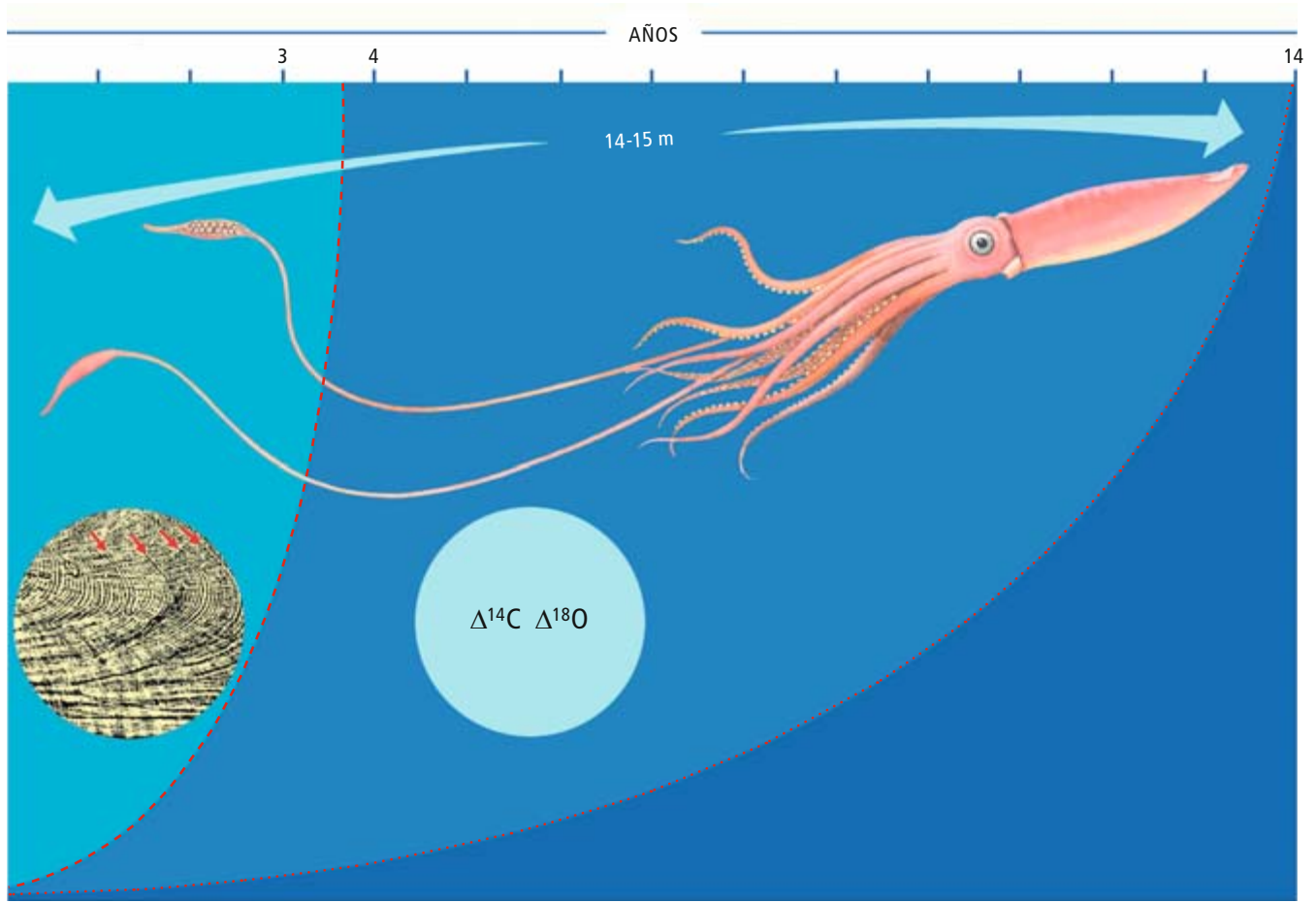
esos puntos corresponden sobre todo a capturas con artes de pesca (56 %) y a registros de presencia en la dieta de sus depredadores (33 %).

La mayoría de *Architeuthis* registrados en las productivas aguas de California se hallaron en los contenidos gástricos de varios tipos de depredadores, que pudieron haber ingerido esas presas lejos de la zona donde fueron capturados. Por el contrario, la mayoría de los ejemplares capturados con redes lo fueron en océano abierto. Ello quizás indique que *Architeuthis* se mantiene alejado de la costa, acercándose sólo de forma ocasional a ella cuando las condiciones se lo permiten. (Las aguas cálidas de la corriente de California no constituyen ninguna barrera.)

En el hemisferio sur, la zona suroeste del Pacífico es la que presenta el mayor número de apariciones de *Architeuthis*: al menos 183 ejemplares y registros que se remontan a la segunda mitad del siglo XIX. Pese a ello, la mayoría de los registros corresponden al período comprendido desde los años cincuenta hasta la fecha (51 %). Las costas de Nueva Zelanda registran la mayoría de las apariciones de la especie (57 %), seguidas por Tasmania (34 %) y, por fin, las costas de Australia (8 %).

Aunque se encuentran ejemplares durante todo el año, la mayor incidencia ocurre en otoño (39 %), siendo las capturas con redes (56 %) y la presencia en la dieta de sus depredadores (33 %) las principales fuentes de registros en la zona. Especial mención merecen las fosas de Tonga y Kermadec, al noreste de Nueva Zelanda. En tales zonas, altamente productivas y con presencia de cañones submarinos (Kaikoura), se produce una gran cantidad de registros de *Architeuthis*. Allí, lo mismo que en los cañones de Avilés, Lastres y Llanes en Asturias, se han realizado los intentos más serios de localización y filmación de calamares gigantes vivos.

En el Pacífico sudeste, sin embargo, sólo se registraron 10 ejemplares entre 1950 y 2008: dos aparecidos en la costa de Chile y ocho capturados en aguas oceánicas. Esta zona presenta una larga fosa submarina con profundidades de más de 8000 metros, que bordea toda la costa de Sudamérica. Su rasgo más característico corresponde a la corriente fría de Humboldt, que fluye hacia el norte a lo largo de la costa occiden-



tal sudamericana. Ocasionalmente, esta corriente es reemplazada por una masa de agua cálida procedente del Pacífico central producida por el fenómeno de El Niño.

A lo largo de casi toda la costa americana habita una especie de pota de gran tamaño (*Dosidicus gigas*). Esta especie puede alcanzar hasta 2 metros de longitud; recibe la denominación local de “calamar gigante”. Al margen de que *D. gigas* sustente una importante pesquería, es frecuente encontrar ejemplares varados en la costa. Distinguir entre ejemplares de esta especie y de *Architeuthis*, sobre todo si se trata de juveniles, entraña cierta dificultad para los lugareños.

Con todo, quizá la ausencia de registros en esa extensa área se deba al efecto de barrera térmica (ya sea de aguas frías o calientes) que ejerce la corriente de Humboldt, que impediría la aproximación a la costa de los calamares gigantes.

El Indico

El número de citas de calamar gigante en el océano Indico es limitado: 33 registros. La mayoría (94 %) proviene de datos de restos hallados en la dieta de grandes depredadores. Aunque tal esca-

3 . LA EDAD Y LA TASA DE CRECIMIENTO de *Architeuthis* son objeto de controversia. Según la lectura de incrementos de crecimiento diario en los estatolitos (flechas rojas) podría alcanzar entre 3 y 4 años de longevidad, siguiendo un modelo exponencial (línea discontinua). Sin embargo, los isótopos de carbono y oxígeno sugieren una esperanza de vida de 14 años (línea de puntos).

sez podría indicar que la población de calamar gigante en el Indico es reducida, no puede olvidarse que las condiciones hidrográficas reinantes en la región son desfavorables para el desplazamiento de los especímenes hacia la costa.

Del análisis de esos pocos registros se deducen varios aspectos de interés. En primer lugar, todos se han producido en la zona sur del Indico. Ello podría deberse a las características de las aguas septentrionales, más cálidas; a la escasa existencia de cañones submarinos en la zona norte; a la ausencia de especialistas en cefalópodos en los países del área; al tipo de pesquerías, artesanales y costeras; y, por fin, al escaso interés local en la publicación de ese tipo de hallazgos.

En segundo lugar, muchos de los especímenes de calamar gigante se han encontrado en aguas más asociadas al océano Antártico que al Indico. Los registros correspondientes a ejemplares en contenidos gástricos de depredadores se

hallaron en estómagos de cachalotes recolectados en Durban (Sudáfrica) o en los del tiburón dormilón, una especie de profundidad que medra en las aguas de las islas Kerguelen, en el Frente Polar. En ambos casos, al tratarse de restos estomacales y hallarse cerca del límite del océano Indico, no puede descartarse que los ejemplares hubieran sido ingeridos en sus zonas adyacentes.

Se han identificado al menos cinco ejemplares de *Architeuthis* varados o flotando alrededor de las islas Reunión, Mauricio y Amsterdam, cuyas aguas se consideran tropicales o subtropicales. Podríamos pensar que tal observación contradice la afirmación anterior sobre la preferencia del calamar gigante por las aguas frías. Pero lo que ocurre es que esta especie habita en las profundidades, donde circula agua fría procedente de la Antártida. En estas mismas aguas medra el calamar colosal *Mesonychoteuthis hamiltoni*.

Áreas sin calamar gigante

Architeuthis está ausente en las aguas polares y entre los trópicos de Cáncer y Capricornio. En el ecuador y los trópicos, los registros son demasiado escasos para sugerir la presencia de *Architeuthis* (los ejemplares registrados probablemente provengan de las zonas adyacentes, con aguas más templadas). Los tentáculos de *Architeuthis* hallados por investigadores rusos flotando en superficie en las proximidades del golfo de Guinea y el archipiélago de Cabo Verde podrían haber sido transportados por corrientes favorables desde zonas limítrofes. Por otra parte, los 5 o 6 ejemplares de *Architeuthis* poco digeridos hallados en estómagos de tiburón azul y cachalotes capturados en las proximidades de Cabo Verde podrían haber sido capturados en aguas templadas.

La presencia de *Architeuthis* en aguas de Brasil y de Bahamas, así como los ejemplares encontrados varados o flotando en aguas tropicales y subtropicales del Índico, podrían haber llegado allí procedentes de otras zonas más favorables y profundas. La circulación de agua fría en todos los fondos oceánicos permitiría a estos ejemplares sobrevivir en zonas donde las aguas superficiales son cálidas y anóxicas. Otra posibilidad es que la presencia de animales vivos guarde relación con aguas frías subsuperficiales, más que

con individuos que atraviesan la frontera de los trópicos y zonas templadas.

En resumen, si bien *Architeuthis* es cosmopolita, los registros se concentran en seis zonas oceánicas: alrededor de las costas de Terranova, en el norte de la península Ibérica, en aguas de Namibia y Sudáfrica, alrededor de las costas de Japón, en las costas noroccidentales de Norteamérica y en la zona que comprende Nueva Zelanda y las aguas australianas. Ello se debe a la presencia de cañones submarinos en la plataforma continental o próximos a ella, a una productividad elevada, a las corrientes marinas de agua fría, a la presencia de grandes depredadores, a la acción de ensenadas o bahías que retienen los cadáveres, y a la proximidad de áreas costeras habitadas, que permiten detectar y atender a los ejemplares encontrados.

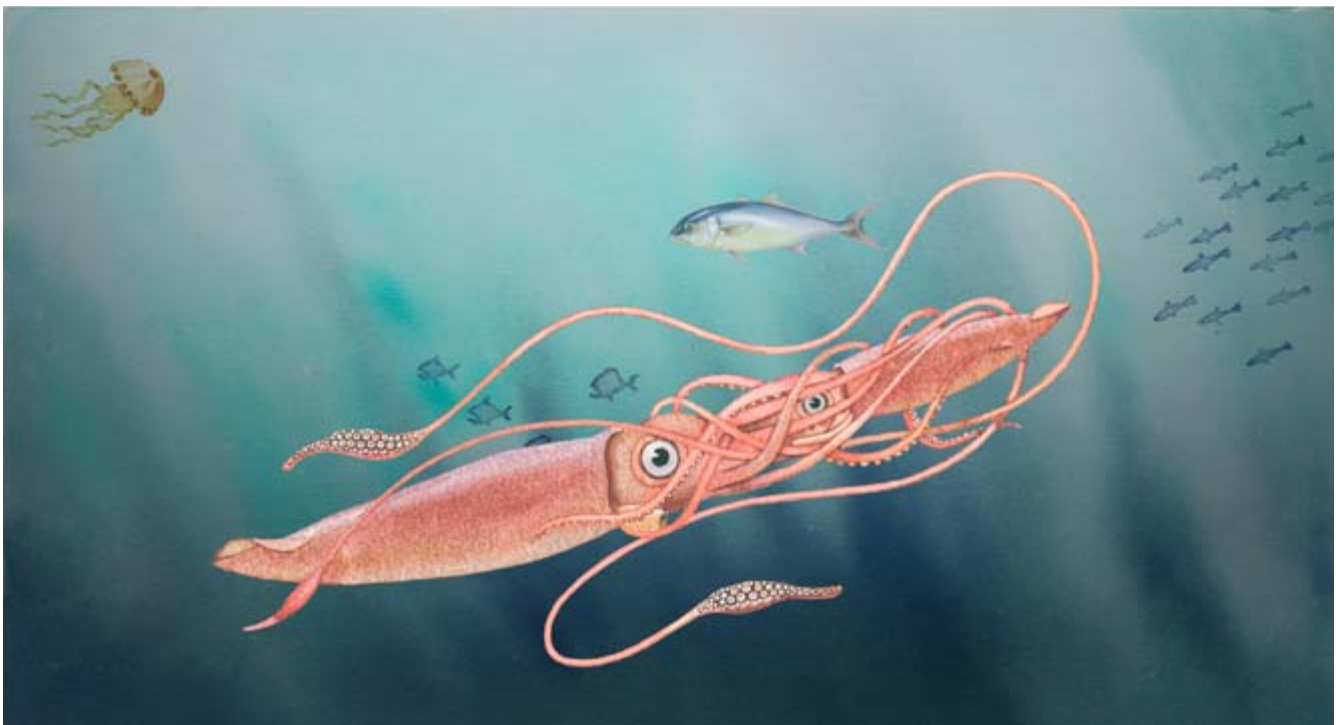
Edad y crecimiento

La edad y las tasas de crecimiento se han estimado sólo en seis ejemplares de *Architeuthis*: tres machos maduros con tallas comprendidas entre 97,5 y 108 centímetros de LM, capturados en Irlanda en 1998, y tres hembras inmaduras de 42, 103 y 161 centímetros de LM capturadas en Australia, Asturias y Nueva Zelanda, respectivamente. Los estudios se realizaron a partir del análisis de las bandas de deposición o incrementos de

crecimiento de sus estatolitos (concreciones calcáreas).

Las secciones de esas estructuras guardan semejanza, en anchura de los incrementos y orientación, con las de otros calamares de menor tamaño. Si, como acontece en otros cefalópodos, la deposición de esos incrementos es diaria, su esperanza de vida no sobrepasaría los dos años; su tasa de crecimiento variaría entre 2,60 y 4,68 milímetros de LM al día para un macho y para una hembra, respectivamente. Estaríamos hablando de una de las mayores tasas de crecimiento en el ámbito marino.

Sin embargo, N. H. Landman, del Museo de Historia natural de Nueva York, presentó en 2004 junto con sus colaboradores un estudio etario basado en el análisis isotópico de carbono y oxígeno. Los resultados, sorprendentes y contradictorios, trastocaron las teorías sobre el ciclo biológico de estos gigantes. Para una hembra cuyos incrementos de crecimiento de los estatolitos indicaban un año de edad, el análisis isotópico sugirió una edad aproximada de 14 años. (No obstante, esos resultados deben interpretarse con precaución; se asumieron demasiadas premisas sobre el cambio isotópico en la columna de agua, el rango de profundidades en el que medran estos calamares y el patrón de crecimiento de sus estatolitos.)



4. "CABEZA CONTRA CABEZA" parece ser la forma más probable de copulación en *Architeuthis*.



5. CALAMAR GIGANTE de más de 4 metros de largo. Los tentáculos (ausentes en este espécimen) se rompen con facilidad y pueden alcanzar los 8 metros de longitud.

Los trabajos de laboratorio y de campo sugieren para los cefalópodos un ritmo de crecimiento rápido. Sin embargo, dada la escasez de datos sobre la relación entre el tamaño, la edad y el crecimiento de *Architeuthis*, las cuestiones que atañen a la longevidad y la tasa de crecimiento de los calamares gigantes siguen abiertas. Considerando que, como hemos observado en el calamar común *Loligo vulgaris*, se infravalora el número de anillos de crecimiento en los estatolitos (las bandas más nuevas son de difícil discernimiento por su proximidad, sobre todo en ejemplares adultos), una longevidad de entre 3 y 4 años sería razonable; en cambio, los tres lustros de edad que proponen los análisis isotópicos nos parecen excesivos.

En un estudio teórico sobre el tiempo que se requeriría para alcanzar la masa corporal de un *Architeuthis* adulto, E. P. M. Grist, del centro australiano de investigación marina y atmosférica CSIRO, y G. D. Jackson, de la Universidad de Tasmania, comprobaron que el rango de valores posibles para la esperanza de vida de un calamar gigante es amplio. Concluyeron también que, según el principio de conservación de la energía, el logro de un tamaño grande requiere un crecimiento lento exponencial desde el inicio de la vida. Asimismo, macho y hembra de *Architeuthis* parecen seguir modelos de crecimiento distintos, lo que sugiere la existencia de diferencias conductuales sexuales.

Reproducción

La fecundidad de *Architeuthis* depende del tamaño de la hembra. Oscila entre 3,5 y 10 millones de ovocitos de tamaño reducido (entre 0,2 y 2,52 milímetros).

Presentan un único ciclo ovárico, desovan una vez durante su corta vida y mueren después de este único desove. Dada su alta fecundidad potencial y la capacidad limitada de sus dos oviductos, lo más probable es que las hembras pongan los huevos en varias tandas a lo largo de su vida, es decir, que sean frezantes intermitentes.

Se desconoce la forma de la puesta de *Architeuthis*. Quizá las hembras dejan a merced de las corrientes una masa de huevos flotante y gelatinosa, esférica o cilíndrica, como ocurre en numerosos omostréfidos (potas) y el calamar losange *Thysanoteuthis rhombus*. Las hembras podrían también transportar la masa de huevos entre sus brazos, como se ha observado en *Gonatus onyx*. Así se explicaría el mayor tamaño de las hembras de *Architeuthis* en comparación con los machos.

A juzgar por el tamaño de los ovocitos maduros, los recién eclosionados de las especies de *Architeuthis* no superarían los 2,5 milímetros de longitud. Estas paralarvas, semejantes al adulto aunque distintas en sus proporciones corporales, forman parte del zooplankton durante algún tiempo, siendo arrastradas por las corrientes. A medida que el animal crece, aumenta su capacidad para migrar en la columna de agua y nadar, transformándose en un juvenil que adopta de forma paulatina el hábitat de los adultos.

Los machos alcanzan tallas menores que las hembras y maduran a tamaños inferiores que éstas. Como en los demás cefalópodos, los espermatozoides se em-

paquetan y, rodeados por membranas, dan lugar a los espermatóforos. La longitud de los espermatóforos está comprendida entre 110 y 150 milímetros.

En el Atlántico nordeste se han registrado sólo nueve machos desde 1952 hasta la fecha. Todos funcionalmente maduros; cuatro con espermatangios (espermatóforos transformados después de la cópula) embebidos por debajo de la epidermis de varios de sus brazos y en el propio manto, pero cercanos a su abertura. Se desconoce el origen de estos espermatangios. Podría tratarse de una inyección de esperma entre machos. Podría deberse también a la intromisión de un tercer macho en la cópula entre dos ejemplares de sexo distinto o a una autoinseminación accidental producida cuando un macho copula con una hembra, la explicación más plausible.

Si suponemos las pautas reproductoras de otros calamares de menor tamaño, la cópula de los calamares gigantes debería producirse con el macho situado por debajo y en posición paralela a la hembra o cabeza contra cabeza (la opción más común). Los machos de *Architeuthis* utilizan su largo y flexible pene para colocar los espermatóforos en las hembras durante la cópula, pudiendo alcanzar brazos y distintas partes del cuerpo de ésta.

Se capturaron en el sur de Australia, a entre 500 y 1000 metros de profundidad, dos hembras maduras de *Architeuthis* fecundadas. Presentaban espermatangios embebidos por debajo de la epidermis y en la capa externa de músculo de los dos brazos ventrales, así como en la parte

Los autores

Angel Guerra Sierra y Angel F. González González pertenecen al Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo. Guerra es profesor de investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas; González es investigador científico de la misma institución. Ambos se dedican al estudio de los recursos naturales y la ecología marina, sobre todo en relación con los cefalópodos.

anterior de su cuerpo. La inserción de los espermatangios en el tejido podría explicarse por la morfología del pene de *Architeuthis*, que permite expulsar con gran fuerza los paquetes de espermatozoides, inyectándolos a tal presión, que podrían producir una hendidura en la epidermis, por la cual penetrarían en la musculatura externa del manto o de los brazos. Sin embargo, no se han observado ese tipo de heridas externas en el cuerpo o brazos de las hembras.

¿Cómo entra el espermatozoides en contacto con los ovocitos maduros para fecundarlos? De acuerdo con cierta hipótesis, la hembra usaría sus mandíbulas, o las ventosas, para desgarrar la piel sobre los espermatangios y liberarlos. Según otros, la piel de la hembra experimentaría un proceso degenerativo en los lugares de la implantación justo antes de la puesta, de modo que los espermatangios quedarían al descubierto. Por fin, otros sugieren que los espermatangios migrarían hacia la superficie de la piel bajo la influencia de enzimas proteolíticas y se desplazarían hasta el interior de la cavidad del manto cerca de la salida del oviducto; allí soltarían los espermatozoides para fecundar los ovocitos.

Cambios de hábitat y dieta

La información sobre paralarvas y juveniles de *Architeuthis* se reduce a 15 ejemplares: uno de 10 milímetros, aparecido en plancton de Australia, y 14 capturados en aguas templadas y superficiales de Nueva Zelanda. Asimismo, se recolectaron cerca de la costa de Chile y Madeira dos juveniles de 45 y 57 milímetros, respectivamente (ambas en el estómago del espadarte *Alepisaurux ferox*); se pescó en aguas templadas superficiales de Japón un ejemplar de 19,8 milímetros y un juvenil en aguas de la corriente del Golfo. Al parecer, las paralarvas y los juveniles del calamar gigante son epipelágicas y se transpor-

tan en superficie por corrientes cálidas, tal como sucede con otras especies de calamares y potas.

Desde hace más de dos siglos se sabe que los cefalópodos suelen acercarse a la superficie durante la noche y desaparecer luego durante el día. Estos desplazamientos verticales, a veces de varios centenares de metros, han servido para agrupar a las especies según su rango de distribución. En sus fases tempranas (paralarvas y juveniles), *Architeuthis* presenta un hábitat epipelágico y mesopelágico; los adultos medran en profundidades mesopelágicas y batipelágicas.

Un descenso ontogénico tal concuerda con las variaciones de concentración de elementos traza (fósforo y selenio) halladas en sus mandíbulas (picos). Los análisis de isótopos estables (carbono y nitrógeno) corroboran también esa hipótesis, al tiempo que revelan la existencia de un cambio en su dieta: de presas ubicadas en el nivel inferior de la red trófica a presas de niveles superiores.

La dieta de los *Architeuthis* adultos incluye otros cefalópodos pelágicos y una proporción notable de peces (jurel y gádidos en aguas de Irlanda y Asturias, y presas equivalentes en Namibia y Nueva Zelanda). El hallazgo de cigalas, pulpo blanco, moluscos bivalvos y ascidias en el estómago de *Architeuthis* sugiere que quizá se alimente en el mismo fondo o en su cercanía.

Las variaciones de la composición isotópica de carbono en el pico o mandíbulas de calamares gigantes de Asturias y Namibia manifiestan que *Architeuthis* habita sobre todo en áreas de alta productividad marina. Parecen tener un comportamiento sedentario, al menos en la etapa adulta.

Un análisis reciente de 14 elementos traza en los tejidos de *A. dux* de aguas mediterráneas y atlánticas españolas puso de manifiesto que la glándula digestiva y los corazones branquiales son los órganos con mayor concentración de plata, cadmio, cobalto, cobre, hierro, níquel, selenio, vanadio y zinc. Los músculos mostraron, a excepción del mercurio, concentraciones bajas de elementos traza. Sin embargo, presentaron la mayor de arsénico, cromo, mercurio, níquel y zinc (los músculos representan la mayor parte de la masa de calamar). En breve, el metabolismo metálico es el mismo que el hallado en otros cefalópodos de aguas neríticas.

En las hembras, la concentración de zinc aumentó en la glándula digestiva con el peso del ejemplar, lo que refleja cambios fisiológicos durante la maduración sexual. Al comparar las concentraciones de elementos traza en esos tejidos, los valores superiores de plata, cobre, mercurio y zinc en los ejemplares del Mediterráneo reflejaron distintas condiciones de exposición respecto al Atlántico. En comparación con otros calamares mesopelágicos del golfo de Vizcaya, las concentraciones de cadmio registradas en la glándula digestiva sugieren que *Architeuthis* se habría alimentado de presas más contaminadas; también podría deberse a una longevidad mayor que la de otros cefalópodos.

Esos datos, junto con la función clave que desempeña la temperatura en la variación de la tasa de crecimiento de los calamares —reflejada en sus estructuras duras como los estatolitos, el pico o la pluma—, convierten al cefalópodo en excelente bioindicador y modelo para el estudio del cambio climático global y la contaminación antropogénica en procesos fisiológicos, de reclutamiento y de variaciones de biomasa.

Bibliografía complementaria

SEX IN GIANT SQUID. M. D. Norman y C. C. Lu en *Nature*, vol. 389, págs. 683-684; 1997.

REPRODUCTIVE SYSTEM OF THE GIANT SQUID *ARCHITEUTHIS* IN SOUTHERN AFRICAN WATERS. H. J. T. Hoving, M. A. C. Roeleveld, M. R. Lipinski y Y. Melo en *Journal of Zoology*, vol. 264, págs. 153-169; 2004.

HABITAT AND AGE OF THE GIANT SQUID (*ARCHITEUTHIS SANCTIPAULI*) INFERRED FROM ISOTOPIC ANALYSES. N. H. Landman, J. K. Cochram, C. Cerrato, J. Mark, C. F. E. Roper y C. C. Lu en *Marine Biology*, vol. 144, págs. 685-691; 2004.

FIRST-EVER OBSERVATIONS OF A LIVE GIANT SQUID IN THE WILD. T. Kubodera y K. Mori en *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 272, págs. 2583-2586; 2005.

CEPHALOPOD ECOLOGY AND FISHERIES. P. R. Boyle y P. G. Rodhouse. Blackwell Publishing; 2005.

HOW LONG WOULD IT TAKE TO BECOME A GIANT SQUID? E. P. M. Grist y G. D. Jackson en *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 17, págs. 385-399; 2007.