



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS - UNIDAD ACADÉMICA YUCATÁN
Biología Marina

Análisis espacio - temporal de la distribución por edades del pulpo
***Octopus maya* y su relación con variables ambientales**

TESIS DE MAESTRÍA
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA

PAULINA VALERIA GUARNEROS NARVÉZ

TUTOR

DR. JORGE ALBERTO LÓPEZ ROCHA
UAY-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTORAL

DR. JOSÉ IVÁN VELÁZQUE ABUNADER
CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS-MÉRIDA, IPN

DR. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ
UAY-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, IPN

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, IPN

Sisal, Yucatán, Junio 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



**Análisis espacio - temporal de la distribución por edades
del pulpo *Octopus maya* y su relación con variables
ambientales**

T E S I S

que para obtener el grado académico de
Maestra en Ciencias

P r e s e n t a

BIOL. PAULINA VALERIA GUARNEROS NARVÁEZ

Director de Tesis: Dr. Jorge Alberto López Rocha
Comité tutorial: Dr. José Iván Velázquez Abunader
Dr. Carlos Rosas Vázquez
Dr. Francisco Arreguín Sánchez
Dr. Agustín Hernández Herrera

Junio 2017

AGREDECIMIENTOS

A la institución que me ha formado como profesionista, la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por permitirme realizar el posgrado en su programa, por el apoyo y facilidades otorgadas para participar en el 69th Gulf and Caribbean Fisheries Institute y para tomar cursos extracurriculares que complementaron mi formación y al presente trabajo.

A la Unidad Académica de Yucatán de la Facultad de Ciencias, UNAM por darme las facilidades de infraestructura y logística durante la realización del posgrado y del presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada, sin la cual no hubiera sido posible finalizar los estudios de posgrado y concluir el presente trabajo.

Al proyecto Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) Ciencia Básica con clave CB-2010-01 154400 y a los proyectos UNAM-DGAPA-PAPIIT con claves IB202412 y RR282412 por los financiamientos otorgados para la realización del presente estudio.

Al Laboratorio de Pesquerías del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados (CINVESTAV) del Instituto Politécnico Nacional (IPN) de Mérida por las facilidades de infraestructura durante las estancias realizadas para la elaboración de gran parte del presente trabajo.

Al Dr. Jorge López-Rocha por creer en mí, por brindarme su apoyo y confianza incondicional compartiendo su tiempo y conocimientos siempre con gran paciencia y a manera de equipo, por escucharme y confiar en mí y por saber orientarme y llevarme de la mano durante la realización del posgrado y del presente trabajo.

Al Dr. Iván Velázquez-Abunader por recibirme en su laboratorio y hacerme sentir parte de su equipo de trabajo. Por mostrar siempre interés en el proyecto realizando grandes y atinadas aportaciones. Por creer en mí y alentarme a conocer el maravilloso mundo de la programación llevándome de la mano con gran paciencia.

Al Dr. Carlos Rosas Vázquez por hacerme sentir capaz y contagiarme su pasión por el conocimiento. Porque siempre estar disponible para resolver dudas y compartir su conocimiento a manera de colegas, lo cual siempre me hizo sentir en confianza. Y por hacer críticas constructivas y aportaciones al trabajo.

A los miembros del jurado el Dr. Francisco Arreguín-Sánchez y el Dr. Agustín Hernández-Herrera por las revisiones y sugerencias para el presente trabajo.

Al M. en C. Luis Ángeles-Hernández por su valiosa colaboración en el proyecto y por tener siempre disposición de ayudar.

Dedicatoria

A Don Filemón, por darme las raíces más grandes y fuertes que cualquiera pueda tener. Porque te llevo en el alma siempre a mi lado acompañándome a cada paso que doy, brindándome tu fuerza, motivación y amor por la vida y la familia.

A Lili, por ser mi guía y cómplice en esta vida. Por ser mi mayor inspiración de amor, fuerza y superación. Porque gracias a ti soy una mujer feliz y llena de amor.

A Manuel, porque a pesar de la distancia siempre estás a mi lado creyendo en mí, apoyándome, guiándome y alentándome a seguir creciendo.

A Luis, porque a pesar de llevar caminos separados siempre me has hecho sentir amada, protegida y acompañada.

A Patricia y Gerardo por abrirme las puertas de su casa, acompañarme estos años y estar dispuestos a apoyarme y escucharme.

A Blanca y Jorge por creer en mí, alentarme a ser una mujer exitosa y estar siempre presentes.

A mi familia en Sisal Robert, Ainho, Charly, Tona, Dani, Lili, Carmen, Omar, Migue, Eri, Diego y Adri porque que desde que inició este proyecto han estado a mi lado, compartiendo esta linda experiencia académica y muchas aventuras. Ustedes me han demostrado que la familia no sólo es de sangre.

A mi linda gente Sisaleña Pecas, Noe, Chuti, Pi, Perri, Coco, Box, Doña Grafila, Don Tilico, Sharon, Vero, Gaby, América, Don Caco y Cachón que me han brindado su cariño, amistad y enseñanzas, haciéndome sentir parte de su gran familia "Marinos" y de este puerto tan hermoso. En especial a Roon, por compartir conmigo sus conocimientos, tiempo y trabajo, por brindarme su gran amistad, hacerme parte de su tripulación y compartir conmigo su pasión por el mar.

A Chavo, Johnny, Rick, Pia, Ot y Majos por ser, estar y fluir conmigo. Porque a pesar de ser corto el camino acompañándonos ha sido muy especial e importante.

A mi amor, porque es parte de mi ser y siempre lo llevaré en mi andar por la vida.

*Tengo conmigo la fuerza del mar,
el corazón lo tengo inundado,
vive en el fondo la sirena que es mi alma.*

*Muchas vidas sobre esta vida,
muchos corazones en este corazón,
Este mar está rebosante y desbordado.*

Cecilia Gómez Aguilar

Índice

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Biología de <i>Octopus maya</i>	3
2.2 Sistemática	6
2.3 Pesquería	6
2.4 Edad y crecimiento	9
2.5 Distribución y factores ambientales	12
3. JUSTIFICACIÓN	15
4. HIPÓTESIS	15
5. OBJETIVOS	16
5.1 Objetivo general	16
5.2 Objetivos particulares	16
6. ÁREA DE ESTUDIO	16
6.1 Sitio de muestreo	18
7. MÉTODO	19
7.1 Muestreo	19
7.2 Estructura espacio-temporal de tallas	21
7.3 Relación longitud del manto-peso total	22
7.4 Estructura por edades	23
7.4.1 Descomposición de grupos modales	23
7.4.2 Análisis de progresión modal	24
7.4.3 Modelo de crecimiento	25
7.4.4 Clave edad-longitud	28
7.5 Análisis espacio-temporal de la abundancia relativa por grupo de edad	29
7.6 Asociación de la presencia-ausencia por grupos de edad con variables ambientales	29
8. RESULTADOS	32
8.1 Estructura espacio-temporal de tallas	32
8.1.1 Estructura de tallas por temporadas y puertos	32
8.1.2 Estructura de tallas por meses para cada puerto	33
8.1.3 Distribución de frecuencias de tallas por temporada	47
8.1.4 Distribución de frecuencias de tallas por puerto y temporada	49
8.2 Relación longitud del manto- peso total	55
8.2.1 Relación longitud del manto – peso total	55
8.2.2 Relación longitud del manto- peso total por zona	55
8.3 Estructura por edades	58
8.3.1 Descomposición de modas	58
8.3.2 Modelo de crecimiento	61
8.3.3 Clave edad-longitud	64
8.4 Distribución espacio-temporal de la abundancia por grupos de edad	68

8.5 Asociación de los factores ambientales con la presencia-ausencia por grupo de edad	73
8.6 Modelo de predicción	76
9. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	81
9.1 Estructura espacio-temporal de tallas	81
9.2 Relación longitud del manto-peso total	82
9.3 Estructura por edades	83
9.4 Distribución espacio-temporal de la abundancia por grupos de edad	84
9.5 Asociación de los factores ambientales con presencia-ausencia por grupo de edad y modelo de predicción	86
10. CONCLUSIONES	89
11. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	91

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de <i>Octopus maya</i> (DOF 2014).	3
Figura 2. Ejemplar adulto de <i>Octopus maya</i> . Tomado de Rosas et al. (2006).	4
Figura 3. Esquema del sistema utilizado para la pesca de pulpo. Tomado de Hernández et al. (2000).	8
Figura 4. Serie histórica de la producción pesquera del pulpo 2003-2016 para los estados de Yucatán, Campeche, Quintana Roo y producción total de la península de Yucatán (PY).	8
Figura 5. Plataforma continental de la Península de Yucatán (área por debajo de la isobata de 200 m).	18
Figura 6. Área de estudio en la plataforma continental de la Península de Yucatán. Se muestran los puertos donde se realizaron muestreos de los viajes de pesca de la flota ribereña. Los cuadros representan la unidad espacial de 0.1° de latitud por 0.1° de longitud.	19
Figura 7. Número de pulpos <i>Octopus maya</i> muestreados por temporadas.	32
Figura 8. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013, ene-jun 2014 y ago-dic 2014) y por puerto de suroeste a noreste de la península de Yucatán. Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos). El rojo representa los puertos ubicados en la ZI y el azul los puertos de la ZII.	33
Figura 9. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Sabancuy, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-feb 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	34
Figura 10. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Champotón, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	35
Figura 11. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Seybaplaya, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	36
Figura 12. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Campeche, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	37
Figura 13. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Isla Arena, Campeche por periodo de muestreo (ago-sep 2012, y mar-jun 2013). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	38
Figura 14. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Celestún, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, marzo-junio 2013, ene-jun 2014 y sep-nov 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	39
Figura 15. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Sisal, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, mar-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	40
Figura 16. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Progreso, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, mar-jun 2013, ene-abr 2014 y septiembre 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	41
Figura 17. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Telchac, Yucatán por periodo de muestreo (sep-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-feb 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).	42

Figura 18. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Dzilam de Bravo, Yucatán por periodo de muestreo (sep-oct 2012, mar-abr 2013, ene-feb 2014 y septiembre y noviembre 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).....	43
Figura 19. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de San Felipe, Yucatán por periodo de muestreo (ago 2012, ene-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).....	44
Figura 20. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de El Cuyo, Yucatán por periodo de muestreo (agosto 2012, mar-jun 2013, sep-oct 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).....	45
Figura 21. Estructura de tallas de <i>Octopus maya</i> en el puerto de Holbox, Quintana Roo por periodo de muestreo (ago-oct 2012, mar-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).....	46
Figura 22. Distribución de frecuencias relativa acumulada de tallas de <i>Octopus maya</i> muestreados por temporada de Ago-Dic 2012 y 2014, de Ene-Jun 2013 y 2014. La flecha punteada azul marca el porcentaje de individuos sub-legales (tmc=11.0 cm LM). La línea horizontal cruza al nivel del 50% de la frecuencia acumulada que define la talla de reclutamiento a la pesquería.....	48
Figura 23. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos <i>Octopus maya</i> muestreados en los puertos de la ZI por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura (tmc= 11 cm LM).....	52
Figura 24. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos <i>Octopus maya</i> muestreados en los puertos de la ZII por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura (tmc= 11 cm LM).....	53
Figura 25. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos <i>Octopus maya</i> muestreados en los puertos de la ZII por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura (tmc= 11 cm LM).....	54
Figura 26. Relación longitud del manto – peso total de <i>Octopus maya</i> muestreados en la península de Yucatán.....	55
Figura 27. Relación longitud del manto – peso total de <i>Octopus maya</i> por zona para los meses de agosto a diciembre del 2012 y 2014, enero a junio del 2013 y 2014. Los círculos representan los datos de la ZI, las equis los datos de la ZII y las líneas representan el modelo potencial ajustado para cada zona.....	57
Figura 28. Distribución mensual de la frecuencia de tallas para <i>Octopus maya</i> por zona (ZI y ZII). Los datos observados se presentan como barras y los grupos modales estimados con líneas.....	60
Figura 29. Ajuste de modelos de crecimiento para <i>Octopus maya</i> para la zona suroeste de la península de Yucatán.....	62
Figura 30. Ajuste de modelos de crecimiento para <i>Octopus maya</i> para la zona noreste de la península de Yucatán.....	63
Figura 31. Ajuste de la función del cambio de la desviación estándar (D.E.) de la longitud del manto (cm) por edad (días) para <i>Octopus maya</i> de la zona suroeste de la península de Yucatán (ZI).....	65
Figura 32. Ajuste de la función del cambio de la desviación estándar (D.E.) de la longitud del manto (cm) por edad (días) para <i>Octopus maya</i> de la zona suroeste de la península de Yucatán (ZI).....	65
Figura 33. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org-hr ⁻¹) para <i>Octopus maya</i> de 2 a 4 meses de edad.....	69
Figura 34. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org-hr ⁻¹) para <i>Octopus maya</i> de 5 a 6 meses de edad.....	70

Figura 35. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr ⁻¹) para <i>Octopus maya</i> de 7 a 9 meses de edad.	71
Figura 36. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr ⁻¹) para <i>Octopus maya</i> de 10 a 13 meses de edad.	72
Figura 37. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de <i>Octopus maya</i> de dos a cuatro meses de edad en la península de Yucatán.	73
Figura 38. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de <i>Octopus maya</i> de cinco a seis meses de edad en la península de Yucatán.	74
Figura 39. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de <i>Octopus maya</i> de siete a trece meses de edad en la península de Yucatán.	75
Figura 40. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de <i>Octopus maya</i> de dos a cuatro meses de edad por meses en la península de Yucatán.	77
Figura 41. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de <i>Octopus maya</i> de cinco a seis meses de edad por meses en la península de Yucatán.	78
Figura 42. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de <i>Octopus maya</i> de siete a trece meses de edad por meses en la península de Yucatán.	79
Figura 43. Gráficos de las curvas ROC para cada modelo predictivo de presencia-ausencia de <i>Octopus maya</i> por grupos de edad (G1, G2 y G3).....	80

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Modelos de crecimiento utilizados para el análisis de IMM.....	25
Tabla 2 Modelos del patrón de cambio de la varianza de la longitud del manto con la edad relativa.....	28
Tabla 3. Rango de tallas, LM25 , LM50 (reclutamiento a la pesquería), LM75 y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para <i>Octopus maya</i> por temporadas.	47
Tabla 4. Rango de tallas, LM25 , LM50 (reclutamiento a la pesquería), LM75 y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para <i>Octopus maya</i> de agosto a diciembre de 2012 por puerto.	50
Tabla 5. Rango de tallas, LM25 , LM50 (reclutamiento a la pesquería), LM75 y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para <i>Octopus maya</i> de enero a junio de 2013 por puerto.	50
Tabla 6. Rango de tallas, LM25 , LM50 (reclutamiento a la pesquería), LM75 y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para <i>Octopus maya</i> de enero a junio de 2014 por puerto.	51
Tabla 7. Rango de tallas, LM25 , LM50 (reclutamiento a la pesquería), LM75 y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para <i>Octopus maya</i> de agosto a diciembre de 2014 por puerto.	51
Tabla 8. Parámetros de la relación longitud del manto- peso total (α , β) de <i>Octopus maya</i> para la zona suroeste (ZI). Se muestran el tamaño de la muestra (n) intervalo de longitud de manto, intervalo de peso total, el coeficiente de determinación (R^2) y probabilidad de $\beta = 3$ ($P(t)$).	56
Tabla 9. Parámetros de la relación longitud del manto- peso total (α , β) de <i>Octopus maya</i> para la zona noreste (ZII). Se muestran el tamaño de la muestra (n) intervalo de longitud de manto, intervalo de peso total, el coeficiente de determinación (r^2) y probabilidad de $\beta = 3$ ($P(t)$).	56
Tabla 10. Media (μ), desviación estándar (σ), intervalos de confianza (IC) e índice de separación (IS) de los grupos modales estimado de las frecuencias de tallas de <i>Octopus maya</i> por mes para la ZI.....	58
Tabla 11. Media (μ), desviación estándar (σ), intervalos de confianza (IC) e índice de separación (IS) de los grupos modales estimado de las frecuencias de tallas de <i>Octopus maya</i> por mes para la ZII.....	59
Tabla 13. Selección del mejor modelo de crecimiento de <i>Octopus maya</i> para la ZI basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencias de AIC entre modelos (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico del AIC (w_i).	61
Tabla 14. Selección del mejor modelo de crecimiento de <i>O. maya</i> para la zona noreste de Yucatán basado en el criterio de información Akaike (AIC), la diferencias de AIC entre modelos (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico del AIC (w_i).	62
Tabla 15. Selección del mejor ajuste de la función del cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad de <i>Octopus maya</i> para la zona suroeste (ZI) de la península de Yucatán basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencia de AIC (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico de AIC (w_i).	64
Tabla 16. Selección del mejor ajuste de la función del cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad de <i>Octopus maya</i> para la zona noreste (ZII) de la península de Yucatán basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencia de AIC (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico de AIC (w_i).	64
Tabla 17. Clave edad-longitud en términos de probabilidad de <i>Octopus maya</i> de la zona suroeste (ZI) de la Península de Yucatán.....	66
Tabla 18. Clave edad-longitud en términos de probabilidad de <i>Octopus maya</i> de la zona noreste (ZII) de la Península de Yucatán.....	67

Resumen

La pesquería de pulpo *Octopus maya* es la más importante en la península de Yucatán y la mayor de América. El conocimiento sobre su dinámica espacio-temporal es limitado a pesar de ser clave para el desarrollo de un buen manejo del recurso. El objetivo del presente estudio fue determinar las variaciones espacio-temporales de la estructura por edades del pulpo *O. maya*, así como las posibles relaciones con variables ambientales que determinan su distribución. Se muestrearon mensualmente los desembarques provenientes de la flota ribereña en 13 puertos de la península de Yucatán en dos temporadas de pesca (2012 y 2014) y por medio de muestreos aleatorios estratificados en el área marítima frente a los 13 puertos en dos temporadas de veda (2013 y 2014), registrando las longitudes del manto y peso de los organismos, la captura total por cada viaje de pesca, las horas efectivas de pesca y la posición de pesca. Para los análisis estadísticos se dividió el área de estudio en dos zonas: suroeste (ZI) y noreste (ZII). Se analizó la variación espacio-temporal de la estructura de tallas, relación peso-longitud, porcentaje de organismos sub-legales y talla de reclutamiento a la pesquería. Se realizó un análisis de progresión modal de las frecuencias de tallas por meses. Por medio del método de Inferencia Multi Modelo se eligió un modelo de crecimiento del pulpo para cada zona. Dichos modelos se utilizaron para crear una clave edad-longitud en términos de probabilidad. Se analizó la variación espacio-temporal de la CPUE por grupos de edad. Posteriormente, se utilizó el modelo de Boosted Regression Trees (BRT) para describir la asociación de la presencia-ausencia por grupos de edad con las variables ambientales y, con ello, se realizó un modelo predictivo de la probabilidad de presencia para cada grupo de edad. Los resultados indicaron que los organismos procedentes de la ZI presentan la mayor talla promedio al final de la temporada de pesca, mientras que los de la ZII la alcanzaron a inicios de ésta temporada, por lo que en los meses de pesca las tallas promedio menores se presentaron en la ZI ocasionando mayor presencia de organismos sub-legales en esta zona, éste patrón es inverso para los meses de temporada de veda donde las menores tallas promedio se presentaron en la ZII. *Octopus maya* tuvo un crecimiento de tipo alométrico negativo en ambas zonas y el modelo utilizado para describir su crecimiento fue el potencial. La CPUE por grupos de edad presentó variaciones espacio-temporales, se percibió un foco de mayor abundancia de los organismos de 2-4 meses frente a los puertos de Celestún y Sisal, lo que puede indicar una zona clave de reclutamiento. Los organismos de 5-9 meses fueron los más abundantes en la temporada de pesca principalmente en la ZI. *Octopus maya* presentó mayor afinidad a temperaturas arriba de los 24 °C pero menores a los 30 °C, a zonas con baja turbidez ($K490 < 0.5 \text{ m}^{-1}$) y a bajas profundidades (<15 m), éstas preferencias cambiaron de acuerdo a su edad, por lo que se puede inferir que realiza migraciones en busca de las condiciones adecuadas para su edad. Estas variaciones espacio-temporales en la estructura por edades de *O. maya* pueden repercutir en las capturas de las flotas comerciales, por lo que el presente estudio aporta conocimiento de relevancia para la planificación y gestión de estrategias de regulación, para con ello poder llegar al manejo sustentable de éste recurso.

1. INTRODUCCIÓN

La pesca es una de las actividades más importantes a nivel mundial; alrededor de un mil millones de personas se benefician de los recursos acuáticos, siendo su principal fuente de alimento y empleo (Salas *et al.* 2011). Sin embargo, mundialmente se enfrenta a la existencia de problemas de sobrepesca (Pauly *et al.* 1998, Castilla y Defeo 2005). En México las tendencias de las pesquerías siguen el mismo patrón que las pesquerías a escala mundial, donde la mayor parte de los recursos son plenamente explotados (Arreguín-Sánchez 2006).

Debido al aumento en la sobrepesca y en la demanda de mercado, así como a la elevación de precios de desembarque, los cefalópodos han tomado mayor importancia económica a través del tiempo, lo cual ha generado diferentes pesquerías dirigidas exclusivamente a ellos, tanto industriales como artesanales, en zonas costeras y en altamar (Pierce y Portela 2013, Rodhouse *et al.* 2014).

En México la principal pesquería de cefalópodos es la de pulpo ya que posee gran importancia económica. En el 2015, de las pesquerías nacionales la del pulpo se posicionó en cuarto lugar por su valor comercial (998 322 millones de pesos) y en octavo lugar en cuanto a producción se refiere con aproximadamente 38 mil toneladas. A esta producción nacional, la península de Yucatán (PY) aportó cerca del 94% con aproximadamente 36 millones de toneladas de las cuales el estado de Yucatán contribuyó con el 65%, Campeche con el 28% y Quintana Roo únicamente con el 1.6% (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera 2015).

La pesquería de pulpo en la PY involucra la captura de dos especies: *Octopus maya* (Voss y Solís 1966) y *O. vulgaris* (Cuvier 1797), las cuales son conocidas como pulpo rojo y pulpo patón respectivamente. La pesquería de *O. maya* se desarrolló en 1949 en Campeche y se extendió a Yucatán en la década de los 70's (Solís-Ramírez *et al.* 1997; Cabrera *et al.* 2012), convirtiéndose en una pesquería de alta demanda a nivel local, nacional e internacional. Sus aportaciones en términos económicos y de empleo lo hacen ser el recurso más importante para la pesca artesanal de Campeche y artesanal e industrial de Yucatán (Cabrera *et al.* 2012). Debido a que es una especie abundante, fácil de extraer y de alta demanda se ha generado aumento en el esfuerzo pesquero y en la presión de pesca sobre ésta. Aunado a ello, el uso de artes de pesca ilegales, una producción variable, así

como la dependencia del mercado extranjero, han generado una señal de alerta en relación a la explotación sustentable de la pesquería (DOF-SAGARPA 2014).

Los aspectos espaciales y temporales de la dinámica poblacional son clave para el buen manejo de una especie explotada y la evaluación del impacto sobre el ecosistema, (Márquez et al. 2006). A pesar de ello, raramente son considerados en los estudios de pesquerías (Quinn y Deriso 1998). La incorporación de consideraciones espaciales en *O. maya* ha recibido recientemente más atención en los aspectos de capturabilidad, distribución, abundancia, capturas y reproducción (Cabrera et al. 2012, Velázquez—Abunader et al. 2013, Martínez et al. 2014, Avila-Poveda et al. 2015, 2016, Gamboa—Álvarez et al. 2015) y a la fecha no existen trabajos en los que se analice su dinámica espacio-temporal por edad.

La estructura por edades de una población juega un papel importante en el campo de la biología de conservación para determinar cambios en la supervivencia o tasas de natalidad (Hastings 1997). La estimación de la edad y el crecimiento son quizá los aspectos más importantes en la dinámica de una población que provén una estimación adecuada de la biomasa disponible para la pesca (Arreguín-Sánchez et al. 1993).

En cefalópodos se han utilizado exitosamente métodos directos de estimación de la edad y el crecimiento. Sin embargo, la mayoría son estudios realizados en condiciones de laboratorio y para los organismos que se encuentran *in situ* el análisis más común ha sido el de progresión modal (MPA, por sus siglas en inglés) de los datos de frecuencias de tallas (Trinidad Bello 2014).

En general, los cefalópodos son de vida corta y semélparos, lo que ocasiona que sus poblaciones sean muy variables, con reclutamientos fuertemente influenciados por las variables oceanográficas, especialmente la temperatura del mar, que influye directamente en el éxito del desove, el desarrollo de las fases iniciales de cada clase anual . No obstante, los estudios que describan las variables ambientales que determinan la composición poblacional en pulpos son escasos.

El presente trabajo pretende describir la dinámica espacio - temporal de la distribución por tallas y por edades de *O. maya* y la posible relación con los factores ambientales en la plataforma continental de la PY.

2. ANTECEDENTES

2.1 Biología de *Octopus maya*

Solís (1962) y Fuentes *et al.* (1965) realizaron los primeros trabajos sobre biología de pulpo en el Golfo de México considerando que la especie era *Octopus vulgaris*. En 1966 Voss y Solís-Ramírez describen una nueva especie de pulpo *Octopus maya*.

Octopus maya es una especie endémica de la PY, su distribución espacial abarca desde las aguas adyacentes a Sabancuy, en Campeche, hasta Isla Mujeres, Quintana Roo en aguas someras de la plataforma continental hasta 32 brazas (60 m) (Voss y Solís-Ramírez 1966, Pérez-Pérez *et al.* 2006) (Figura 1).

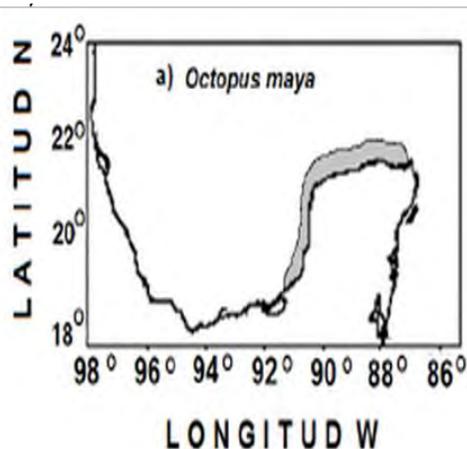


Figura 1. Distribución de *Octopus maya* (DOF 2014).

Habita en fondos duros y rocosos (Botello *et al.* 2010) cubiertos en parte por una fanerógama común a lo largo de la costa (*Thalassia testudinum*), y diversas algas (Rosas *et al.* 2006). Suele refugiarse en conchas vacías de moluscos gasterópodos (*Strombus gigas*, *S. costatus* y *Pleuroploca gigantea*) y en cuencas existentes en la loza calcita del fondo, o entre rocas coralinas distribuidas en manchones (Solís-Ramírez 1994, Pérez-Pérez *et al.* 2006).

Octopus maya es un cefalópodo octópodo marino relativamente grande, con hábitos bentónicos que se caracteriza por presentar un par de manchas u ocelos de color café obscuro bajo los ojos y en la base del segundo y tercer brazo, haciéndose menos aparente en los adultos (Solís-Ramírez *et al.* 1997). Su color es café oscuro, tornándose a café rojizo

cuando se estresa; sin embargo, su coloración varía de acuerdo al medio circundante ya que tiene la capacidad de mimetizarse (Voss y Solís 1966). El manto es grande, oval y fuerte pero algo estrecho, siendo la pared del manto gruesa y muscular (Miravall 2008) de color café-grisáceo claro con manchas oscuras en la papila contráctil (Voss y Solís 1966, Zambrano 1992). Posee un cuello corto, la abertura del manto es amplia y el sifón es largo y tubular. Los ocho brazos son largos, delgados y con los extremos adelgazados (Solís-Ramírez et al., 1997) (Figura 2).

Como todos los octópodos, su cuerpo es blando con un cerebro bien desarrollado y ocho brazos, cada uno de los cuales posee dos filas de ventosas. Los ojos son grandes y complejos con cristalino, por lo que poseen una visión aguda. Pueden cambiar de forma, color y textura de su piel, su locomoción es reptando y, en caso de peligro, puede desplazarse por expulsión de un chorro de agua a través de la cavidad respiratoria, la cual pueden orientar en diversas direcciones (ITESM 2004).



Figura 2. Ejemplar adulto de *Octopus maya*. Tomado de Rosas et al. (2006).

Octopus maya posee dimorfismo sexual, ya que el macho presenta el tercer brazo derecho, en vista dorsal, modificado en forma de cuchara, llamado brazo hectocotílico, el cual introduce en el manto de la hembra, donde deposita los espermatóforos que son paquetes que tienen contenidos los gametos masculinos. Cuando la hembra ha sido fecundada y transcurrido cierto tiempo deposita los huevos en la superficie superior del habitáculo que elija. Una vez colocada la puesta, la hembra se dedica a limpiar, con los tentáculos y a airear los huevos lanzando agua fresca con el sifón. Transcurridos de cuatro a cinco semanas los huevos eclosionan dando crías que poseen las características del animal adulto. Durante este periodo la hembra no se alimenta por lo que parece días después de la eclosión de los huevos (ITESM 2004).

La maduración en machos de *O. maya* es precoz, permaneciendo en esta condición un tiempo prolongado y aumentando la posibilidad de transferir sus gametos en más de una ocasión, antes de concluir su crecimiento y ciclo de vida. En cambio, las hembras no maduran sexualmente hasta haber alcanzado su tamaño máximo (Rosas et al. 2006). Recientes estudios sobre la madurez de *O. maya* describen que el peso de primera madurez sexual en hembras es de 1,024 g y la talla de primera madurez sexual es de 12.4 cm de longitud del manto, mientras que para los machos es de 484 g y 9.1 cm en organismos presentes en Campeche (Markaida et al. 2016). Sin embargo, en el estudio realizado por Ávila-Poveda et al. (2016) sobre organismos del estado de Yucatán fue de 335 g y 12.58 cm para hembras y 242 g y 7.42 cm en machos. Así mismo, estudios realizados sobre temporada de reproducción para organismos que se encuentran frente a las costas de Campeche han descrito que presenta dos picos de reproducción: uno en junio y julio y el segundo en noviembre y diciembre (Santos-Valencia y Re-Regis 2003; Santos-Valencia y del-Río-Rodríguez 2006; Santos-Valencia et al. 2006). En tanto que para los organismos presentes en la costa norte de Yucatán, describen que los picos de reproducción se realizan en los meses de febrero y de mayo a junio (Avila-Poveda et al. 2016), coincidiendo únicamente en el mes de junio en ambas zonas.

La fecundidad en *O. maya* ha sido señalada de entre 1,500 a 2,000 huevos. Los huevos son grandes (17 mm de largo y 4.5 mm de ancho), presentan una coloración blanca lechosa y son piriformes (Rosas et al., 2006). El desarrollo embrionario varía de 50 a 65 días en medio natural, según lo reportado por Solís (1967), aunque Van Heukelem (1977) reporta que es de 45 días a temperaturas de 25° C. Los organismos recién eclosionados presentan todas las características anatómicas y conductuales propias de un pulpo adulto (Voss y Solís-Ramírez, 1966) y en promedio pesan 0.1 g (Van Heukelem, 1983). Tienen un ciclo de vida relativamente corto de entre 8 y 12 meses (Solís-Ramírez y Chávez 1986).

Los cefalópodos, en general, son depredadores carnívoros, *O. maya* es un depredador de tipo atacante, se alimenta de invertebrados como crustáceos (*Callinectes similis*, *Libinia dubia*) y otros moluscos (*Melongena corona bispinosa*, *Melongena corona bispinosa*) (Noyola Regil et al. 2015). A su vez son cazados por grandes meros y pargos (Solís-Ramírez et al. 1997; Arreguín-Sánchez 2000).

2.2 Sistemática

Octopus maya (Voss y Solís-Ramírez, 1966)

Reino: Animalia

Fila: Mollusca

Clase: Cephalopoda (Cuvier, 1978)

Subclase: Colleoidea (Bather, 1888)

Superorden: Octobranchia (Young et al., 1998)

Orden: Octópoda (Leach, 1818)

Suborden: Incirrina (Grimpe, 1916)

Familia: Octopodidae (Orbigny, 1840)

Subfamilia: Octopodinae (Grimpe, 1921)

Género: *Octopus* (Cuvier, 1797)

Especie: *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966)

2.3 Pesquería

En el litoral del Golfo de México (GM) y Mar Caribe (MC) el pulpo constituye la cuarta pesquería en nivel de importancia por su valor comercial, superada únicamente por el camarón, mojarra y atún (CONAPESCA 2014). Esta pesquería involucra dos especies *O. maya* y *O. vulgaris* aunque la primera especie representa aproximadamente el 65% de las capturas totales (Salas et al. 2008).

El aprovechamiento del pulpo en el Golfo de México tuvo su origen en aguas adyacentes al puerto de Campeche en 1949, extendiéndose a los puertos de Seybaplaya y Champotón. Como consecuencia del incremento de la pesca en Campeche y al aumento de la demanda, la pesquería de pulpo se extendió hacia Yucatán en los 70's (Solís-Ramírez et al. 1997).

El pulpo se ha convertido en un recurso de alta demanda a nivel local, nacional e internacional, sus aportaciones en términos económicos y de empleo lo hacen ser el recurso más importante para la pesca artesanal de Campeche y artesanal e industrial de Yucatán (Cabrera et al. 2012).

La flota pesquera que actualmente es utilizada para la pesca de pulpo se compone de tres tipos:

- 1) Flota menor o artesanal, son embarcaciones que miden entre 5.5 y 9 m de eslora, motor fuera de borda (40-75 HP), con capacidad de 0.5 toneladas aproximadamente. Para este tipo de flota se requieren cuatro pescadores que realizan viajes diarios (Botello et al. 2010). Este tipo de embarcación es utilizada en todos los puertos a lo largo de la PY.
- 2) Flota mediana, son embarcaciones mayores a 12 m de eslora y realizan viajes de tres a cinco días (Botello et al. 2010). Son utilizadas principalmente en el puerto de Dzilam de Bravo.
- 3) Flota mayor, que está compuesta por barcos de 12 a 22 m eslora, con capacidad de 10 toneladas brutas. Realizan viajes de 15 a 20 días (Botello et al. 2010) y se encuentran únicamente en el puerto de Progreso.

A su vez, las flotas fungen como nodrizas llevando embarcaciones más pequeñas, llamadas alijos, lo que permite expandir el esfuerzo de pesca.

El método de pesca, en los tres tipos de flotas es llamado “gareteo” en el que las embarcaciones se dejan llevar por el viento y la corriente. Además, se colocan dos jimbas (varas de bambú) en la proa y en la popa del alijo o flota, con el objetivo de tener una mayor área de barrido. A lo largo de las jimbas se amarran hilos con un plomo en el extremo junto con la carnada (jaiba o cangrejo) (Figura 3). Posteriormente, al dejar la embarcación al garete las líneas son arrastradas en el fondo, cuando la carnada pasa cerca de la madriguera de un pulpo, éste se lanza sobre ella y en superficie el pescador recupera el cordel con el pulpo (Botello et al. 2010).



Figura 3. Esquema del sistema utilizado para la pesca de pulpo. Tomado de Hernández et al. (2000).

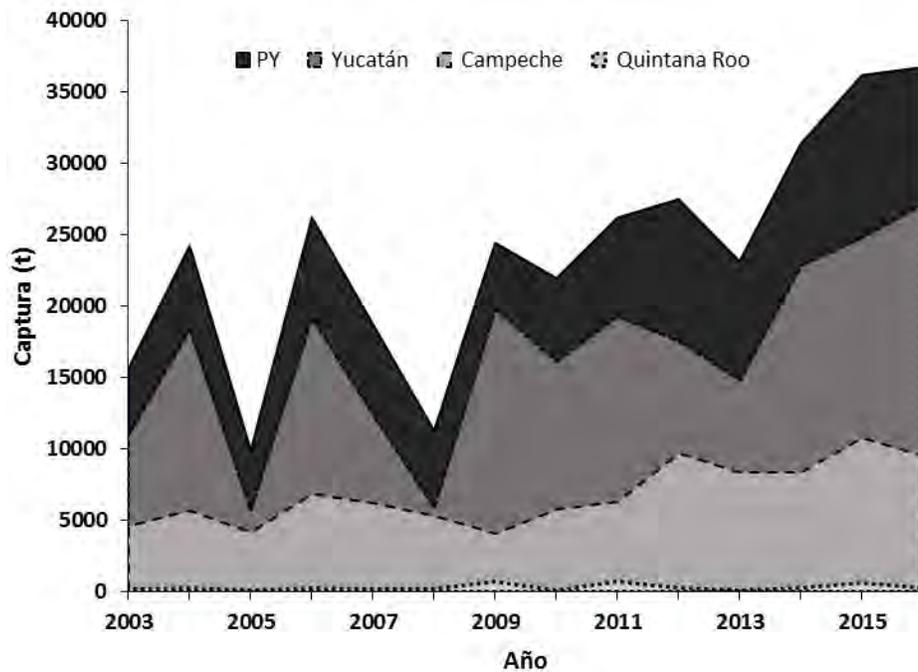


Figura 4. Serie histórica de la producción pesquera del pulpo 2003-2016 para los estados de Yucatán, Campeche, Quintana Roo y producción total de la península de Yucatán (PY).

En los últimos años, las capturas de pulpo han presentado grandes fluctuaciones, en algunos casos, los años con capturas extremadamente bajas han sido explicadas por la ocurrencia de eventos de marea roja que se han presentado en el 2003, 2005 y 2008 (Figura

4). Se especula que las bajas capturas de pulpo cuando se presentan fenómenos de marea roja pueden estar relacionadas con desplazamientos poblacionales que hacen al recurso inaccesible a la flota pesquera (Blancas-García et al. 2011).

El uso de los recursos pesqueros en México está basado en tres herramientas: los planes de manejo, la Carta Nacional Pesquera, la cual contiene información breve de los recursos pesqueros mexicanos, como captura, regulaciones pesqueras, estado de salud del recurso, etc.; y las Normas Oficiales Mexicanas (NOM). Estas últimas son regulaciones técnicas obligatorias expedidas por el gobierno mexicano, estableciendo reglas, especificaciones, atributos, y características aplicadas a productos, procesos, logística, sistemas, actividades, servicios, o métodos de producción (DOF-SAGARPA 2014).

En particular, el manejo de la pesquería de pulpo rojo está regulada por la Carta Nacional Pesquera y por dos normas oficiales mexicanas: NOM-008-PESC-1993 y NOM-009-PESC-1993. La primera establece una talla mínima de manto de 110 mm y prohíbe el uso de ganchos y fisgas. La segunda norma, establece la temporada de pesca que comprende del 1° de agosto al 15 de diciembre de cada año. Sin embargo, esta temporada de pesca se realiza durante la “temporada de reproductiva” descrita a partir de observaciones de comportamiento reproductivo para una población de *O. maya* de Campeche (Solís-Ramírez 1967) y cuyo estudio es el que actualmente se utiliza como línea de base para establecer esta medida de regulación en toda el área de su distribución.

Se ha observado que estas disposiciones no se cumplen en su totalidad, debido a la alta presencia de organismos por debajo de la talla mínima permitida (Salas et al. 2008) lo cual ha generado una señal de alerta en relación a la explotación sustentable del recurso (DOF-SAGARPA 2014).

2.4 Edad y crecimiento

La estimación de la edad y el crecimiento son quizá los aspectos más importantes para el estudio de la dinámica de una población que proporcionan una estimación adecuada de la biomasa disponible para la pesca (Arreguin-Sanchez et al. 1993).

Los métodos para medir y modelar el crecimiento pueden ser clasificados en directos e indirectos (Trinidad Bello 2014). Los métodos directos se basan en el conteo de marcas periódicas formadas en las estructuras duras del organismo. Estas marcas se utilizan para

determinar la edad anual o por día, dependiendo de la especie (Semmens et al. 2004). En el caso de los cefalópodos, este método ha sido utilizado exitosamente. Para *O. maya*, recientemente se ha avanzado en la estimación de la edad a través de éste método utilizando estructuras duras como estiletes (Salas et al. 2006, Rodríguez-Domínguez et al. 2013) y picos (Villegas-Bárceñas et al. 2014).

Los métodos indirectos se basan principalmente en el análisis de progresión modal (APM) el cual utiliza datos de frecuencia de tallas tomadas en diferentes momentos de una misma población. Éste método supone que los grupos modales corresponden a diferentes clases de edad o cohortes (Sparre y Venema 1995) y que sus medias y varianzas deben ajustarse a un modelo. Es decir, las medias deberían seguir cierta curva de crecimiento, mientras que las varianzas deberían ser parecidas, pero aumentando quizá con la edad (Gulland y Rosenberg 1992).

El APM ha sido el método más empleado para describir el crecimiento en octópodos (Semmens et al. 2004) debido a la escasez de estructuras duras y a que el uso de métodos directos implican un alto costo en equipo y mayor tiempo para el procesamiento desde la extracción de la estructura hasta el conteo de las bandas o líneas de crecimiento. Sin embargo, ha sido criticado para su aplicación en cefalópodos (Arkhipkin 1991, Caddy 1991, Hatfield y Rodhouse 1994, Jackson 1994, Yatsu et al. 1997, Domain et al. 2000) debido a que la longitud no es una buena medida del tamaño de un animal de cuerpo blando (Forsythe 1984) pues es dependiente del estado de contracción de los músculos (Domain et al. 2000), y a que los cefalópodos poseen gran variabilidad en las tasas de crecimiento (Forsythe y Van Heukelem 1987). Por lo que se ha sugerido que se haga un esfuerzo para complementar los APM con técnicas de marcado y recaptura (Domain et al. 2000) o con un número pequeño de lecturas de edad, basada en incrementos diarios de estructuras duras corporales, para poder calibrar los resultados obtenidos de las tallas (Sparre y Venema 1995).

Aunque, se han establecido relaciones longitud-peso con significación estadística que muestran que la longitud puede ser tomado como indicador del tamaño del organismo y para tratar la variabilidad entre las tasas de crecimiento individual de los organismos se recomienda la utilización de relaciones edad-longitud en términos de probabilidad (López-Rocha et al. 2012).

En el caso de *O. maya* existen trabajos que utilizan el APM en las cuales el crecimiento individual es representado por el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB). Los principales son el de Solís-Ramírez y Chávez (1986) donde esta especie presenta una longevidad cercana a los 12 meses y un crecimiento muy rápido; el de Arreguín-Sánchez (1992), Arreguín-Sánchez et al. (2000) y el de Nepita-Villanueva y Defeo (2001) los cuales realizan estimaciones de crecimiento a través de métodos indirectos basados en tallas utilizando ELEFAN I (Electronic Length Frequency Analysis), PROJMAT (Projection Matrix Method) y SLCA (Shepherd's Length Composition Analysis).

Debido a que los cefalópodos se caracterizan por presentar un crecimiento rápido con alta variabilidad individual (Semmens et al. 2004), algunos autores han sugerido que los modelos no asintóticos son los que mejor describen su crecimiento principalmente en las primeras etapas de vida (Alford y Jackson 1993, Jackson et al. 2000). Para describir el crecimiento de cefalópodos, los modelos más utilizados han sido los exponenciales y potenciales (Van Heukelem 1973; Forsythe 1984; DeRusha et al. 1987; Forsythe and Hanlon 1988; Hartwick et al. 1988; Forsythe and Toll 1991; Cortez et al. 1999; Domain et al. 2000), los lineales (Iribarne 1991) y los logarítmicos (Cortez et al. 1999). Así mismo, se ha demostrado que el crecimiento en cefalópodos presentan dos fases, primero exponencial y a posteriormente logarítmica, aunque la edad y la talla a la que cambia el tipo de crecimiento varía y no ha sido bien definida (Boyle y Rodhouse 2005).

En el caso de *O. maya* ha sido utilizado el MCVB (Solís-Ramírez y Chávez 1986, Arreguín-Sánchez 1992, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Nepita-Villanueva y Defeo 2001) el cual provee una explicación biológica a cada uno de sus parámetros a diferencia de otros modelos exponenciales y potenciales utilizados en algunos cefalópodos, en que dichos modelos son de carácter descriptivo.

Es frecuente la conversión de tallas en edades, el método más común es el que se basa en las claves edad-talla. Éste método se basa en el supuesto de que los organismos de una misma especie crecen de igual manera, por lo que cada grupo de tallas correspondería a una edad, difiriendo únicamente el tiempo que toma crecer del límite inferior al límite superior de ese grupo (Gulland y Rosenberg 1992).

2.5 Distribución y factores ambientales

Se sabe que los cefalópodos en general son altamente sensibles a las condiciones ambientales y a los cambios en un rango de escala espacial y temporal (Leporati et al. 2009). Los ciclos de vida cortos, generaciones que no se traslapan, las altas tasas metabólicas y el crecimiento rápido que presentan los cefalópodos, se asocian con una alta plasticidad en las características del ciclo de vida y la alta sensibilidad a las variaciones ambientales, lo que se ve reflejado en grandes fluctuaciones en la abundancia y distribución de las poblaciones (Zhu et al. 2009).

Esta sensibilidad a las fluctuaciones ambientales es un factor importante a tomar en cuenta para la toma de decisiones en el manejo pesquero. Incluso, sugiere que los cefalópodos pueden ser considerados como indicadores de cambios ambientales y de las condiciones del ecosistema (Pierce et al. 2008).

Las relaciones entre la dinámica de las poblaciones de cefalópodos y las condiciones ambientales son principalmente de dos tipos: 1) los relativos a la distribución geográfica de la abundancia, para lo cual el mecanismo a menudo se desconoce, así como 2) a los procesos biológicos, como la supervivencia de los huevos, el crecimiento, reclutamiento y migración, donde los mecanismos son conocidos en algunos casos y en muy pocos casos han sido demostrados experimentalmente (Pierce et al. 2008).

Los cefalópodos responden a los cambios ambientales de manera activa y/o pasiva. En la respuesta activa responden migrando, desde cientos a miles de kilómetros, a áreas con mejores condiciones ambientales para alimentarse o desovar. Mientras que en la respuesta pasiva, el crecimiento y la supervivencia varían dependiendo de las condiciones experimentadas, y también se presenta migración pasiva debido a la influencia de corrientes predominantes (Pierce et al. 2008).

Sobre la distribución de *O. maya* se sabe que es heterogénea a lo largo de la plataforma continental de la PY (Solís-Ramírez y Chávez 1986, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Solana-Sansores et al. 2002, Wakida-Kusunoki 2004, Pérez-Pérez et al. 2004, 2006, 2007, 2008). Se especula que presenta migraciones de manera activa, ya que al nacer se dispersa a lo largo de la plataforma continental, conforme va alcanzando la edad adulta en un rango de profundidad más amplio en busca de zonas de alimentación incluso hasta los 60 m (Solís-Ramírez y Chávez 1986) y al llegar a la edad de madurez (10 meses) las hembras inician

un movimiento hacia zonas someras con la finalidad de localizar sitios adecuados para la colocación de sus huevos, y los machos migran en busca de las hembras para el apareamiento (Gamboa-Álvarez et al. 2015).

Se conoce el área general de la distribución de *O. maya* la cual fue descrita por Voss y Solís- Ramírez (1967) y Solís-Ramírez (1988). Se han realizado estudios sobre su distribución de la abundancia al inicio de cada temporada de pesca a profundidades menores a 20 m (Solana et al. 2002, Pérez-Pérez et al. 2004, 2007, 2008), dichos estudios coinciden en que las costas de Campeche presentan mayores abundancias que las de Yucatán en los meses de mayo a julio en.

Cabrera et al. (2012) realizó un análisis de la distribución de la estructura por tallas de *O. maya* para la temporada de pesca 2009, reportando tallas menores hacia Campeche y mayores hacia el noreste de Yucatán. Gamboa-Álvarez et al. (2015) estudiaron las variaciones espacio-temporales de la abundancia y capturabilidad de *O. maya* en la temporada de pesca 2012 y la de veda 2013, encontrando mayor abundancia en las costas de Campeche y menor en las de Yucatán para la temporada de pesca 2012 y en la temporada de veda 2013 fue mayor en Yucatán que en Campeche. No obstante, a la fecha no se han realizado estudios que describan las variables ambientales que determinan la dinámica de esta especie. Incluso en octópodos, estos estudios son escasos y podrían ser utilizados como una herramienta de gestión para ayudar a la conservación y explotación sostenible del recurso.

La mayoría de los cefalópodos ya sean bentónicos, demersales o pelágicos realizan migraciones verticales pasando un periodo corto en las aguas superficiales, excepto los que presentan un estadio paralarval planctónico (Jereb y Roper 2005). Sin embargo, debido a la disponibilidad de datos de teledetección de la superficie del océano aunado a la sensibilidad de los cefalópodos a la temperatura y a la importancia de la productividad primaria (PP), se han generado estudios que se centran en la influencia de la temperatura superficial del mar (TSM) y a la concentración de clorofila (Chl-a) en la distribución y abundancia de los cefalópodos. Además, las condiciones superficiales pueden, implícita o explícitamente, ser asumidas para dar información indirecta de las condiciones de la sub-superficie, aunque tales suposiciones pueden ser riesgosas sin el conocimiento previo de las condiciones oceanográficas locales (e.g. grado de mezcla de la columna de agua, o presencia de corrientes sub-superficiales) (Pierce et al. 2008).

Otros factores relevantes y con datos normalmente disponibles son la batimetría (profundidad), debido a que la distribución de las especies demersales y bentónicas están restringidas a ciertos rangos de profundidad; y la morfología del fondo del mar como la pendiente, la orientación en relación con la dirección de las corrientes predominantes y la variabilidad de la profundidad también puede ser factores importantes para la distribución de los cefalópodos (Pierce et al. 2008).

En forma amplia se ha documentado que el ciclo de vida, crecimiento y reproducción de los cefalópodos, en general, está directamente asociado a la temperatura del agua (Forstthe y Van Heukelem 1987). Recientemente, se han realizado estudios del efecto de la temperatura en *O. maya* como la termo preferencia, tolerancia y consumo de oxígeno de juveniles (Noyola et al. 2013), la influencia de la temperatura en los aspectos de reproducción como número de huevos, fertilización, y número de crías (Juárez et al. 2015) y las consecuencias sobre el rendimiento de las crías de hembras sometidas a estrés por temperatura (Juárez et al. 2016). Se ha reportado que *O. maya* posee gran capacidad de adaptación a cambios moderados de la temperatura, y que las altas fluctuaciones en la temperatura tienen efecto sobre la biomasa y supervivencia de la especie. No obstante, no se han realizado estudios que incorporen la distribución espacio-temporal de la estructura poblacional de esta especie y su relación con los factores ambientales.

3. JUSTIFICACIÓN

Considerar los aspectos espacio-temporales de la dinámica poblacional de una especie que es explotada es clave para su buen manejo y para la evaluación del impacto sobre el ecosistema.

Aunado a ello, la alta sensibilidad que presentan los cefalópodos a las variaciones ambientales puede verse reflejada en grandes fluctuaciones en su distribución y abundancia así como en su estructura poblacional, ya que causan variaciones en el reclutamiento o distintos patrones de reproducción de la especie.

Por lo que, estudiar la relación espacio-temporal de la estructura por edades de *O. maya* con los factores ambientales es de gran relevancia para la toma de decisiones en el manejo pesquero que aseguren el uso sostenible de este recurso.

A la fecha no existen trabajos de variación espacio-temporal de la estructura por edad del *O. maya*.

4. HIPÓTESIS

Los octópodos son altamente sensibles a los cambios en los factores ambientales. Si el área de distribución de *Octopus maya* presenta dos grandes zonas (suroeste y noreste) con diferencias en la dinámica espacio-temporal de los factores ambientales, entonces la estructura por edades presentará variaciones entre estas dos zonas.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar las variaciones espacio-temporales de la estructura de edades del pulpo *O. maya*, así como las posibles relaciones con variables ambientales que afectan su distribución.

5.2 Objetivos particulares

Determinar las variaciones espacio-temporales de la estructura de tallas y de la relación peso-longitud de *O. maya*.

Determinar la variación espacio-temporal de la talla de reclutamiento a la pesquería *O. maya* así como el porcentaje de organismos sub-legales capturados.

Comparar diferentes modelos de crecimiento y determinar el mejor modelo para *O. maya*.

Elaborar una clave longitud - edad en términos de probabilidad para *O. maya*.

Estimar la abundancia relativa por edad por medio de la captura por unidad de esfuerzo y determinar su variación espacio-temporal.

Determinar la relación entre las variables ambientales (temperatura de superficie, CAD y profundidad) y la distribución de la abundancia por grupos de edad de *O. maya*.

Realizar un modelo predictivo de presencia-ausencia de organismos por grupos de edad tomando en cuenta los factores ambientales.

6. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México (GM) es una cuenca semi-cerrada localizada en las zonas tropical y subtropical del oeste del Océano Atlántico entre las latitudes 18° y 30° N y las longitudes 82° y 98° W. (Monreal- Gómez y Salas de León 1997). Se comunica con el océano Atlántico y con el Mar Caribe, por el estrecho de Florida y por el canal de Yucatán, respectivamente (Hofmann y Worley 1986, Monreal-Gómez et al. 2004) con una superficie de aproximadamente 1.5 millones de km² (Balsam y Beeson 2003).

En la región sureste se encuentra la PY, la cual divide el GM del mar Caribe. En términos de división política, los estados mexicanos de Campeche, Yucatán y Quintana Roo integran la PY (Kauffer y Villanueva 2011).

La PY presenta una extensa plataforma continental que recibe el nombre de Banco de Campeche (BC) (Figura 5), en donde tienen lugar las principales pesquerías de la región (Botello et al. 2010).

Las condiciones climáticas-meteorológicas de la PY se han definido a lo largo de un ciclo anual presentando tres periodos: el de secas, el cual se presenta de marzo a mayo; lluvias, que van de junio a octubre con presencia de depresiones tropicales; y frentes fríos anticiclónicos (nortes) de noviembre a febrero (Lara-Lara 2008, Pech-Pool et al. 2010, Enriquez et al. 2013). Éstos periodos son constantes pero se traslapan de manera relativa, y su intensidad está variando por efectos del cambio climático global (Lara-Lara 2008).

Las aguas que penetran al GM a través del Canal de Yucatán (CY) forman tres ramas principales: la primera es la Corriente de Yucatán, se dirige hacia el oeste sobre el Banco de Campeche; la segunda, la más potente es la corriente de Lazo que cruza el Golfo hacia el norte rumbo a la plataforma de Texas-Luisiana; y la tercera se dirige al este para salir por el Estrecho de Florida (Castellano y Gasca, 1996).

Las corrientes que influyen en la plataforma continental de la PY son la corriente del Cañón de Campeche (CCC), en la porción suroeste y la corriente de Yucatán (CY) las cuales regulan la temperatura del agua. En la porción occidental de la PY, además de la influencia de la CCC, durante invierno los vientos provenientes del norte provocan una surgencia de aguas frías, las cuales disminuyen la temperatura en esta zona (Zavala et al. 2014; Enríquez et al. 2010) y durante los siguientes meses aumenta hasta alcanzar su máximo en el verano (30 °C). La CY genera un afloramiento estacional (primavera-verano) que ocurre principalmente en la región oriental en Cabo Catoche, al norte de Quintana Roo y en las costas noroeste de la península (Monreal-Gómez et al. 2004), las temperaturas del fondo cuando ocurre las surgencias son más bajas en la región este (14 °C) y aumentan a 26 °C en la zona norte de la península (Enríquez et al. 2010, Monreal-Gómez et al. 2004).

En la plataforma de la PY la temperatura de las aguas varía de 21.5 °C en enero y 30 °C en septiembre, con oscilaciones de hasta 4 °C en un día de verano (Juárez et al. 2015). En otoño e invierno, la mayor parte de la plataforma está cubierta por temperaturas del agua

alrededor de 22.5 ° C (Enríquez et al. 2010, Monreal-Gómez et al. 2004). La región también se ve afectada por anomalías en las temperaturas interanuales ligado a la presencia del fenómeno de El Niño.

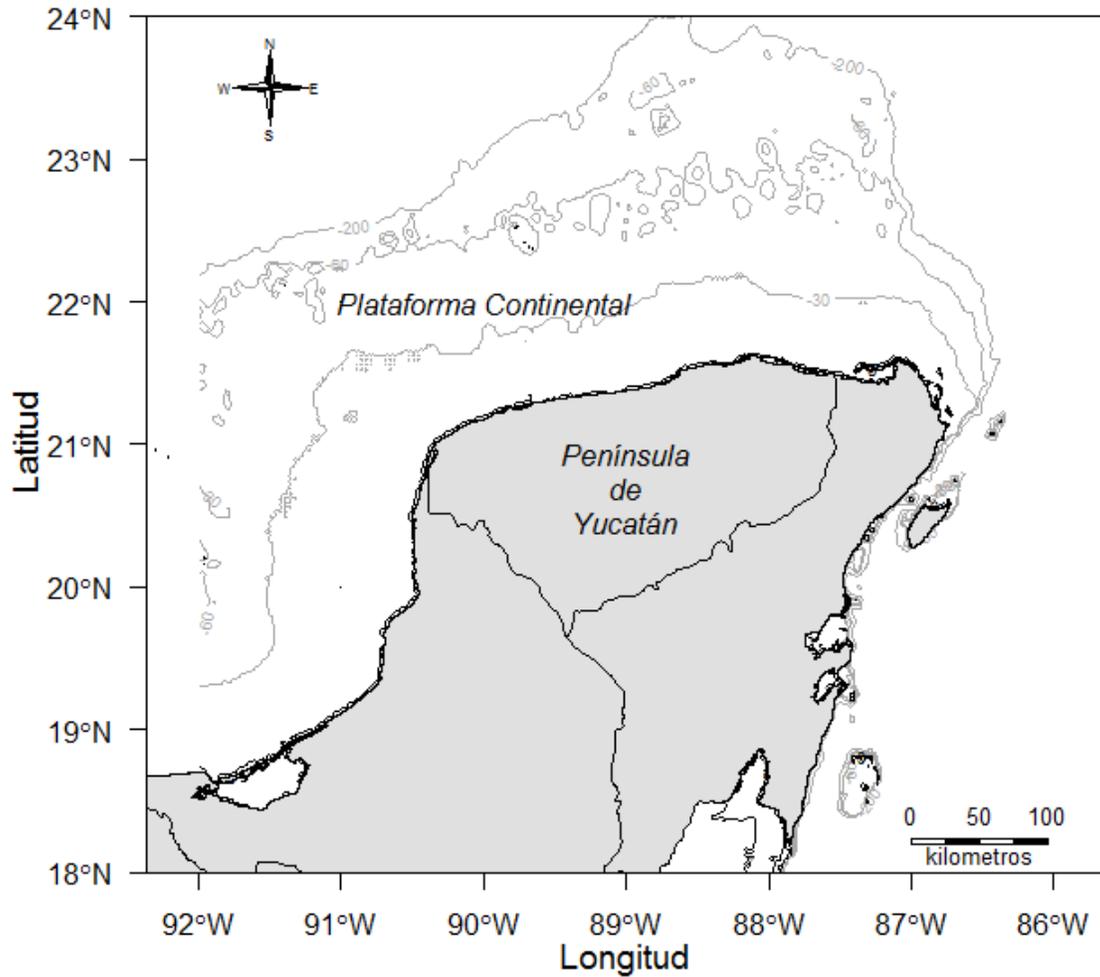


Figura 5. Plataforma continental de la Península de Yucatán (área por debajo de la isobata de 200 m).

6.1 Sitio de muestreo

Los sitios de muestreo comprendió la zona marítima frente a 13 puertos ubicados a lo largo de la península de Yucatán donde se ha descrito la distribución de *O. maya* (Figura 6).

Considerando la amplitud del área de estudio así como los antecedentes sobre diferencias en la dinámica poblacional de *O. maya* según la zona geográfica (Cabrera et al. 2012, Velázquez—Abunader et al. 2013, Trinidad-Bello 2014, Avila-Poveda et al. 2016), se

separaron los datos de acuerdo a la zona geográfica de la siguiente forma: Zona I (ZI) en la porción suroeste del BC, perteneciente al estado de Campeche, donde se ubican los puertos de Sabancuy, Champotón, Seybaplaya, Campeche e Isla Arena; Zona II (ZII) en la porción norte del BC la cual pertenece al estado de Yucatán donde se ubican los puertos de Celestún, Sisal, Progreso, Telchac, Dzilam, San Felipe y El Cuyo y en la porción este, perteneciente a la zona norte del estado de Quintana Roo donde se ubica el puerto de Holbox (Figura 6).

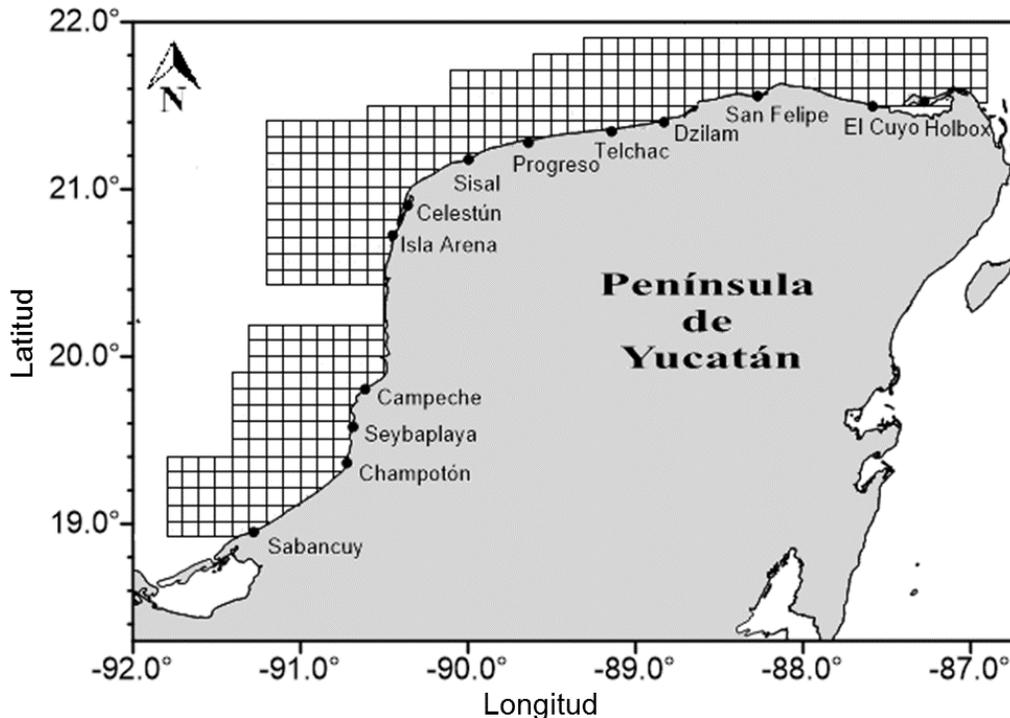


Figura 6. Área de estudio en la plataforma continental de la Península de Yucatán. Se muestran los puertos donde se realizaron muestreos de los viajes de pesca de la flota ribereña. Los cuadros representan la unidad espacial de 0.1° de latitud por 0.1° de longitud.

7. MÉTODO

7.1 Muestreo

Los muestreos se realizaron de dos maneras. Durante los meses de agosto a diciembre de los años 2012 y 2014 debido a que en estos meses se lleva a cabo la temporada de pesca se muestrearon mensualmente y de manera aleatoria los desembarques de pesca en cada uno de los 13 puertos. De enero a julio de los años 2013 y 2014, ya que son los meses de

veda para esta especie, se realizaron muestreos aleatorios estratificados en tres periodos de dos meses cada uno (enero-febrero, marzo-abril y mayo-junio) dentro de una red de estaciones en la zona marítima frente a los 13 puertos, tratando de cubrir toda el área de distribución de *O. maya*, por medio de lances de pesca con el mismo método de pesca que la flota ribereña emplea (gareteo).

En los dos tipos de muestreo se registraron las longitudes del manto (LM) y peso total (PT) de los organismos, la captura total (CT) por cada viaje de pesca y las horas efectivas de pesca. Y con ello se elaboraron bases de datos para ser analizadas posteriormente.

El análisis espacial se basó en unidades (celdas) de 0.1° de latitud (11.1 km) por 0.1° de longitud (10.5 km) ($\sim 116 \text{ km}^2$) (Figura 6)

Se realizaron entrevistas a los responsables de las embarcaciones muestreadas, en las cuales se obtuvo la profundidad de pesca, el rumbo de navegación, la distancia estimada a la zona de pesca, el tiempo de viaje, litros de gasolina consumida y referencia de la posición de pesca con respecto a un sitio conocido. Todos los elementos anteriores fueron considerados para analizar su coincidencia y de esta manera asignar el viaje de pesca a una celda determinada según la Figura 6.

7.2 Estructura espacio-temporal de tallas

Se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis mediante el software Statgrafics Centurion XV 2006 y gráficas de caja y bigote en R Core Team (2016) con el fin de identificar si existen diferencias espacio-temporales de la estructura de tallas por temporada-puerto y para puerto-mes.

La estructura por tallas se realizó a través del análisis de frecuencias de tallas, con intervalos de clase de 1 cm y rango de la longitud del manto (LM) de 5 a 24 cm, las cuales fueron agrupadas por puerto y por meses de agosto a diciembre (temporada de pesca) y de enero a junio (temporada de veda) para fines de comparación.

Los histogramas de frecuencias de las LM fueron utilizados para ajustar los parámetros de la ecuación:

$$r(LM) = \frac{\exp(b_0 + b_1 LM)}{1 + \exp(b_0 + b_1 LM)}$$

Ecuación 1

donde $r(LM)$ es la probabilidad de una LM determinada, b_0 y b_1 son constantes. La curva resultante del modelo anterior representa el producto de la curvas de selectividad y de reclutamiento a la pesquería. La ecuación se ajustó mediante la suma de cuadrados (SCR) con la siguiente función:

$$SCR = \sum_{i=1}^n (O_i - E_i)^2$$

Ecuación 2

donde O_i son los datos observados y E_i los estimados (Haddon 2011) utilizando el algoritmo de Newton por medio de la función Solver de Microsoft Excel, minimizando el error cuadrático entre los valores observados y los estimados. Se calcularon los siguientes parámetros LM_{25} , LM_{50} y LM_{75} , que representan respectivamente la LM a los cuales el 25%, 50% y el 75% de los pulpos son retenidos por el arte de pesca; y el rango de selección (RS), como la diferencia entre LM_{75} y LM_{25} (Millar y Fryer 1999; Arellano-Torres et al. 2006). La LM_{50} fue tomada como la talla de primera captura o de reclutamiento a la pesquería.

$$LM_{50} = -\frac{b_0}{b_1}$$

Ecuación 3

$$RS_{50} = -\frac{2\log(3)}{b_1}$$

Ecuación 4

$$LM_{25} = LM_{50} - \frac{RS}{2}$$

Ecuación 5

$$LM_{75} = LM_{50} + \frac{RS}{2}$$

Ecuación 6

Se realizó la estimación del porcentaje de organismos de tallas sub-legales capturados por puerto y temporada (análisis espacio - temporal). Es decir, el porcentaje de organismos con talla por debajo de la talla mínima de captura (tmc) (110 mm).

7.3 Relación longitud del manto-peso total

Para estimar la relación entre la longitud del manto (LM) y el peso total (PT), se ajustó el modelo potencial:

$$PT = \alpha LM^\beta$$

Ecuación 7

donde α es la media del factor de condición y β es el coeficiente de alometría. Tanto la media del factor de condición como el coeficiente de alometría se estimaron al minimizar la SC (Ecuación 2) con un ajuste no lineal utilizando el algoritmo de Newton (Neter et al. 1996) por medio de la aplicación Solver de Microsoft Excel.

El tipo de crecimiento lo indica el valor de β cuando es igual a tres el crecimiento es isométrico y cuando es diferente de tres es alométrico, ya sea positivo (> 3) o negativo (< 3) (Esmaili y Ebrahimi 2006, Aguirre-Villaseñor et al. 2008). El valor estimado de β fue analizado con una prueba de t de Student para determinar si presenta tipo de crecimiento isométrico ($H_0: \beta = 3$) o alométrico ($H_a: \beta \neq 3$) (Zar 1999) utilizando la siguiente ecuación:

$$\hat{t} = \frac{d.s.(L)}{d.s.(PT)} \cdot \frac{|\beta - 3|}{\sqrt{1 - R^2}} \cdot \sqrt{n - 2}$$

Ecuación 8

Donde \hat{t} es el valor de t de Student, $d.s.(L)$ es la desviación estándar de la longitud, $d.s.(PT)$ es la desviación estándar del peso total, R^2 es el coeficiente de determinación y n es el número de observaciones (Pauly 1984).

Éste procedimiento se realizó para todos los meses agrupados por temporadas (agosto-diciembre y enero-junio) y para todos los puertos agrupados por zonas (ZI y ZII) y por temporadas. Además, se realizaron análisis de varianzas (ANOVA) para saber si existen diferencias significativas del tipo de crecimiento entre zonas y temporadas con R (R Core Team 2016).

7.4 Estructura por edades

Para realizar los siguientes análisis se utilizaron los datos de los dos años considerándolo como un año tipo debido a que el número de las muestras para algunas temporadas fueron escasos para realizar los análisis.

7.4.1 Descomposición de grupos modales

Se utilizaron histogramas de frecuencia de tallas mensuales por zona utilizando intervalos de clase de 1 cm y un rango de LM de 5 a 20 cm. A dichos histogramas se les ajustó un modelo de mezcla finita propuesta por Benaglia et al. (2009) utilizando la paquetería 'mixtools' versión 9.4.3 para R (R Core Team 2016), con el modelo se identificaron las diferentes cohortes o grupos modales.

De acuerdo a Benaglia et al. (2009), el modelo analiza las medidas de las muestras para discernir y describir subgrupos modales que se distribuyen en forma paramétrica normal univariada o multivariada. Este modelo supone que el posible vector con variables aleatorias de x_1, \dots, x_n son una muestra aleatoria de una mezcla finita de componentes. La densidad de cada x_i puede ser descrita por:

$$g\theta(x_i) = \sum_{j=1}^n \lambda_j \phi_j(x_i), \quad x_i \in \mathbb{R}^r$$

Ecuación 9

donde $g\theta = (\lambda, \phi) = (\lambda_1, \dots, \lambda_n, \phi_1, \dots, \phi_n)$ denotan los parámetros y λ_n es positivo y suma la unidad. Se asume, para este caso que ϕ_j proceden de una familia \mathcal{F} de funciones de densidad Gaussiana univariada $\mathcal{F} = \{\phi(\cdot | \mu, \sigma^2) = \text{densidad de } \mathcal{N}(\mu, \sigma^2), (\mu, \sigma^2) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_*^+\}$ en cuyo caso los parámetros del modelo se reducen a

$$\theta = (\lambda, (\mu_1, \sigma_1^2), \dots, (\mu_m, \sigma_m^2))$$

Ecuación 10

Este modelo utiliza la estimación máxima de probabilidad (MLE acrónimo en inglés) para completar los datos observados los cuales se toman como datos incompletos, por medio de un algoritmo de Expectation-Maximization (EM acrónimo en inglés) que busca estimadores de máxima verosimilitud para los datos obtenidos (Benaglia et al. 2009).

Los datos observados (incompletos) que son n observaciones aleatorias, independientes e idénticamente distribuidas de $x = (x_1, \dots, x_n)$ de una densidad $g\theta$ dada por la Ecuación 10. Y la probabilidad-logarítmica asociada es

$$L_x(\theta) = \sum_{i=1}^n \log g\theta(x_i)$$

Ecuación 11

Cuando la muestra presentó más de un grupo modal, se utilizó el índice de separación (IS) propuesto por Sparre y Venema (1992):

$$IS = \frac{LM_j - LM_i}{\left(\frac{S_j^2 + S_i^2}{2}\right)} \geq 2$$

Ecuación 12

donde LM_j y LM_i son la LM promedio de los grupos modales j y i , y S_j^2 y S_i^2 son la desviación estándar de los grupos modales j y i . Cuando el IS es menor a dos, entonces no es fiable separar los componentes normales de las frecuencias observadas (Sparre y Venema 1992).

7.4.2 Análisis de progresión modal

Asumiendo que los grupos modales, calculados anteriormente, representan cohortes se analizó la progresión de las medias en el tiempo para cada zona obteniendo así la progresión modal durante el año tipo.

7.4.3 Modelo de crecimiento

Para elegir el modelo que mejor describa el crecimiento de *O. maya* se utilizó el método de inferencia multi-modelo (IMM), el cual consiste en seleccionar *a priori* un grupo de modelos candidatos con base en las características de la especie en vez de asumir que existe un mejor modelo. Éste método implica promediar los parámetros de los modelos candidatos apoyados por los datos, en lugar de estimar solo los parámetros del mejor modelo llegando a inferencias robustas, lo cual es una ventaja (Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis 2006).

Se escogieron cinco funciones de crecimiento (Tabla 1) para ajustarlos a las medias (μ) obtenidas en el análisis de progresión modal.

Tabla 1. Modelos de crecimiento utilizados para el análisis de IMM.

Nombre	Modelo	Parámetros	Tipo
MCVB (von Bertalanffy, 1934)	$L(t) = L_{inf} - (L_{inf} - L_0) * e^{(-kt)}$	L_{inf} = Longitud asintótica teórica L_0 =Longitud al nacer k =parámetro de curvatura	Asintótico
Lineal (Iribarne 1991)	$L(t) = \alpha + kt$	α = intersección k = pendiente	No asintótico
Potencial (Iribarne 1991)	$L(t) = \alpha t^k$	α = intersección k = pendiente	No asintótico
Gompertz (Ricker, 1979)	$L(t) = L_0 e^{[k(1-e^{-at})]}$	L_0 = longitud a $t = 0$ k = parámetro adimensional, tal que $k\alpha = A_0$ es la tasa de crecimiento específica a $t = 0$ ($A_t = A_0 e^{-at}$) α = tasa específica de crecimiento cuando a $t = t_0$, y t_0 es el momento en que la tasa de crecimiento empieza a disminuir	No asintótico
Tanaka (1982)	$L(t) = \frac{1}{\sqrt{f}} \ln \left 2f(t - c) + 2\sqrt{f^2(t - c)^2 + fa} \right + d$	f =variabilidad de la tasa de crecimiento c = edad a la cual la tasa de crecimiento es máxima a = medida de la máxima tasa de crecimiento d =parámetro adimensional asociado con la pendiente de la curva	No asintótico

El modelo de von Bertalanffy fue seleccionado debido a que ha sido el modelo de crecimiento utilizado para describir el crecimiento de *O. maya* (Solis Ramírez y Chávez 1986, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Nepitia Villanueva y Defeo 2001). Se utilizó función propuesta por von Bertalanffy que utiliza el parámetro L_0 , el cual fue modificado posteriormente por el parámetro t_0 quedando como $L(t) = L_{inf}(1 - e^{-k(t-t_0)})$ (e.g. Ricker 1979, Gulland 1983, Haddon 2001). La ecuación con la L_0 como tercer parámetro tiene grandes ventajas si se conoce el tamaño del organismo al nacer ya que se puede inferir si el valor ajustado es razonable (Cailliet et al. 2006). Sin embargo, no importa qué modelo de von Bertalanffy se utilice para ajustar los datos de longitud vs edad, ya que son matemáticamente equivalentes (Cailliet et al. 2006).

Diferentes autores están de acuerdo en que el crecimiento en octópodos es mejor descrito por modelos exponenciales, potenciales, lineales y logarítmicos (Van Heukelem 1973, Forsythe 1984, De Rusha et al. 1987, Forsythe y Hanlon 1988, Hartwick et al. 1988, Forsythe y Toll 1991, Cortez et al. 1999, Domain et al. 2000, Iribarne 1991, Cortez et al. 1999). Por lo que se eligieron cuatro modelos no asintóticos como candidatos (Tabla 1).

Se estimaron los parámetros de cada modelo candidato minimizando la SC por medio de un ajuste no lineal utilizando el algoritmo de Newton (Neter et al. 1996) y los intervalos de confianza (IC) de 2.5 y 97.5 % de los parámetros con el método de re-muestreo por bootstrap (Fournier y Archibald 1982).

El bootstrap fue paramétrico asumiendo que los residuales de la muestra tuvieron una distribución de probabilidad, y el modelo de crecimiento estuvo condicionado a que los residuos se aplicaran a los datos observados del modelo a los que se ajustaron los datos originales (Johnson y Omland 2004, Magnusson et al. 2013).

Cada modelo de crecimiento fue re-muestreado por bootstrap 1,000 veces generando nuevos datos con las mismas propiedades estadísticas que los datos originales y un nuevo conjunto de parámetros estimados, que pueden ser utilizados para estudiar la distribución empírica de las estimaciones. La desviación estándar (DE) del bootstrap es una estimación del error estándar (EE) de los parámetros estimados y la media del bootstrap es un estimado del valor de la media de cada parámetro (Zepeda-Benitez et al. 2014).

Una vez calculados los parámetros de cada modelo candidato se realizó la selección del mejor modelo utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés):

$$AIC_c = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

Ecuación 13

para mínimos cuadrados

$$AIC = n \left[\log \left(2\pi \frac{SCR}{n} \right) + 1 \right] + 2k$$

Ecuación 14

donde n es el número de observaciones, k es el número total de parámetros en el modelo más uno y SCR es la suma de cuadrados residuales.

El AIC es un estimador simple y asintótico desarrollado por Akaike (Burnham y Anderson 2002) que selecciona el mejor modelo basado en el principio de simplicidad, es decir que ante dos modelos que se ajustan igual a los datos, se elige el más simple (menor número de parámetros, menor número de supuestos); el modelo con el menor valor de AIC es el que se debe seleccionar (Haddon 2001). Al calcular el valor de AIC se establece un equilibrio entre la complejidad del modelo y la bondad de ajuste del modelo; es decir, penaliza a un modelo en proporción al número de parámetros. Esto implica que el modelo seleccionado se caracterizará por asegurar que tiene la complejidad y la bondad de ajuste óptimas.

Para estimar las diferencias de AIC (Δ_i) entre los modelos se realizó lo siguiente:

$$\Delta_i = AIC_c - AIC_{min}$$

Ecuación 15

Donde AIC_c es el valor estimado para cada modelo y AIC_{min} el valor estimado para el mejor modelo. Si $\Delta_i > 10$, entonces el modelo de crecimiento candidato quizá fue omitido debido a que no representa el patrón de crecimiento; si $4 < \Delta_i < 7$, existe soporte parcial en el modelo, y el modelo candidato puede explicar el patrón de crecimiento; y si $\Delta_i < 2$ quiere decir que el modelo candidato tiene gran soporte para explicar el patrón de crecimiento de *O. maya* (Burnham y Anderson 2002).

Además, se estimó la plausibilidad de cada modelo, la cual es definida como el peso de Akaike (w_i) de cada modelo de crecimiento candidato, el cual se estimó de la siguiente manera:

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{i=1}^j \exp(-0.5\Delta_i)}$$

Ecuación 16

donde j representa el número de modelos a comparar (candidatos). El rango de w_i va de 0 a 1 y se interpreta como el peso de la evidencia a favor del modelo i como el mejor modelo del conjunto de modelos seleccionados para examinar (Katsanevakis 2006).

7.4.4 Clave edad-longitud

Con la descomposición de modas por mes para cada zona se obtuvieron las medias (μ) y la desviación estándar (d.e.) de cada grupo modal. Asumiendo que cada grupo modal representa un grupo de edad, se ajustó una función del patrón de cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad utilizando el método de IMM y el AIC descritos anteriormente, los modelos candidatos se muestran en la Tabla 2.

La edad relativa de las longitudes modales se estimó con el mejor modelo de crecimiento ajustado anteriormente para cada zona. Con esta función se obtuvo la media y la variación por edades en el stock. La distribución normal que representa grupos de edades se convirtieron a distribución normal estandarizada $N(0, \sigma^2)$ para obtener una clave edad-longitud en términos de probabilidad. Ésta clave, la cual llamaremos matriz de probabilidad de la clave edad- longitud (MP), se utilizó para asignar la probabilidad de que una longitud dada pertenezca a una determinada edad (Wright-López et al. 2001).

Tabla 2 Modelos del patrón de cambio de la varianza de la longitud del manto con la edad relativa.

Nombre	Modelo	Parámetros
Lineal	$DE = \alpha + \beta t$	2
Potencial	$DE = \alpha t^\beta$	2
Exponencial	$DE = \alpha \exp^{\beta t}$	2
Logarítmico	$DE = \alpha \ln t + \beta$	2
Cuadrático	$DE = \alpha t^2 - \beta t + \gamma$	3

7.5 Análisis espacio-temporal de la abundancia relativa por grupo de edad

Para el cálculo de la abundancia relativa por celda espacial se utilizó el índice de captura por unidad de esfuerzo (CPUE).

$$CPUE = \frac{\textit{Captura total por talla}}{\textit{Tiempo efectivo de pesca}}$$

Ecuación 17

Una vez teniendo el vector de abundancia relativa por celda, se multiplicó con la MP y con ello se obtuvo la abundancia por edad en cada una de las celdas.

Las abundancias relativas por edades calculadas fueron concentradas en cuatro grupos de edad: de dos a cuatro meses (G1), de cinco a seis meses (G2), de siete a nueve meses (G3) y de diez a trece meses de edad (G4).

Una vez calculadas las abundancias relativas (CPUE) por grupos de edad se analizó su variación espacio-temporal creando mapas de contorno por el método de interpolación de datos dispersos (Kriging) utilizando el software Surfer 11.

7.6 Asociación de la presencia-ausencia por grupos de edad con variables ambientales

Se obtuvieron los datos de temperatura superficial y coeficiente de atenuación difusa K490 (CAD), para los meses de agosto a diciembre del 2012 y enero a junio del 2013, por medio del Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) con Aqua Ocean Color Data (2014) de la National Aeronautics and Space Administration (NASA) con una resolución de 4 km para toda el área de estudio.

El coeficiente de atenuación difusa (K490) se utilizó como un estimador de la claridad o turbidez del agua, ya que mide la capacidad de penetración de la radiación solar incidente en ella (Wang et al. 2009). El valor K490 representa el rango en el que la luz a una longitud de onda de 490 nm es atenuada con la profundidad, lo que tiene relación con la concentración de fitoplancton y partículas orgánicas e inorgánicas disueltas. Los valores más altos significan menor profundidad de atenuación y por ende, menor claridad del agua (Wang et al. 2009).

Los datos de batimetría se obtuvieron del National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) con una resolución de 1 minuto de arco para toda el área de muestreo.

Posteriormente, se calcularon los promedios tanto de temperatura superficial como del CAD mensualmente y de batimetría para cada celda espacial (0.01° Latitud por 0.01° Longitud) en las que se dividió el área de estudio, obteniendo una base de datos de las latitudes y longitudes, las medias de los factores ambientales y la CPUE por grupo de edad y celda espacial.

Los valores obtenidos de abundancia relativa (CPUE) se convirtieron a datos binomiales, es decir, presencia-ausencia. Cuando el valor de CPUE fue menor a uno se tomaron como ausencia y los valores iguales o mayores a uno como presencia, este valor se encuentra por arriba del percentil 50. Debido a que la CPUE del G4 al hacer la transformación a presencia-ausencia, al tener una abundancia muy pequeña, ésta indicaba solamente ausencias, por ello se utilizaron tres grupos de edad: de dos a cuatro meses de edad (G1), los cuales son las edades de reclutamiento; de cinco a seis meses (G2), que son los organismos no maduros; y de siete a trece meses de edad (G3), los cuales son los organismos maduros (Avila-Poveda et al. 2016, Markaida et al. 2016).

Una vez obtenida la base de datos se utilizó el modelo Boosted Regresion Trees (BRT), por medio de la función 'gbm' de la paquetería 'dismo' para R (Hijmans et al. 2017), para identificar las asociaciones entre la presencia-ausencia de organismos por grupo de edad con la temperatura, el CAD y la batimetría; y para generar un modelo predictivo de la presencia-ausencia de los grupos de edad acorde a dichas asociaciones con los factores ambientales. Obteniendo finalmente mapas de isolíneas que indican la distribución de la probabilidad de que cada grupo de edad se presente por mes.

El BRT es una técnica relativamente nueva la cual se basa en la ideas y técnicas de la estadística tradicional y del machine learning (ML). Difiere de los métodos de regresión tradicionales que producen un único "mejor" modelo, ya que tiene como objetivo mejorar el rendimiento de un solo modelo ajustando varios modelos y combinándolos para la predicción (Elith et al. 2008b).

En el BRT consiste en una clasificación y regresión de árboles (CART, por sus siglas en inglés) mediante la división binaria recursiva de los datos en grupos cada vez más homogéneos con respecto a la variable independiente utilizando las variables explicativas y teniendo como resultado un modelo con una estructura similar a un árbol que consiste en una serie de nodos (Lawler et al. 2004, Bourg et al. 2005). Mientras que el algoritmo de boosting utiliza un método iterativo para desarrollar un modelo final añadiendo

progresivamente árboles al modelo reponderando los datos para enfatizar casos mal pronosticados por los árboles anteriores (Friedman y Meulman, 2003).

Las ventajas de éste modelo es que representa la información de manera intuitiva y fácil de visualizar, la preparación de los datos es relativamente simple ya que las variables predictoras independientes pueden ser de cualquier tipo (numérica, binaria, categórica, etc.), los resultados del modelo no son afectados por las transformaciones, debido a que pueden utilizarse escalas de medida diferentes para las variables predictoras y los predictores irrelevantes se encuentran con poca frecuencia. Es insensible a los valores atípicos y puede acomodar los datos faltantes en las variables predictoras usando sustitutos, como los datos más frecuentes (Valavanis et al. 2008). Además, al utilizar las técnicas de LM evita iniciar con un modelo de datos, utilizando un algoritmo para aprender la relación entre la variable de respuesta y sus predictores (Elith et al. 2008a).

El BRT indica la influencia relativa o contribución de cada variable, la cual es escalada a 100, los números altos indican una fuerte influencia en la respuesta (Elith et al. 2008b) y el modelo predictivo indica la probabilidad de que en una hora efectiva de pesca el grupo de edad modelado este presente de acuerdo a la influencia de cada variable sobre su presencia-ausencia que anteriormente se analizó

Para la validación del modelo se utilizó el análisis de la curva ROC (acrónimo de Receiver Operating Characteristics) con la paquetería 'plotROC' para R, el cual sirve para evaluar la capacidad predictiva de los modelos que presentan una variable de respuesta binaria (presencia-ausencia) (Mac Leod et al. 2008).

Para el cálculo de la curva ROC, la sensibilidad, la cual se define como la probabilidad de que un modelo produzca una predicción positiva en la que realmente ocurra el animal (*i.e.* 1), y la especificidad, que es la probabilidad de que se prediga una puntuación baja cuando no se observa ningún organismo (*i.e.* 0) (Boyce et al. 2002), se evalúan a diferentes niveles de probabilidad dentro de los datos para producir pares de valores de sensibilidad/especificidad (Metz 1978). Graficar la sensibilidad en función de 1-especificidad para cada umbral arroja una curva ROC, a partir de la cual se puede integrar el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) como una evaluación del rendimiento del modelo o del poder predictivo (Cumming 2000). Un valor de AUC de 0.5 indicaría que el modelo no tiene potencia predictiva, mientras que un valor de uno indicaría que el modelo predictivo es perfecto (Boyce et al. 2002).

8. RESULTADOS

De agosto a diciembre del 2012 se muestrearon en total 5 029 organismos, enero a junio del 2013 623 organismos, 360 organismos de enero a junio del 2014 y de agosto a junio del 2014 se muestrearon 889 organismos (Figura 7).



Figura 7. Número de pulpos *Octopus maya* muestreados por temporadas.

8.1 Estructura espacio-temporal de tallas

8.1.1 Estructura de tallas por temporadas y puertos

De agosto a diciembre de 2012 las LM promedio fueron de 13 ± 2.28 cm. La menor LM promedio (11 ± 1.5 cm) se reportó en el puerto de Seybaplaya y la mayor en el puerto de San Felipe (15 ± 1.92 cm). En esta temporada se registraron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre los puertos (Figura 8). De enero a junio de 2013 el promedio de LM fue de 11 ± 2.23 cm. El puerto de Seybaplaya reportó la mayor LM promedio (12 ± 1.69 cm) y el menor se registró en el puerto de Sisal (10 ± 1.75), con diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre todos los puertos (Figura 8).

De agosto a diciembre de 2014 la LM promedio fue de 12.5 ± 1.82 cm con diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre los seis puertos muestreados (Champotón, Campeche, Celestún, Progreso, Dzilam de Bravo y el Cuyo) en esta temporada. El puerto de Progreso registró la LM más pequeña (11 ± 1.4 cm) y la mayor se ocurrió en el puerto de El Cuyo (13 ± 1.34 cm) (Figura 8).

Finalmente, de enero a diciembre de 2014, la LM promedio fue de 11.5 ± 1.93 cm, la menor se registró en el puerto de Dzilam de Bravo (9 ± 3.0 cm) y la mayor en el puerto de Champotón (14 ± 2.29 cm). En éste periodo los datos de cuatro puertos (Isla Arena, San Felipe, El Cuyo y Holbox) no fueron incluidos debido al bajo número de organismos muestreados (< 10). La estructura de tallas por puertos presentó diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) entre sí (Figura 8).

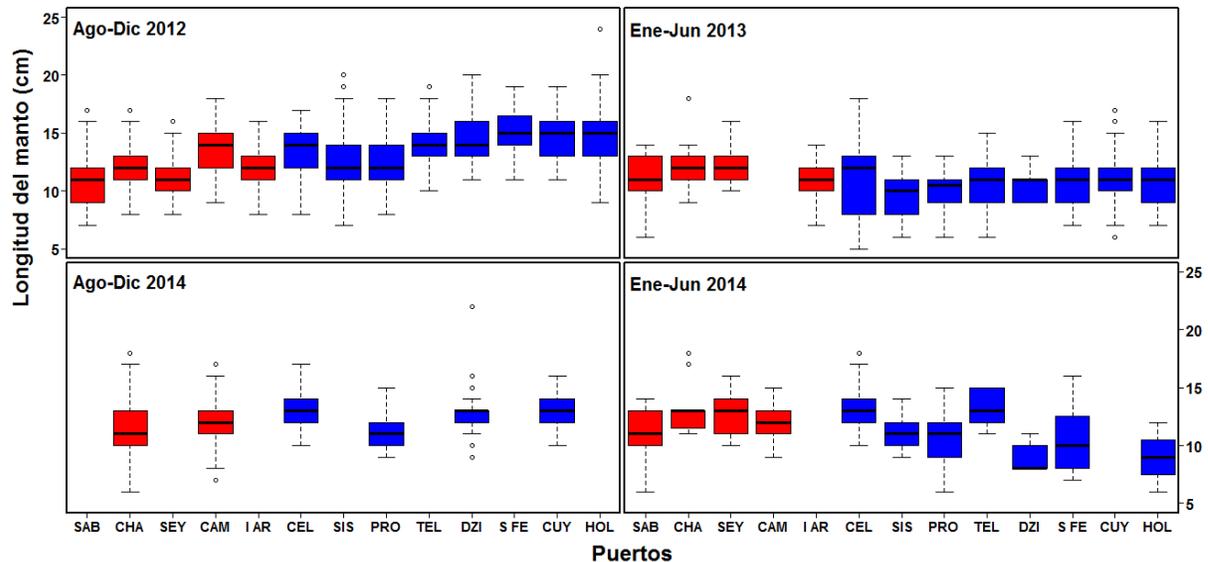


Figura 8. Estructura de tallas de *Octopus maya* por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013, ene-jun 2014 y ago-dic 2014) y por puerto de suroeste a noreste de la península de Yucatán. Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos). El rojo representa los puertos ubicados en la ZI y el azul los puertos de la ZII.

De agosto a diciembre se observó una progresión en las tallas de los puertos de la ZI hacia los de la ZII para ambos años. Sin embargo, esta tendencia es contraria de enero a junio, donde las LM promedio menores se presentaron en la ZII y aumentaron hacia la ZI.

8.1.2 Estructura de tallas por meses para cada puerto

El análisis de la estructura de tallas del puerto de Sabancuy arrojó que entre los periodos de enero-febrero, marzo-abril y mayo-junio de 2013 no existieron diferencias estadísticamente significativas ($P = 0.25$). Sin embargo, en los mismos periodos de 2014 sí se presentaron diferencias ($P = 0.03$). Se observó que las LM promedio decrecieron de enero-febrero a mayo-junio (Figura 9).

En agosto se presentó la LM promedio más pequeña (10 ± 1.66 cm) y se incrementaron progresivamente hacia diciembre donde se presentó la mayor LM promedio (14 ± 1.69 cm) ($P < 0.05$). (Figura 9).

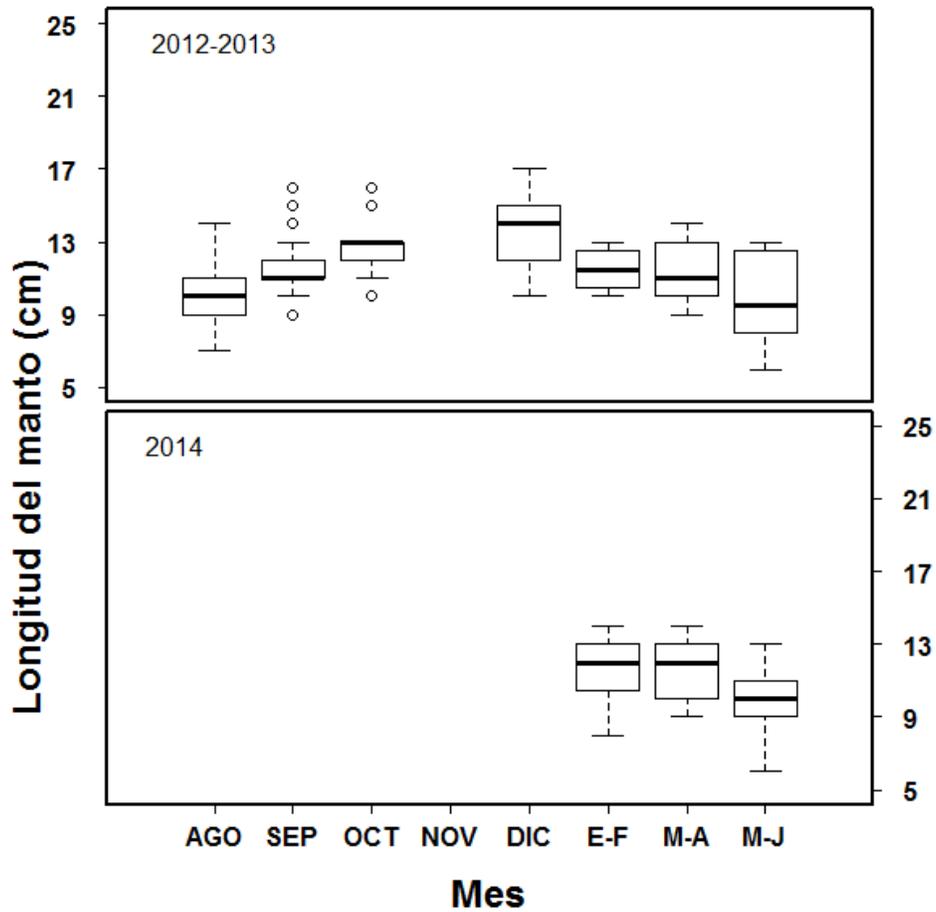


Figura 9. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Sabancuy, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-feb 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Champotón las LM promedio aumentaron de agosto (11 ± 1.89 cm) a diciembre (15 ± 0.98 cm) de 2012, presentando diferencias significativas entre estos meses ($P < 0.05$).

Las LM promedio de enero-febrero y marzo-junio de 2013 a pesar de no presentar diferencias significativas ($P = 0.19$) entre estos periodos las LM promedio fueron mayores en enero-febrero que en marzo-junio (Figura 10).

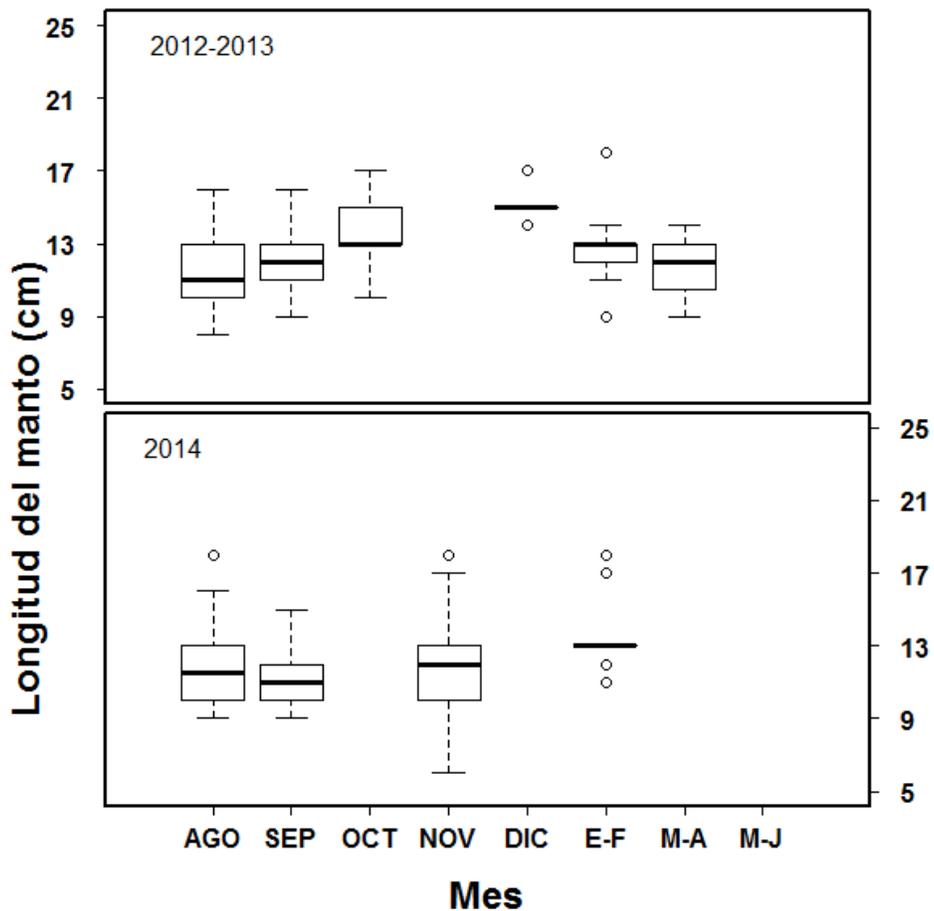


Figura 10. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Champotón, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Seybaplaya la LM promedio mínima se presentó en agosto (10 ± 1.40 cm) y fue aumentando hacia octubre (14 ± 1.15 cm) donde se tuvo la mayor LM promedio del año presentando diferencias significativas ($P < 0.05$).

De enero a junio de 2013 las LM promedio disminuyeron, sin embargo entre estos dos periodos no hubo diferencias significativas ($P = 0.93$). Y en los periodos de marzo-abril y mayo-junio de 2014 los organismos presentaron una LM promedio de 13 ± 1.78 y 13 ± 1.41 cm respectivamente pero sin diferencias significativas ($P = 0.23$) (Figura 11).

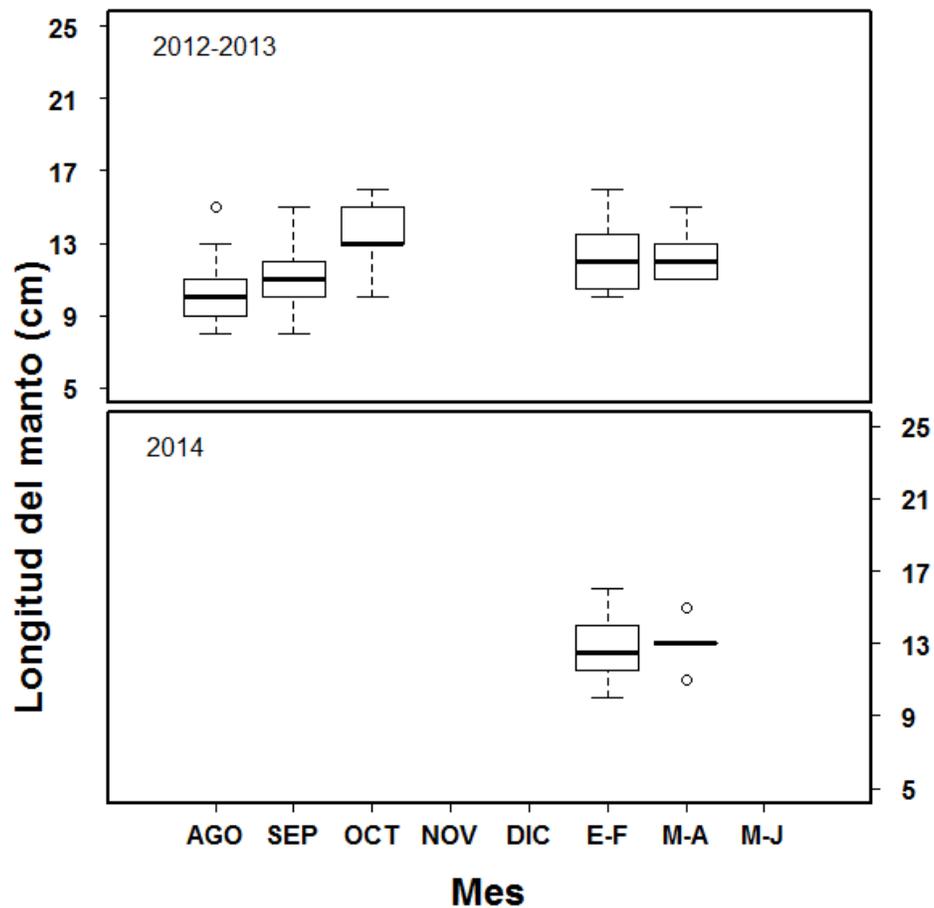


Figura 11. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Seybaplaya, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Campeche se presentó un aumento de las LM promedio desde agosto (12 ± 1.46 cm) a diciembre (15 ± 1.49 cm) de 2012 con diferencias significativas ($P < 0.05$), al igual que en el 2014 ($P = 0.006$) donde la LM promedio más bajo se presentó en agosto (10 ± 1.48 cm) y el mayor en noviembre (13 ± 1.10 cm).

En las temporadas de enero a junio de 2013 y 2014 no es posible ver una tendencia, debido a que sólo se muestrearon organismos en el periodo de enero-febrero (Figura 12).

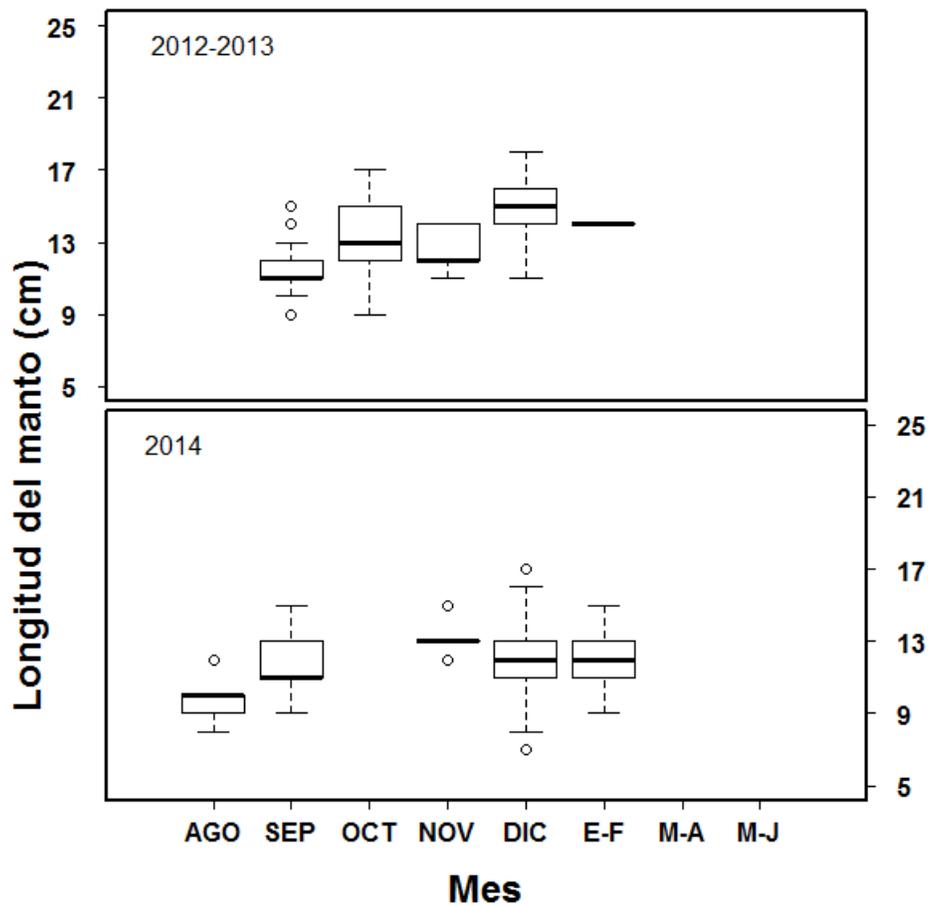


Figura 12. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Campeche, Campeche por periodo de muestreo (ago-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-dic 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En Isla Arena sólo se tomaron datos de agosto y septiembre de 2012 los cuales no presentaron diferencias significativas ($P = 2.25$) entre sus LM promedio. Y para el 2013 sólo los periodos de marzo-abril y mayo-junio, presentando diferencias ($P = 0.035$) entre sí (Figura 13).

Se observó que la mayor LM promedio se registró en agosto (12 ± 1.49 cm) y disminuyeron hacia el periodo de mayo-junio donde se observó la menor LM promedio (10 ± 1.89 cm) (Figura 13).

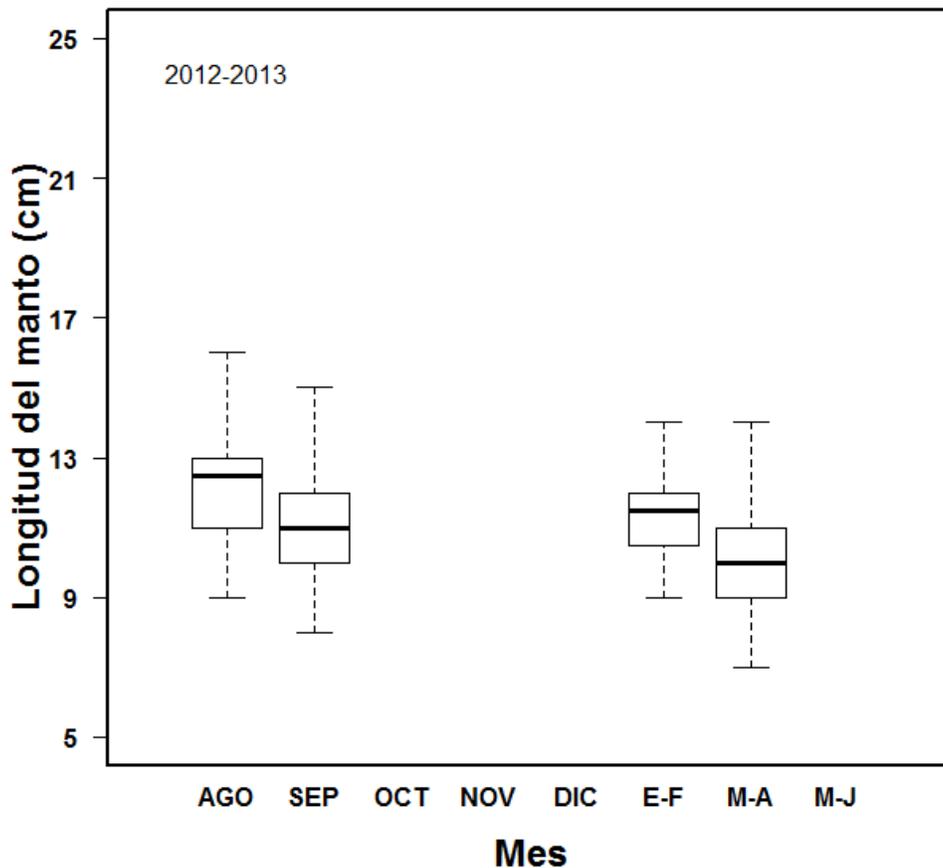


Figura 13. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Isla Arena, Campeche por periodo de muestreo (ago-sep 2012, y mar-jun 2013). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Celestún las LM promedio para los meses muestreados en el 2012 fueron mayores en septiembre (14 ± 1.66 cm) y disminuyendo gradualmente para diciembre (12 ± 1.74 cm) con diferencias significativas entre los meses ($P < 0.05$). En el 2013, las LM siguieron disminuyendo hasta mayo-junio donde se presentó la LM promedio mínima (11 ± 3.61 cm); sin embargo, no presentaron diferencias significativas estos dos periodos ($P = 0.43$) (Figura 14).

Para el año 2014, de agosto a diciembre no se presentaron diferencias estadísticas ($P = 0.79$), aunque se puede observar que la estructura de tallas disminuye de septiembre a noviembre. En el periodo de enero-febrero se presentó la LM promedio máxima (15 cm) y disminuyó hacia mayo-junio (12 ± 1.48 cm) ($P < 0.05$) (Figura 14).

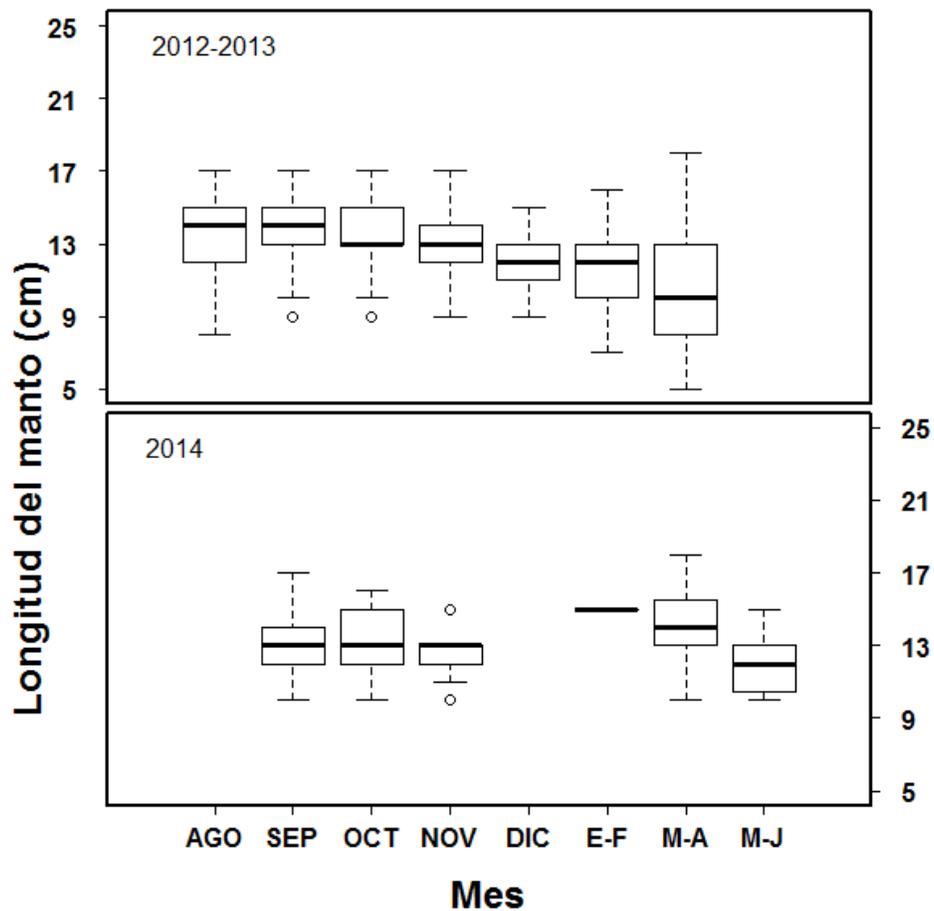


Figura 14. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Celestún, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, marzo-junio 2013, ene-jun 2014 y sep-nov 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

El puerto de Sisal, de agosto a diciembre de 2012 el mayor promedio de LM se registró en agosto (13 ± 2.31 cm) y diciembre (13 ± 1.94 cm), presentando diferencias significativas entre todos los meses ($P < 0.05$). En los periodos de marzo-abril y mayo-junio de 2013 el promedio de LM fueron los menores (10 ± 1.75 y 10 ± 1.73 cm) ($P = 0.099$) (Figura 15).

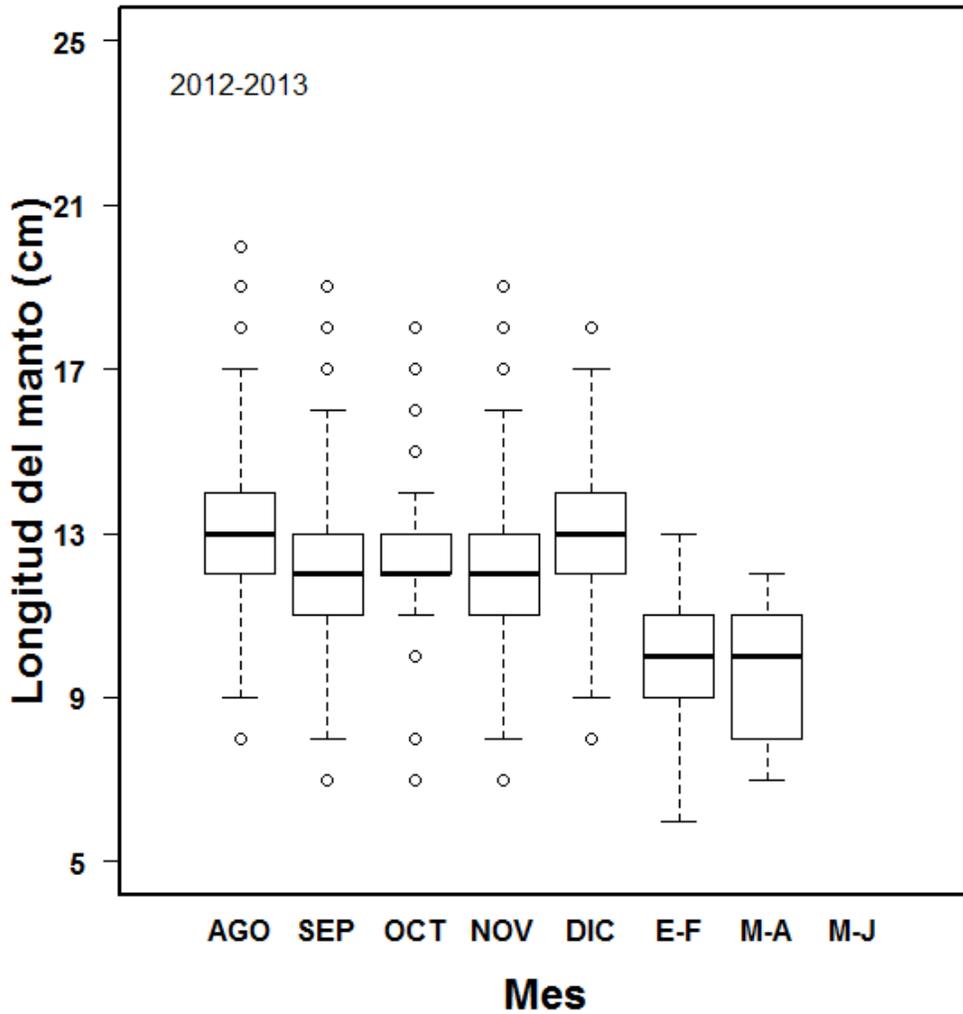


Figura 15. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Sisal, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, mar-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Progreso se presenta una disminución de tallas de agosto de 2012 hasta el periodo de marzo-abril del 2013; sin embargo, entre agosto a diciembre no se presentan diferencias significativas ($P = 0.69$) y tampoco entre enero-febrero y marzo-junio ($P = 0.66$). El mismo comportamiento se alcanza a percibir para el 2014 ($P = 0.22$) en los meses muestreados (Figura 16).

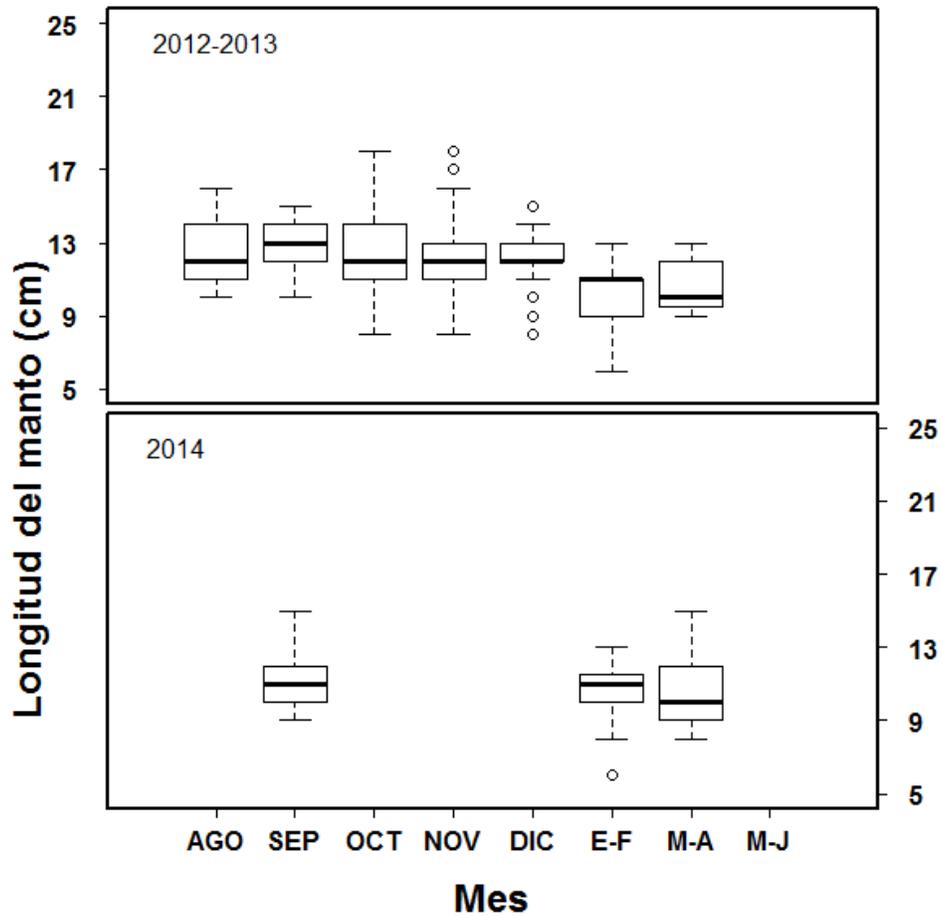


Figura 16. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Progreso, Yucatán por periodo de muestreo (ago-dic 2012, mar-jun 2013, ene-abr 2014 y septiembre 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Telchac el promedio de LM para los meses de 2012 fue aumentando de septiembre (14 ± 1.31 cm) a diciembre (15 ± 1.92 cm) donde se presentó la LM promedio máxima y se tuvieron diferencias significativas entre estos meses ($P < 0.05$). Para el periodo de 2013 las LM promedio fueron disminuyendo de enero-febrero (13 ± 1.79 cm) a marzo-abril (10 ± 1.85 cm), presentando diferencias significativas entre ellos ($P = 0.007$). En el 2014 sólo se tomaron datos en enero-febrero donde la LM promedio fue de 13 ± 1.79 cm (Figura 17).

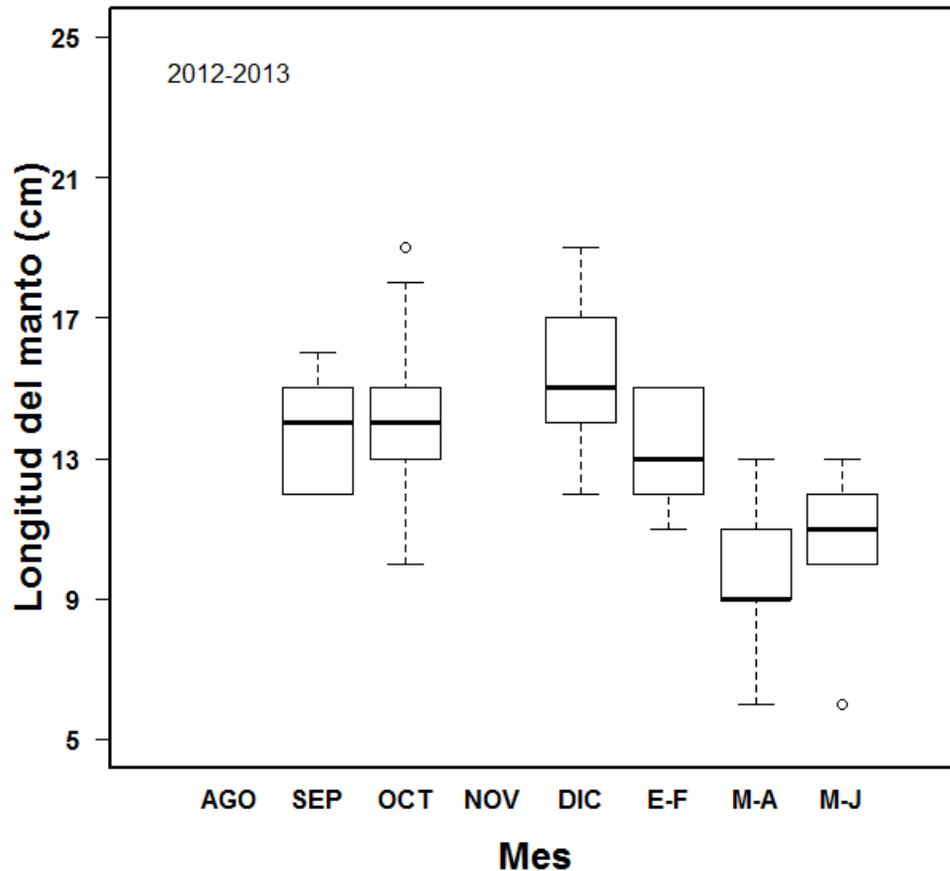


Figura 17. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Telchac, Yucatán por periodo de muestreo (sep-dic 2012, ene-jun 2013 y ene-feb 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

En el puerto de Dzilam de Bravo la LM promedio fue más baja en septiembre (13 ± 1.33 cm) que en octubre (16 ± 1.48 cm) ($P < 0.05$) para el 2012. En marzo-abril de 2013 la LM promedio fue de 10.70 ± 1.16 cm. Para enero-febrero del 2014 la LM promedio fue de 9 ± 1.25 cm. Y en noviembre de 2014, la LM promedio fue mayor (13 ± 1.50 cm) que la de septiembre (12.5 ± 2.59 cm), presentando diferencias significativas entre estos dos meses ($P = 0.002$) (Figura 18).

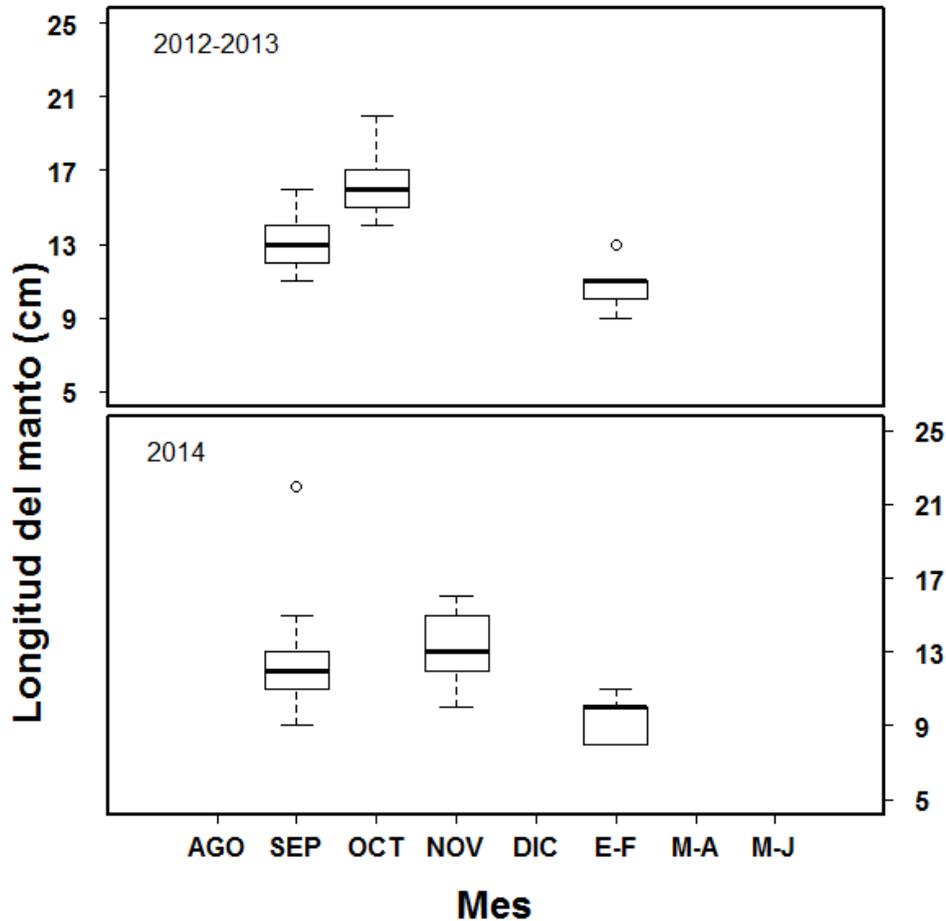


Figura 18. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Dzilam de Bravo, Yucatán por periodo de muestreo (sep-oct 2012, mar-abr 2013, ene-feb 2014 y septiembre y noviembre 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

Para el puerto de San Felipe en el 2012 sólo se muestreó el mes de agosto, el cual tuvo una LM promedio de 15 ± 1.92 cm. Para los periodos de 2013 las LM fueron menores (<12 cm), sin diferencias significativas ($P = 0.20$) entre los tres periodos, al igual que los de enero-febrero y marzo-abril de 2014 ($P = 0.41$) (Figura 19).

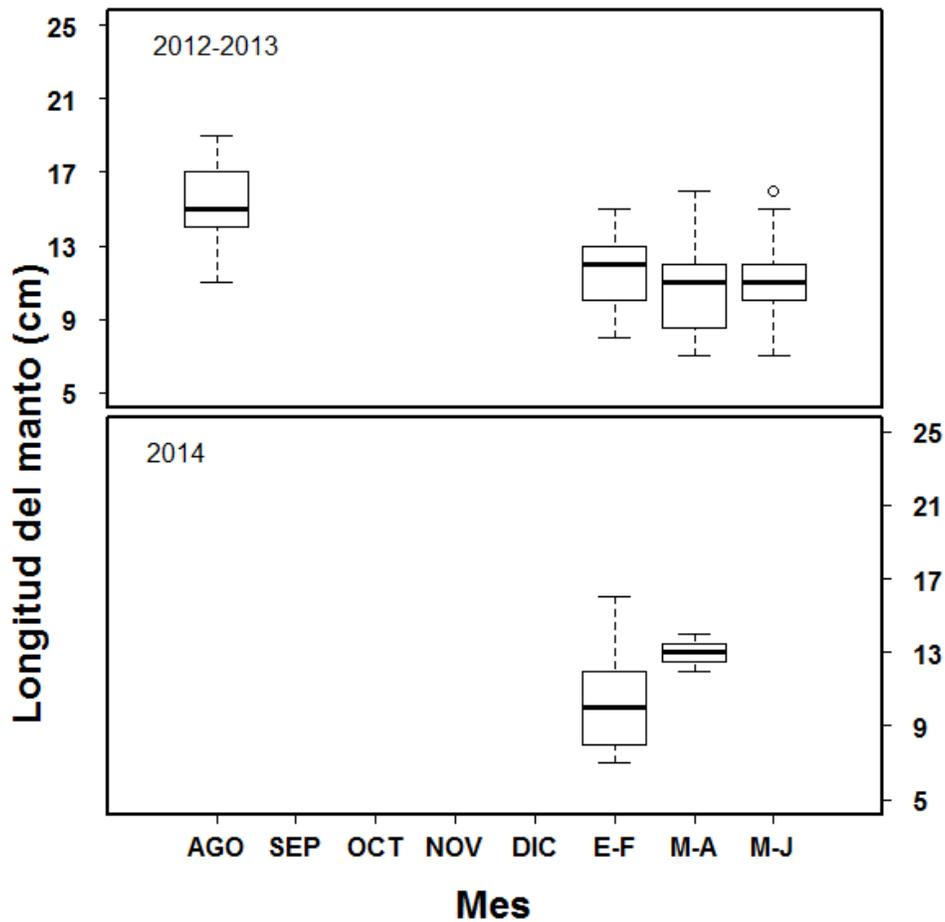


Figura 19. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de San Felipe, Yucatán por periodo de muestreo (ago 2012, ene-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

El puerto de El Cuyo tampoco fue muestreado durante todos los meses. Sin embargo, la mayor LM promedio (15 ± 2.08 cm) se presentó en agosto de 2014, disminuyendo para septiembre (13 ± 1.24 cm) y octubre (13 ± 1.50 cm) de 2014. Y de marzo-abril de 2013 la LM promedio fue menor (10 ± 3.02 cm) que en mayo-junio (12 ± 1.98 cm) ($P = 0.01$) (Figura 20).

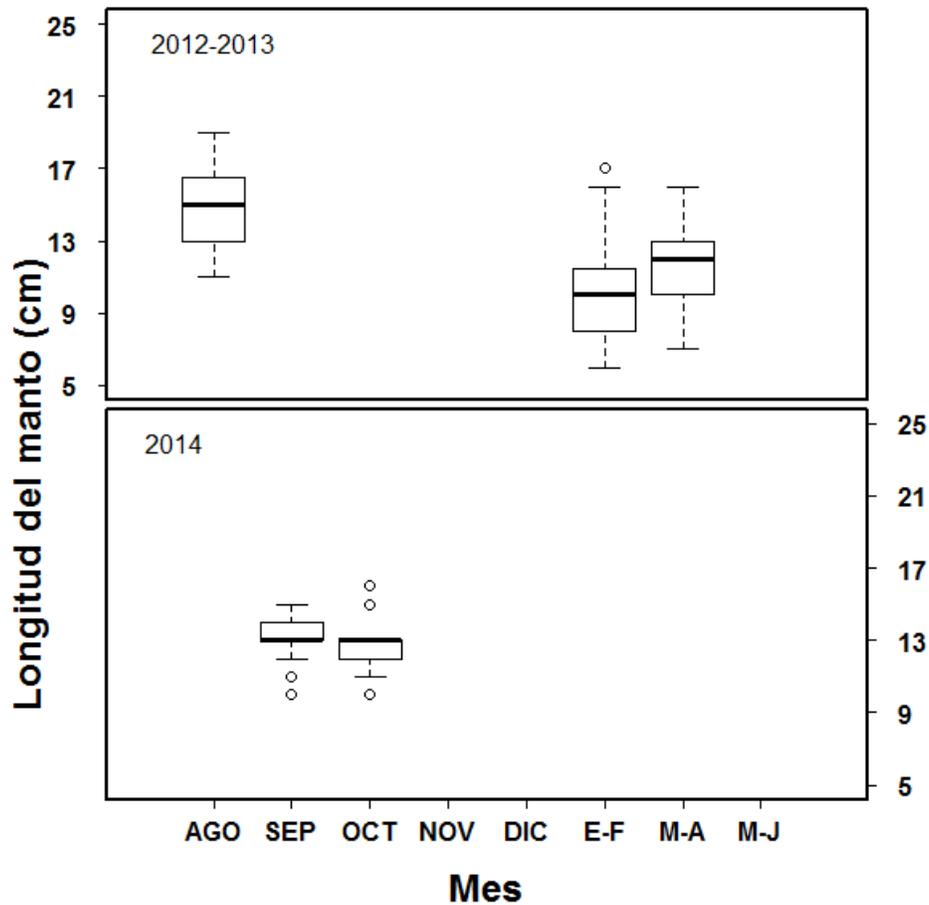


Figura 20. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de El Cuyo, Yucatán por periodo de muestreo (agosto 2012, mar-jun 2013, sep-oct 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

Por último, en el puerto de Holbox las LM promedio fueron disminuyendo de agosto (16 ± 2.23 cm) a octubre (14 ± 1.25 cm) de 2012, presentando diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los tres meses. La LM promedio fue menor en el periodo de marzo-abril (10 ± 1.73 cm) que en mayo-junio (11 ± 2.43 cm) de 2013 aunque no se presentaron diferencias significativas entre éstos ($P = 0.33$). Y para marzo-abril del 2014 se presentó una LM promedio de 9 ± 3 cm (Figura 21).

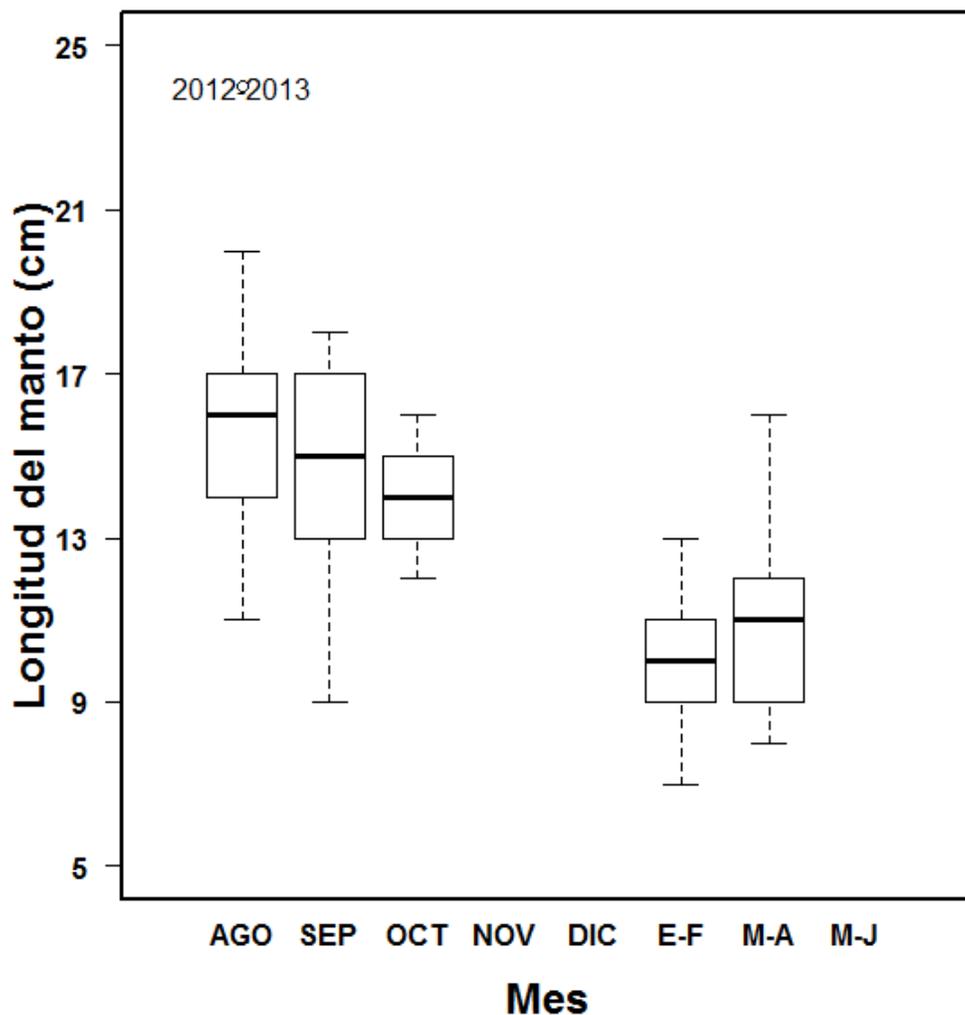


Figura 21. Estructura de tallas de *Octopus maya* en el puerto de Holbox, Quintana Roo por periodo de muestreo (ago-oct 2012, mar-jun 2013 y mar-abr 2014). Se representan los cuartiles 75 y 25 (límites de la caja), la mediana (línea intermedia); el valor máximo y el mínimo (bigotes), los valores atípicos (círculos).

8.1.3 Distribución de frecuencias de tallas por temporada

La distribución de frecuencias de la LM de *O. maya* presentó un intervalo de 7 a 24 cm de agosto a diciembre de 2012, de 5 a 18 cm de enero a junio del 2013, de 6 a 18 cm para estos meses en el 2014 y 6 a 22 cm de agosto a diciembre del 2014 respectivamente (Tabla 3).

Desde agosto a diciembre de 2012 y 2014, las tallas de reclutamiento a la pesquería (LM_{50}) se registraron por arriba de la *tmc* siendo de 12 cm. Para los meses de enero a junio del 2013 la LM_{50} se registró por debajo de la *tmc* con 10 cm y el 2014 de 11cm (Tabla 3, Figura 22).

En los meses de agosto a diciembre de 2012 y 2014 el rango de selección (RS) fue de 11 - 14 cm y 11 - 13 cm respectivamente. Y para los meses de enero a junio 2013 y 2014 fueron de 92 - 12 cm y 10 - 12 cm respectivamente (Tabla 3).

El porcentaje de organismos capturados por debajo de la *tmc* fue de 30 y 26.65 % (Tabla 3, Figura 22) para agosto a diciembre y para los meses de enero a junio éste porcentaje fue más alto 62.2 y 49.4% respectivamente (Tabla 3, Figura 22).

Tabla 3. Rango de tallas, LM_{25} , LM_{50} (reclutamiento a la pesquería), LM_{75} y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (*tmc* %) para *Octopus maya* por temporadas.

Temporada	Tallas (cm)		LM_{25} (cm)	LM_{50} (cm)	LM_{75} (cm)	<i>tmc</i> (%)
	Mínima	Máxima				
Ago-Dic 2012	7	24	11	12	14	30.00
Ene-Jun 2013	5	18	9	10	12	62.20
Ene-Jun 2014	6	18	10	11	12	49.40
Ago-Dic 2014	6	22	11	12	13	26.65

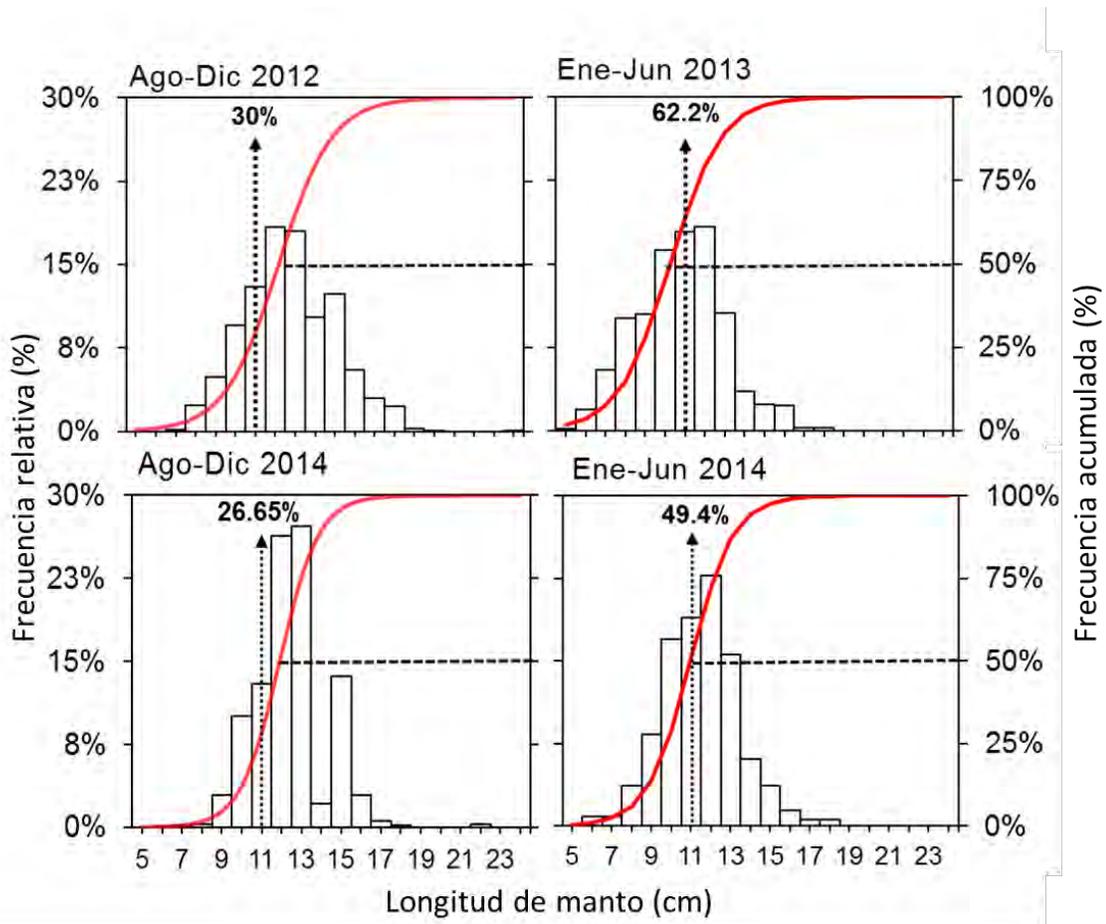


Figura 22. Distribución de frecuencias relativa acumulada de tallas de *Octopus maya* muestreados por temporada de Ago-Dic 2012 y 2014, de Ene-Jun 2013 y 2014. La flecha punteada azul marca el porcentaje de individuos sub-legales (tmc=11.0 cm LM). La línea horizontal cruza al nivel del 50% de la frecuencia acumulada que define la talla de reclutamiento a la pesquería.

8.1.4 Distribución de frecuencias de tallas por puerto y temporada

En general, en las temporadas de agosto a diciembre las tallas de reclutamiento a la pesquería (LM_{50}) se reportaron por arriba de la talla mínima de captura (tmc) establecida en la NOM-008-PESC-1993, y los porcentajes de organismos capturados con tallas sub-legales fueron bajos (tmc %) (Tabla 4 y Tabla 7). Para las temporadas de veda la mayoría de los puertos presentan tallas de reclutamiento a la pesquería por debajo de la tmc (Tabla 5 y Tabla 6).

De agosto a diciembre de 2012 los puertos que presentaron mayor porcentaje de organismos sub-legales (40 %) fueron Sabancuy y Seybaplaya, los cuales se ubican en la ZI, con una talla de reclutamiento a la pesquería de 11 y 10 cm. Y el puerto con menor porcentaje de organismos sub-legales fue San Felipe (1 %), ubicado en la ZII (Tabla 4, Figura 23, Figura 25).

En la temporada de enero a junio de 2013 el puerto de Sisal fue el que tuvo mayor porcentaje de organismos sub-legales (63.79 %) con una talla de reclutamiento a la pesquería de 9 cm (Tabla 5, Figura 24). El puerto de Seybaplaya presentó menor porcentaje de organismos sub legales (15.43 %) con una talla de reclutamiento de 12 cm (Tabla 5, Figura 23). Para esta misma temporada pero del 2014 el puerto con mayor porcentaje de organismos sub-legales fue Dzilam de Bravo con 81.80 % y una talla de primera captura de 9 cm (Tabla 6, Figura 25) y el puerto con menor porcentaje fue Champotón con 6.25 % y una talla de reclutamiento a la pesquería de 13 cm (Tabla 6, Figura 23).

Y para la temporada de agosto a diciembre de 2014, el puerto con mayor porcentaje de organismos sub legales fue el de Progreso (29.26 %) con una talla de reclutamiento de 10.65 cm y el puerto con menor porcentaje fue El Cuyo (2.86 %) presentando la mayor talla de reclutamiento a la pesquería de esta temporada (13 cm) (Tabla 7, Figura 24 y Figura 25).

Tabla 4. Rango de tallas, LM_{25} , LM_{50} (reclutamiento a la pesquería), LM_{75} y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para *Octopus maya* de agosto a diciembre de 2012 por puerto.

Puerto	Tallas (cm)		LM_{25} (cm)	LM_{50} (cm)	LM_{75} (cm)	tmc (%)
	Mínima	Máxima				
Sabancuy	7	17	9	11	12	40.00
Champotón	8	17	10	12	13	20.00
Seybaplaya	8	16	9	10	11	40.00
Campeche	9	18	12	13	14	5.00
Isla Arena	8	16	11	12	13	16.07
Celestún	8	17	12	13	14	7.44
Sisal	8	20	11	12	13	15.66
Progreso	8	18	12	13	14	5.00
Telchac	10	19	13	14	15	3.00
Dzilam de Bravo	11	20	13	14	15	4.40
San Felipe	11	19	14	15	16	1.00
El Cuyo	11	19	13	14	16	4.00
Holbox	9	24	13	14	16	3.00

Tabla 5. Rango de tallas, LM_{25} , LM_{50} (reclutamiento a la pesquería), LM_{75} y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para *Octopus maya* de enero a junio de 2013 por puerto.

Puerto	Tallas (cm)		LM_{25} (cm)	LM_{50} (cm)	LM_{75} (cm)	tmc (%)
	Mínima	Máxima				
Sabancuy	6	14	10	11	12	31.70
Champotón	9	18	11	12	13	16.54
Seybaplaya	10	16	11	12	13	15.43
Isla Arena	7	14	9	10	11	40.95
Celestún	5	18	9	11	13	38.67
Sisal	6	13	8	9	11	63.79
Progreso	6	13	9	10	11	53.39
Telchac	6	15	9	10	11	49.18
Dzilam de Bravo	9	13	10	10	11	38.13
San Felipe	7	16	9	10	12	42.59
El Cuyo	6	17	9	11	12	40.52
Holbox	7	16	9	10	11	48.67

Tabla 6. Rango de tallas, LM_{25} , LM_{50} (reclutamiento a la pesquería), LM_{75} y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para *Octopus maya* de enero a junio de 2014 por puerto.

Puerto	Tallas (cm)		LM_{25} (cm)	LM_{50} (cm)	LM_{75} (cm)	tmc (%)
	Mínima	Máxima				
Sabancuy	6	14	10	11	12	31.87
Champotón	9	18	12	13	14	6.25
Seybaplaya	10	16	11	12	13	8.67
Campeche	9	15	10	11	12	19.30
Celestún	10	18	11	12	14	13.09
Sisal	9	14	10	11	12	27.09
Progreso	6	15	9	10	11	47.09
Telchac	11	15	12	13	14	7.72
Dzilam de Bravo	8	11	8	9	10	81.80
San Felipe	7	16	8	10	12	50.30

Tabla 7. Rango de tallas, LM_{25} , LM_{50} (reclutamiento a la pesquería), LM_{75} y porcentaje de organismos capturados por debajo de la talla mínima de captura establecida en la NOM-008-PESC-1993 (tmc %) para *Octopus maya* de agosto a diciembre de 2014 por puerto.

Puerto	Tallas (cm)		LM_{25} (cm)	LM_{50} (cm)	LM_{75} (cm)	tmc (%)
	Mínima	Máxima				
Champotón	6	18	10	11	12	26.98
Campeche	7	17	10	11	12	20.90
Celestún	10	17	11	12	13	6.10
Progreso	9	15	10	11	11	29.26
Dzilam de Bravo	9	22	11	12	13	11.77
El Cuyo	10	16	12	13	13	2.86

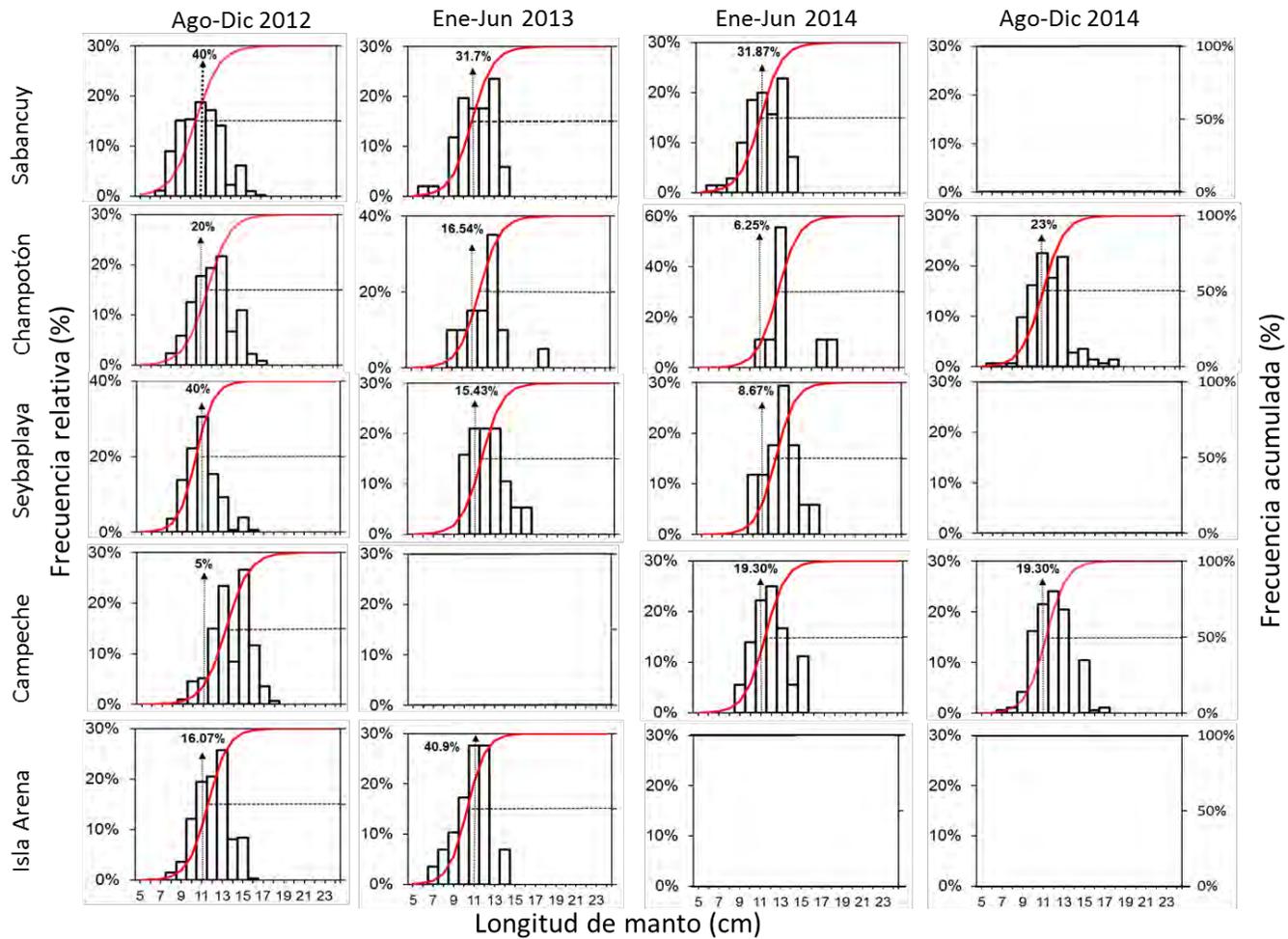


Figura 23. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos *Octopus maya* muestreados en los puertos del de la ZI por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura ($t_{mc} = 11$ cm LM).

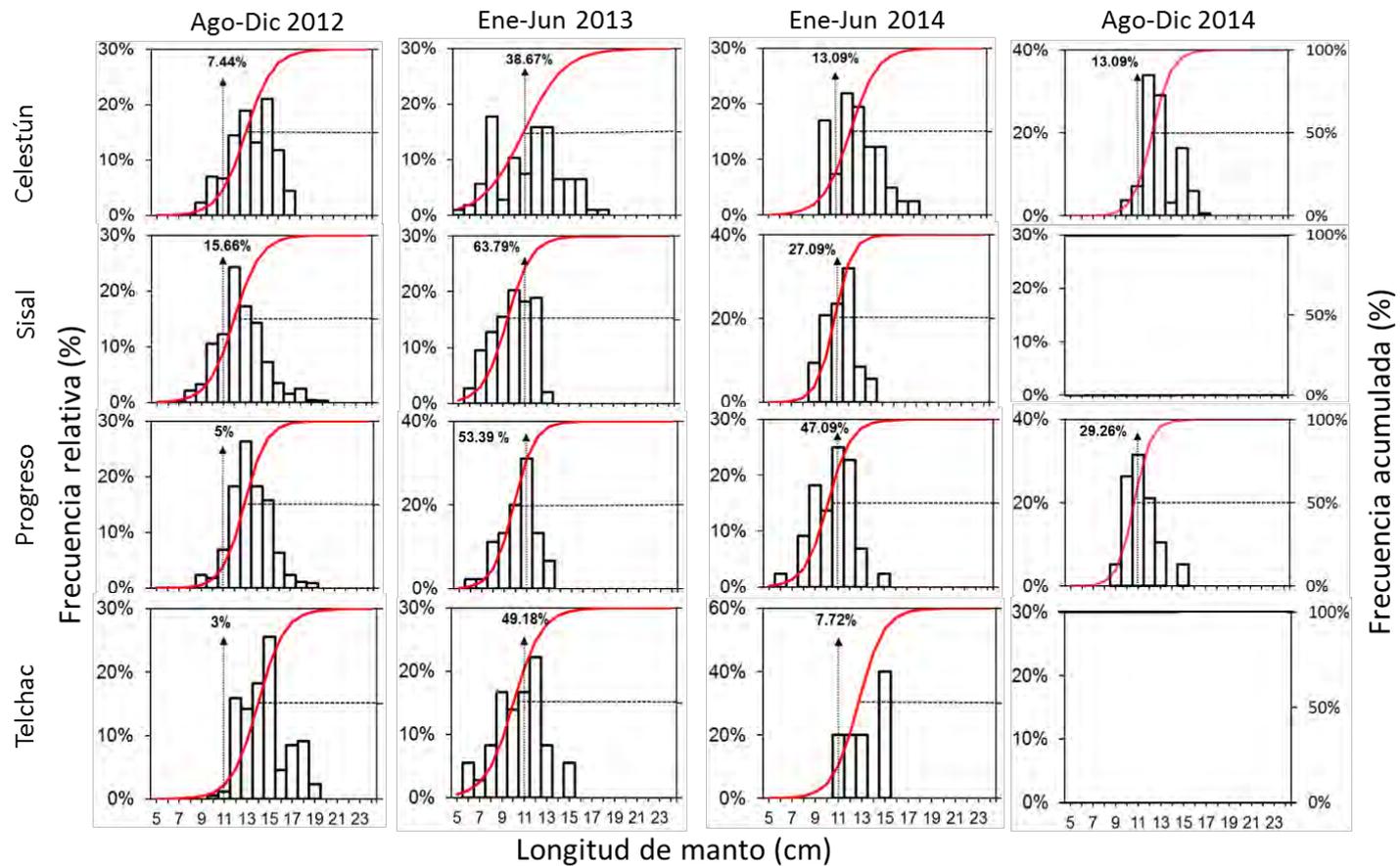


Figura 24. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos *Octopus maya* muestreados en los puertos de la ZII por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura (tmc= 11 cm LM).

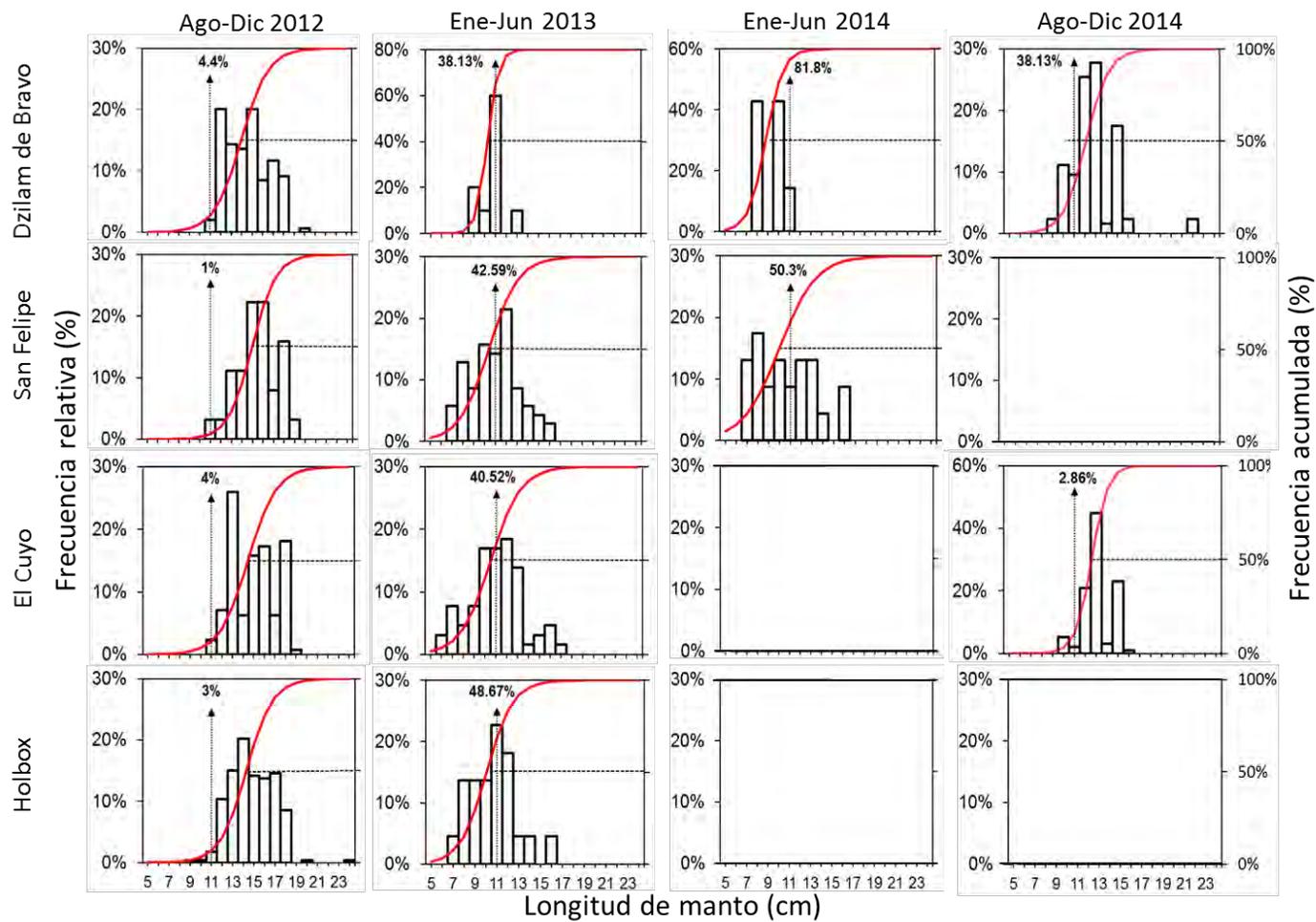


Figura 25. Frecuencia de longitud del manto (cm) de los pulpos *Octopus maya* muestreados en los puertos de la ZII por temporadas. La línea horizontal cruza al nivel del 50% del porcentaje acumulado que define la talla de reclutamiento de los individuos a la pesquería. La línea vertical indica el porcentaje de individuos capturados que están por debajo de la talla mínima de captura (tmc= 11 cm LM).

8.2 Relación longitud del manto– peso total

8.2.1 Relación longitud del manto – peso total

La relación anual de LM-PT mostró un crecimiento alométrico negativo, ya que el valor de β fue diferente de 3 (t-Student, $P < 0.05$) y se tuvo un coeficiente de determinación de 0.6 (Figura 26)

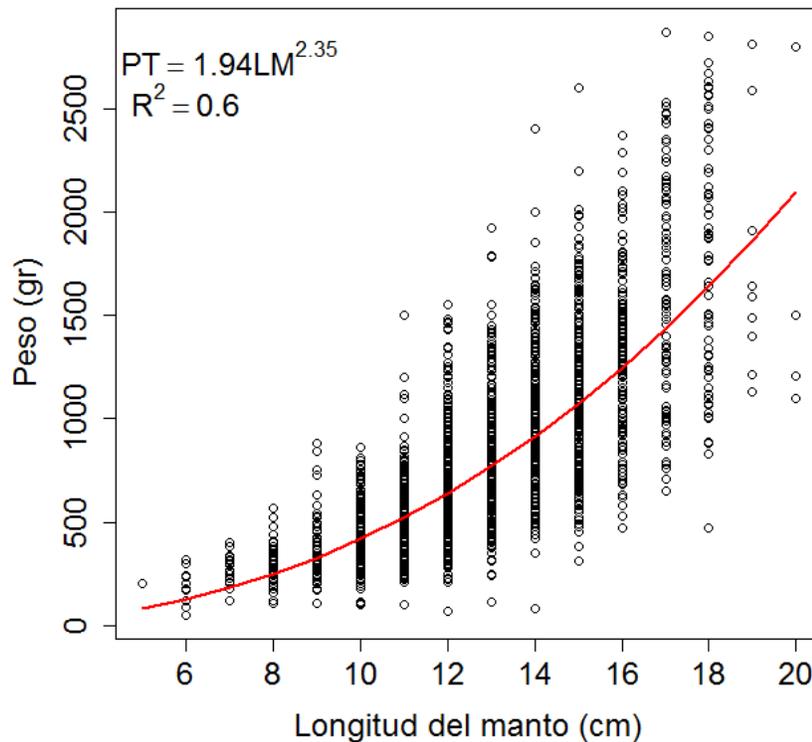


Figura 26. Relación longitud del manto – peso total de *Octopus maya* muestreados en la península de Yucatán.

8.2.2 Relación longitud del manto– peso total por zona

La relación de LM-PT tanto para la zona suroeste (ZI) y para el noreste (ZII) presentó un crecimiento alométrico negativo para todas las cuatro temporadas analizadas ($\beta \neq 3$; prueba de t-Student, $P < 0.05$). Los valores de β variaron entre 1.82 (ene-jun 2013) y 2.46 (ago-dic 2012)

Tabla 8 y Tabla 9) y existen diferencias significativas de la relación longitud – peso entre zonas para todas las temporadas (ANOVA, $P < 0.05$).

En los meses de agosto a diciembre a pesar de haber diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, $P < 0.05$) entre las zonas, no es tan evidente la diferencia en cuanto a la relación LM – PT como lo es para los meses de enero a junio, en los que se observa que los organismos tienen mayor PT respecto a la LM en la ZI que los de la ZII. Es decir, los organismos en la ZI presentan mayores PT a menores tallas que los de la ZII (Figura 27).

Tabla 8. Parámetros de la relación longitud del manto- peso total (α , β) de *Octopus maya* para la zona suroeste (ZI). Se muestran el tamaño de la muestra (n) intervalo de longitud de manto, intervalo de peso total, el coeficiente de determinación (R^2) y probabilidad de $\beta = 3$ ($P(t)$).

Temporada	n	Longitud del manto (cm)		Peso total (gr)		Parámetros		r^2	P(t)
		Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo	α	β		
Ago-Dic 2012	388	8	18	180	2090	1.46	2.46	0.77	9.02E-12
Ene-Jun 2013	120	6	18	200	1600	7.32	1.82	0.52	1.53E-11
Ene-Jun 2014	132	6	18	220	1980	3.34	2.12	0.42	7.36E-05
Ago-Dic 2014	132	6	18	210	1270	3.41	2.04	0.58	4.54E-10

Tabla 9. Parámetros de la relación longitud del manto- peso total (α , β) de *Octopus maya* para la zona noreste (ZII). Se muestran el tamaño de la muestra (n) intervalo de longitud de manto, intervalo de peso total, el coeficiente de determinación (r^2) y probabilidad de $\beta = 3$ ($P(t)$).

Temporada	n	Longitud del manto (cm)		Peso total (gr)		Parámetros		r^2	P(t)
		Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo	α	B		
Ago-Dic 2012	1961	7	24	70	2870	2.59	2.26	0.55	2.69E-36
Ene-Jun 2013	474	5	18	50	1560	9.22	1.69	0.64	3.76E-54
Ene-Jun 2014	200	6	18	110	1210	7.70	1.61	0.49	8.54E-22
Ago-Dic 2014	398	9	17	230	1720	5.50	1.87	0.40	3.50E-19

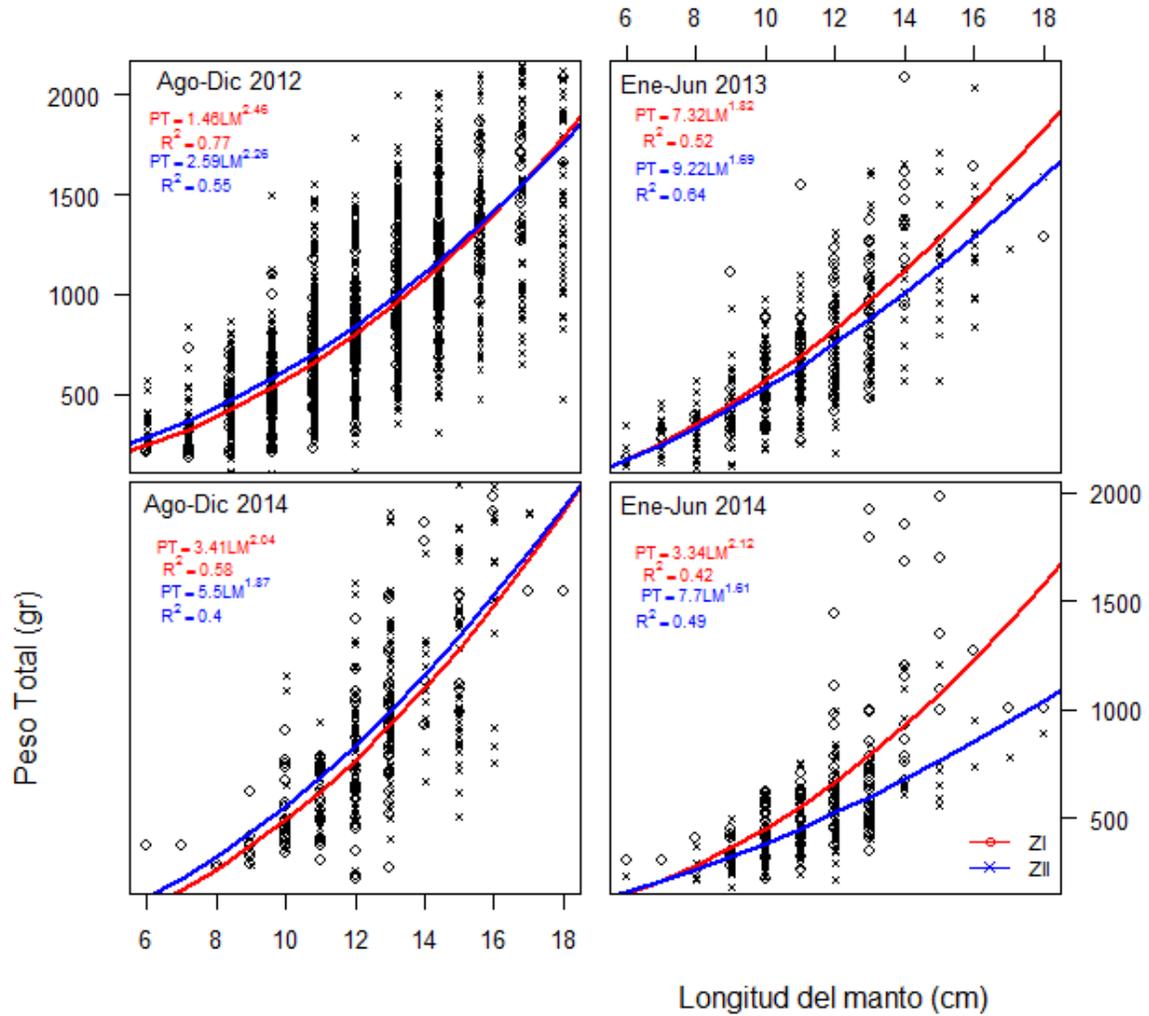


Figura 27. Relación longitud del manto – peso total de *Octopus maya* por zona para los meses de agosto a diciembre del 2012 y 2014, enero a junio del 2013 y 2014. Los círculos representan los datos de la ZI, las equis los datos de la ZII y las líneas representan el modelo potencial ajustado para cada zona.

8.3 Estructura por edades

8.3.1 Descomposición de modas

En la agrupación de tallas en grupos modales (cohortes) del año tipo para la ZI se estimaron tres cohortes máximo por distribución de frecuencias de tallas por mes (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**, Figura 28). En cuanto a la ZII, se estimaron hasta tres en los meses de abril, junio, agosto, octubre y diciembre (Tabla 11, Figura 28). Las dos zonas presentaron una IS mayor a dos validando las segundas y terceras cohortes.

Tabla 10. Media (μ), desviación estándar (σ), intervalos de confianza (IC) e índice de separación (IS) de los grupos modales estimado de las frecuencias de tallas de *Octopus maya* por mes para la ZI.

MES	λ	μ	σ	IC		IS
				5%	95%	
Enero	-	-	-	-	-	-
Febrero	0.88	11.84	1.60	11.46	12.20	-
Marzo	0.92	11.35	1.52	11.03	11.67	-
Abril	0.94	12.01	1.36	11.67	12.28	-
	0.06	17.09	0.89	15.41	17.88	4.53
Mayo	-	-	-	-	-	-
Junio	0.07	6.59	0.54	6.09	7.69	-
	0.63	10.24	1.38	9.02	10.97	3.81
Julio	0.30	13.14	0.89	11.84	13.90	2.56
	-	-	-	-	-	-
Agosto	0.24	8.89	0.79	8.70	9.11	-
	0.76	11.71	1.67	11.47	12.02	2.30
Septiembre	0.91	11.21	1.19	11.01	11.35	-
	0.09	14.14	1.19	12.64	15.09	2.46
Octubre	0.07	10.31	0.60	10.07	10.59	-
	0.50	12.67	0.55	12.60	12.74	4.09
Noviembre	0.43	15.16	0.70	15.06	15.27	4.00
	0.98	11.77	1.83	11.35	12.78	-
Diciembre	0.02	17.56	0.51	15.06	18.05	4.95
	0.67	11.78	1.44	11.42	12.16	-
	0.33	15.41	0.96	14.99	15.74	3.02

Tabla 11

Tabla 11. Media (μ), desviación estándar (σ), intervalos de confianza (IC) e índice de separación (IS) de los grupos modales estimado de las frecuencias de tallas de *Octopus maya* por mes para la ZII.

MES	λ	μ	σ	IC		IS
				5%	95%	
Enero	-	-	-	-	-	-
Febrero	0.08	7.79	0.92	6.52	10.20	-
	0.92	11.31	1.80	10.97	12.93	2.59
Marzo	0.96	11.09	1.69	10.63	11.35	-
	0.04	16.21	1.24	13.04	17.74	3.49
Abril	0.38	8.51	1.20	7.90	9.20	-
	0.56	11.54	1.05	11.16	11.87	2.70
	0.07	15.03	0.93	13.84	15.70	3.52
Mayo	0.89	11.65	1.29	11.30	12.02	-
Junio	0.22	7.61	0.93	7.03	8.63	-
	0.72	11.03	1.56	10.57	11.73	2.74
	0.06	16.04	0.86	14.85	16.69	4.14
Julio	-	-	-	-	-	-
Agosto	0.14	10.40	1.05	9.28	11.45	-
	0.25	12.60	0.92	12.13	13.15	2.23
	0.61	15.35	1.72	14.80	16.15	2.08
Septiembre	0.98	13.10	2.01	12.48	13.19	-
	0.02	16.10	1.01	14.30	18.20	2.00
Octubre	0.01	7.85	0.40	7.48	8.29	-
	0.55	12.11	1.17	11.86	12.48	5.43
	0.44	14.83	1.74	14.02	15.84	1.87
Noviembre	0.80	12.55	2.06	12.24	12.70	-
	-	8.57	0.67	8.32	8.80	2.91
	-	12.56	1.13	12.34	12.93	4.43
Diciembre	0.10	9.54	0.87	8.96	10.68	-
	0.80	13.42	1.42	13.19	13.74	3.39
	0.10	17.57	0.66	17.10	17.87	3.98

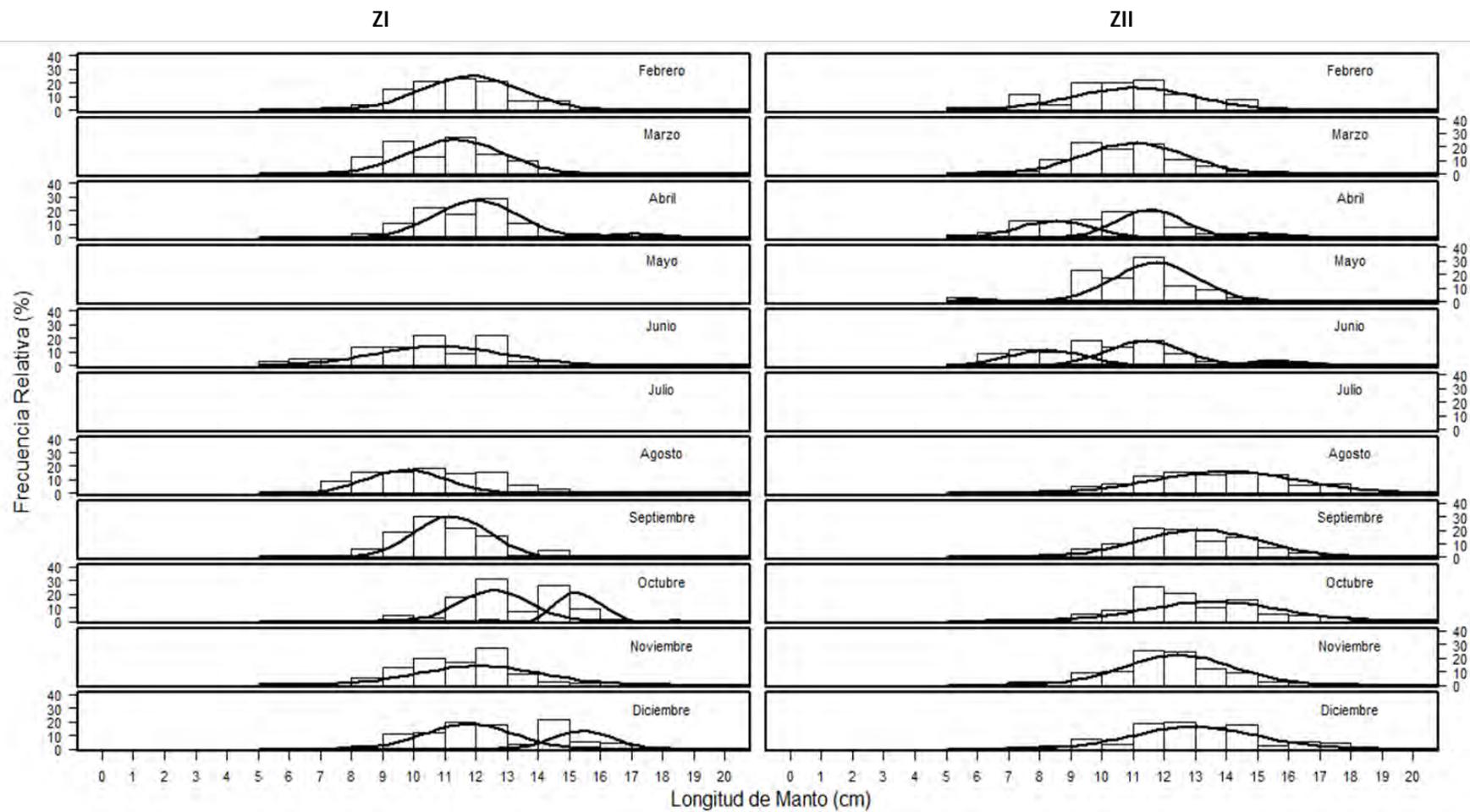


Figura 28. Distribución mensual de la frecuencia de tallas para *Octopus maya* por zona (ZI y ZII). Los datos observados se presentan como barras y los grupos modales estimados con líneas.

En la ZI se tomó como inicio del APM el grupo modal del mes de junio y terminó en el de noviembre (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) y para la ZII se inició con la cohorte estimada en el mes de marzo hasta noviembre (Tabla 11), en ésta zona los grupos modales tuvieron una distribución de tallas más amplia que los de la ZI.

8.3.2 Modelo de crecimiento

Para el ajuste del mejor modelo de crecimiento se utilizaron las modas estimadas anteriormente de cada cohorte por mes. El AIC indicó que el mejor modelo para la ZI fue el potencial $L(t) = \alpha t^\beta$, el cual se ajustó en un 58.94 % (Tabla 12, Figura 29).

Tabla 12. Selección del mejor modelo de crecimiento de *Octopus maya* para la ZI basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencias de AIC entre modelos (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico del AIC (w_i).

Modelo	Parámetros	AIC	Δ_i	w_i (%)
MCVB	3	11.42	1.52	27.62
Lineal	2	13.03	3.13	12.31
Potencial	2	9.90	0.00	58.94*
Gompertz	3	17.85	7.94	1.11
Tanaka	4	26.25	16.35	0.02

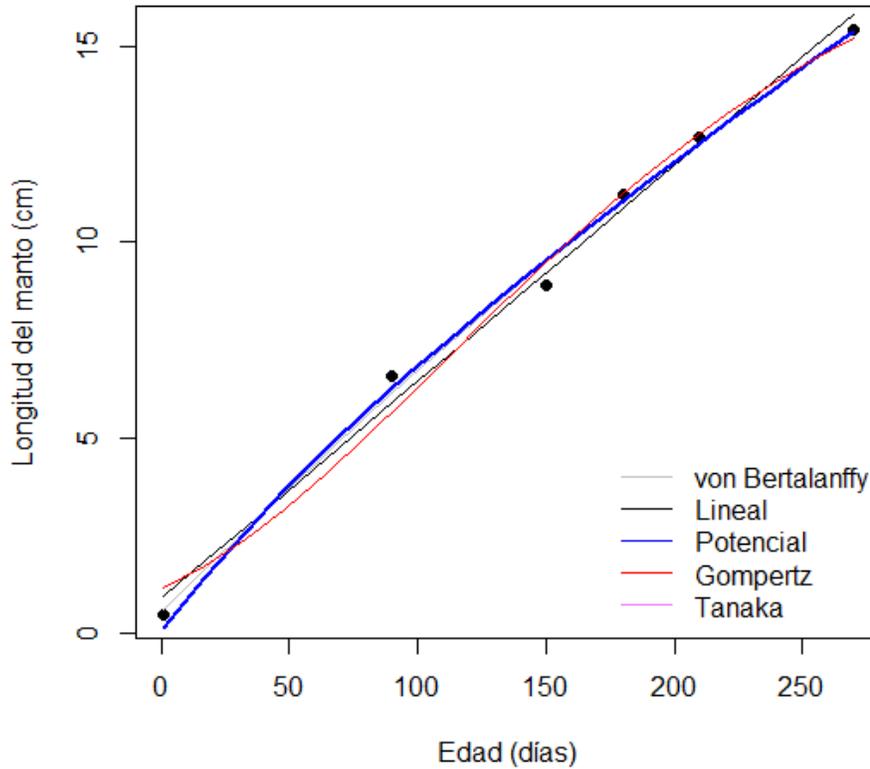


Figura 29. Ajuste de modelos de crecimiento para *Octopus maya* para la zona suroeste de la península de Yucatán.

Para la zona noreste (ZII) el modelo potencial $L(t) = at^\beta$ fue el de mayor ajuste con un peso estadístico de 65.76 % (Tabla 13, Figura 30).

Tabla 13. Selección del mejor modelo de crecimiento de *O. maya* para la zona noreste de Yucatán basado en el criterio de información Akaike (AIC), la diferencias de AIC entre modelos (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico del AIC (w_i).

Modelo	Parámetros	AIC	Δ_i	w_i (%)
von Bertalanffy	3	12.75	1.66	28.64
Lineal	2	16.58	5.50	4.20
Potencial	2	11.08	0.00	65.76*
Gompertz	3	18.91	7.83	1.31
Tanaka	4	24.40	13.32	0.08

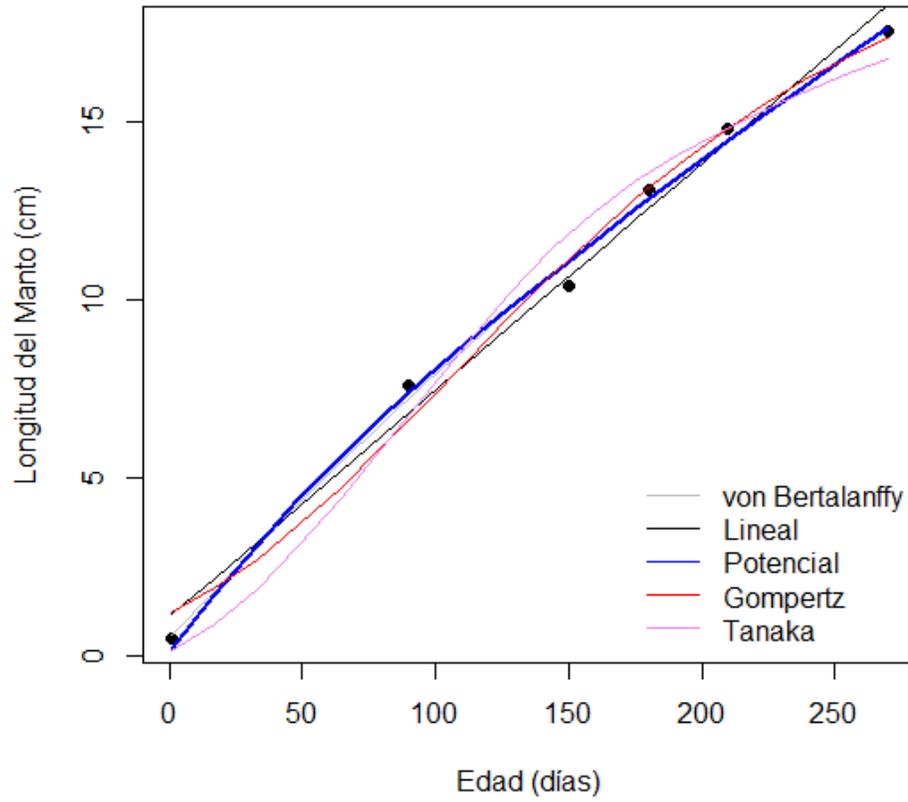


Figura 30. Ajuste de modelos de crecimiento para *Octopus maya* para la zona noreste de la península de Yucatán.

8.3.3 Clave edad-longitud

La función del patrón de cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad que mejor se ajustó para las dos zonas fue la cuadrática ($DE = \alpha t^2 - \beta t + \gamma$) con un peso estadístico (w_i) de 84 y 96.5 % (Tabla 14, Tabla 15, Figura 31 y Figura 32). Ésta función se utilizó para estimar la varianza a la edad dada y para la construcción de la MP y con ella calcular la abundancia por grupos de edad.

Tabla 14. Selección del mejor ajuste de la función del cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad de *Octopus maya* para la zona suroeste (ZI) de la península de Yucatán basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencia de AIC (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico de AIC (w_i).

Modelo	AIC	Δ_i	w_i
Lineal	25.14	5.95	4.34
Potencial	25.62	6.43	3.40
Exponencial	25.26	6.07	4.08
Logarítmico	25.61	6.42	3.42
Cuadrático	19.19	0.00	84.76*

Tabla 15. Selección del mejor ajuste de la función del cambio de la varianza de la longitud del manto a determinada edad de *Octopus maya* para la zona noreste (ZII) de la península de Yucatán basado en el criterio de información de Akaike (AIC), la diferencia de AIC (Δ_i) y el porcentaje del peso estadístico de AIC (w_i).

Modelo	AIC	Δ_i	w_i
Lineal	32.05	9.84	0.70
Potencial	31.48	9.28	0.93
Exponencial	32.12	9.92	0.68
Logarítmico	31.28	9.08	1.03
Cuadrático	22.20	0.00	96.65*

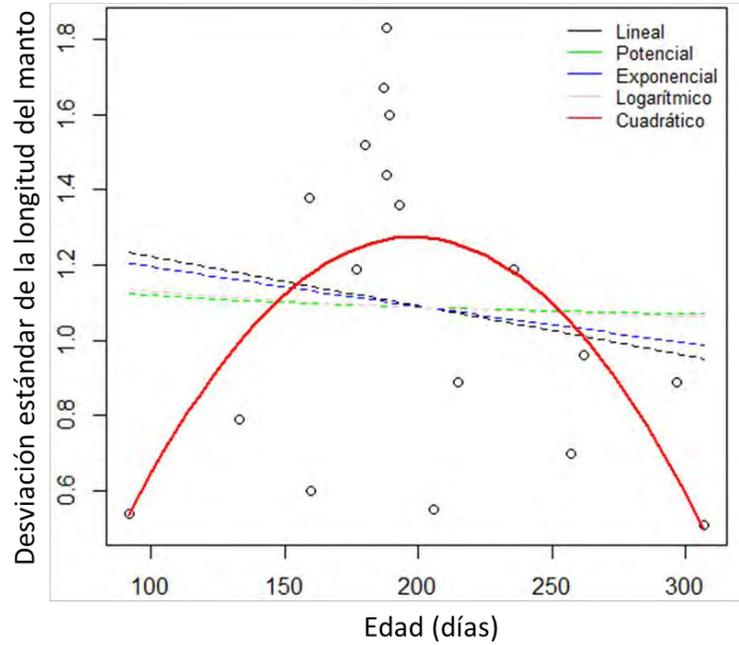


Figura 31. Ajuste de la función del cambio de la desviación estándar (D.E.) de la longitud del manto (cm) por edad (días) para *Octopus maya* de la zona suroestes de la península de Yucatán (ZI).

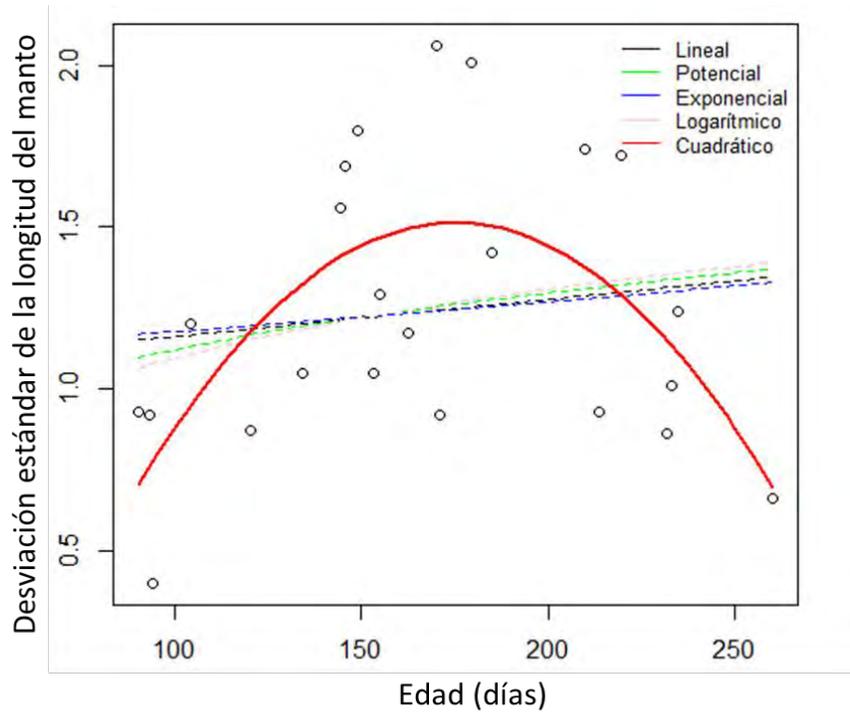


Figura 32. Ajuste de la función del cambio de la desviación estándar (D.E.) de la longitud del manto (cm) por edad (días) para *Octopus maya* de la zona suroestes de la península de Yucatán (ZI).

Tabla 16. Clave edad-longitud en términos de probabilidad de *Octopus maya* de la zona suroeste (ZI) de la Península de Yucatán.

LM (cm)	Edad (días)															
	66	82	99	117	135	154	173	193	213	233	253	274	295	317	339	361
5	0.987	0.013	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
6	0.000	0.810	0.166	0.020	0.003	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
7	0.000	0.083	0.631	0.224	0.049	0.011	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
8	0.000	0.000	0.173	0.494	0.238	0.074	0.018	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
9	0.000	0.000	0.004	0.230	0.412	0.240	0.090	0.022	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
10	0.000	0.000	0.000	0.022	0.252	0.365	0.241	0.098	0.021	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
11	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.254	0.338	0.243	0.098	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
12	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.081	0.249	0.329	0.248	0.085	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
13	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.096	0.245	0.336	0.254	0.057	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
14	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.019	0.100	0.243	0.360	0.255	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000
15	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.022	0.093	0.241	0.408	0.231	0.002	0.000	0.000	0.000
16	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.020	0.078	0.241	0.502	0.156	0.000	0.000	0.000
17	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.012	0.052	0.222	0.670	0.041	0.000	0.000
18	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.004	0.017	0.132	0.845	0.000	0.000
19	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.026	0.973	0.000
20	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000

Tabla 17. Clave edad-longitud en términos de probabilidad de *Octopus maya* de la zona noreste (ZII) de la Península de Yucatán

LM (cm)	Edad (días)																			
	53	67	81	96	112	128	144	161	178	195	213	231	250	268	287	307	326	346	366	386
5	0.988	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
6	0.000	0.818	0.157	0.020	0.004	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
7	0.000	0.072	0.635	0.220	0.053	0.015	0.004	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
8	0.000	0.000	0.164	0.485	0.234	0.081	0.027	0.008	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
9	0.000	0.000	0.003	0.225	0.393	0.232	0.100	0.036	0.009	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
10	0.000	0.000	0.000	0.022	0.249	0.340	0.228	0.113	0.040	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
11	0.000	0.000	0.000	0.000	0.058	0.249	0.306	0.226	0.119	0.038	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
12	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.091	0.241	0.287	0.227	0.118	0.027	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
13	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.110	0.230	0.279	0.231	0.107	0.027	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
14	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.029	0.117	0.223	0.284	0.239	0.105	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
15	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.040	0.121	0.231	0.319	0.243	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
16	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.043	0.118	0.244	0.320	0.260	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
17	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.009	0.035	0.099	0.224	0.442	0.190	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
18	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.007	0.024	0.094	0.228	0.577	0.068	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
19	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.003	0.020	0.030	0.150	0.706	0.091	0.000	0.000	0.000	0.000
20	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.001	0.003	0.042	0.835	0.116	0.000	0.000	0.000
21	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.038	0.835	0.127	0.000	0.000
22	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.035	0.828	0.137	0.000
23	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.032	0.819	0.149
24	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034	0.966

8.4 Distribución espacio-temporal de la abundancia por grupos de edad

La abundancia del grupo de dos a cuatro meses de edad (G1) se mantiene desde agosto hasta enero-febrero ($< 0.4 \text{ org hr}^{-1}$) e incrementan en marzo-abril (1.50 org hr^{-1}) teniendo el máximo de abundancia en junio-julio (1.78 org hr^{-1}). En los meses de mayor abundancia de estas edades se presenta una zona de mayor abundancia frente a los puertos de Celestún y Sisal (Figura 33).

Los organismos del grupo de edad de cinco a seis meses de edad (G2) presentaron mayor abundancia en los meses de agosto y septiembre (3.52 y 3.23 org hr^{-1}), mayormente en la ZI frente a los puertos de Champotón, Seybaplaya y Campeche. La abundancia disminuye para octubre, manteniéndose entre (1.77 y 1.41 org hr^{-1}) hasta diciembre, presentando mayor abundancia frente a los puertos de Isla Arena, Celestún, Sisal y Progreso, la cual es una zona de transición entre la ZI y la ZII. La abundancia cae en enero-febrero (0.60 org hr^{-1}), presentándose mayormente frente al puerto de San Felipe y vuelve a aumentar para los meses de marzo-abril y mayo-junio (1.54 y 1.62 org hr^{-1}), con mayor abundancia en la zona ZII (Figura 34).

El grupo de siete a nueve meses de edad (G3), presentaron mayor abundancia relativa en los meses de temporada de pesca (agosto a diciembre) a lo largo de toda la península con mayor abundancia en la ZI. Para los meses de temporada de veda (enero a junio) con mayor abundancia en la ZII. En el mes de agosto tuvieron un máximo de abundancia (2.93 org hr^{-1}), y posteriormente fue disminuyendo y oscilando de septiembre a diciembre (> 1.05 y $< 2.77 \text{ org hr}^{-1}$) y llegando a la mínima abundancia ($0. \text{ org hr}^{-1}$) en enero-febrero, con mayor abundancia entre los puertos de Dzilam de Bravo y San Felipe y volviendo a incrementar hacia los meses de marzo-abril, mayormente en la ZI. En mayo-junio frente a los puertos de San Felipe hasta Holbox ($< 0.68 \text{ org hr}^{-1}$) (Figura 35).

Por último, los organismos de 10 a 13 meses de edad (G4) fueron los menos abundantes ($<0.18 \text{ org hr}^{-1}$) durante todo el año, presentándose en la ZI. En el mes de diciembre fue más abundante entre los puertos de Campeche e Isla Arena (Figura 36).

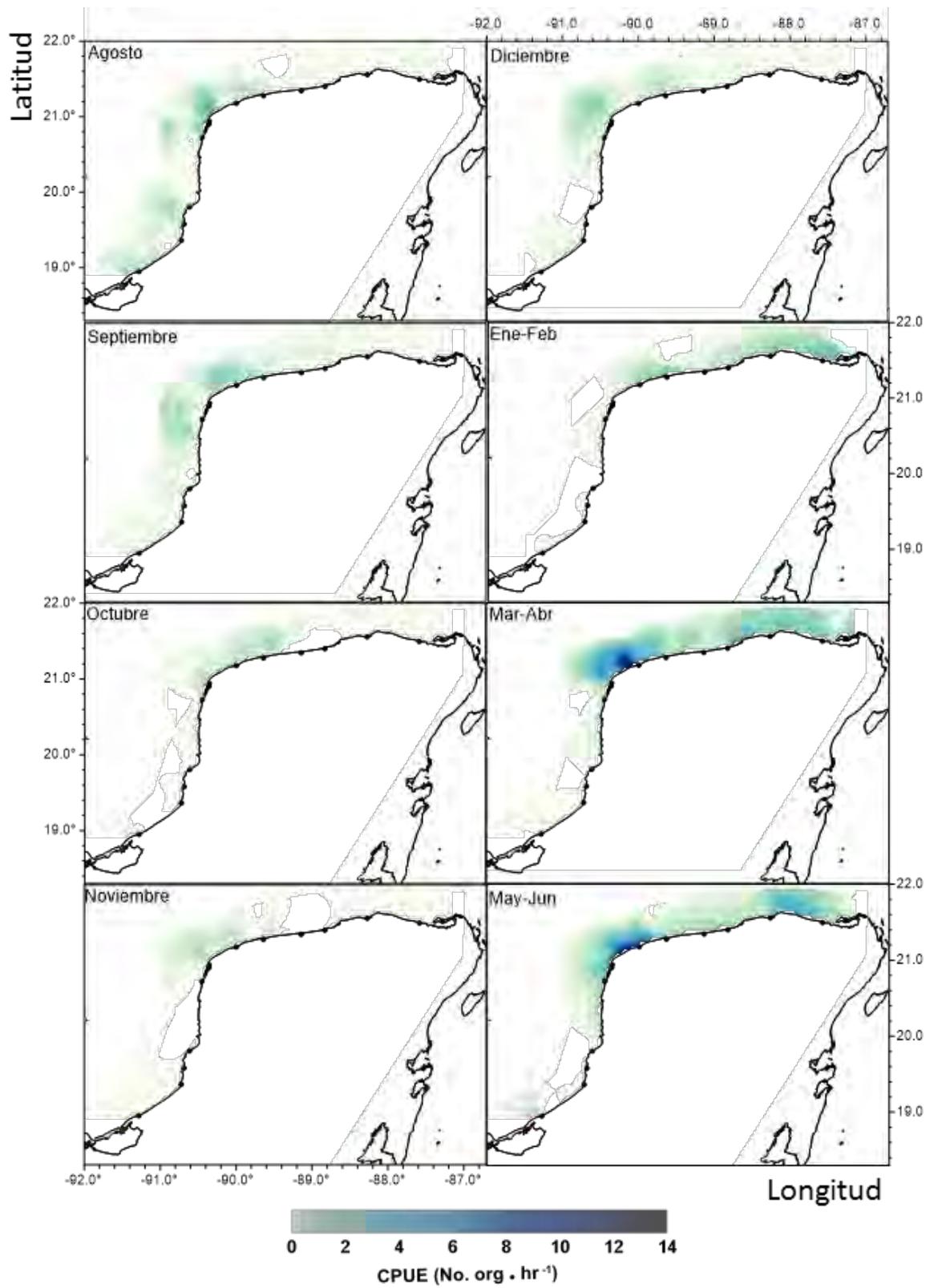


Figura 33. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr⁻¹) para *Octopus maya* de 2 a 4 meses de edad.

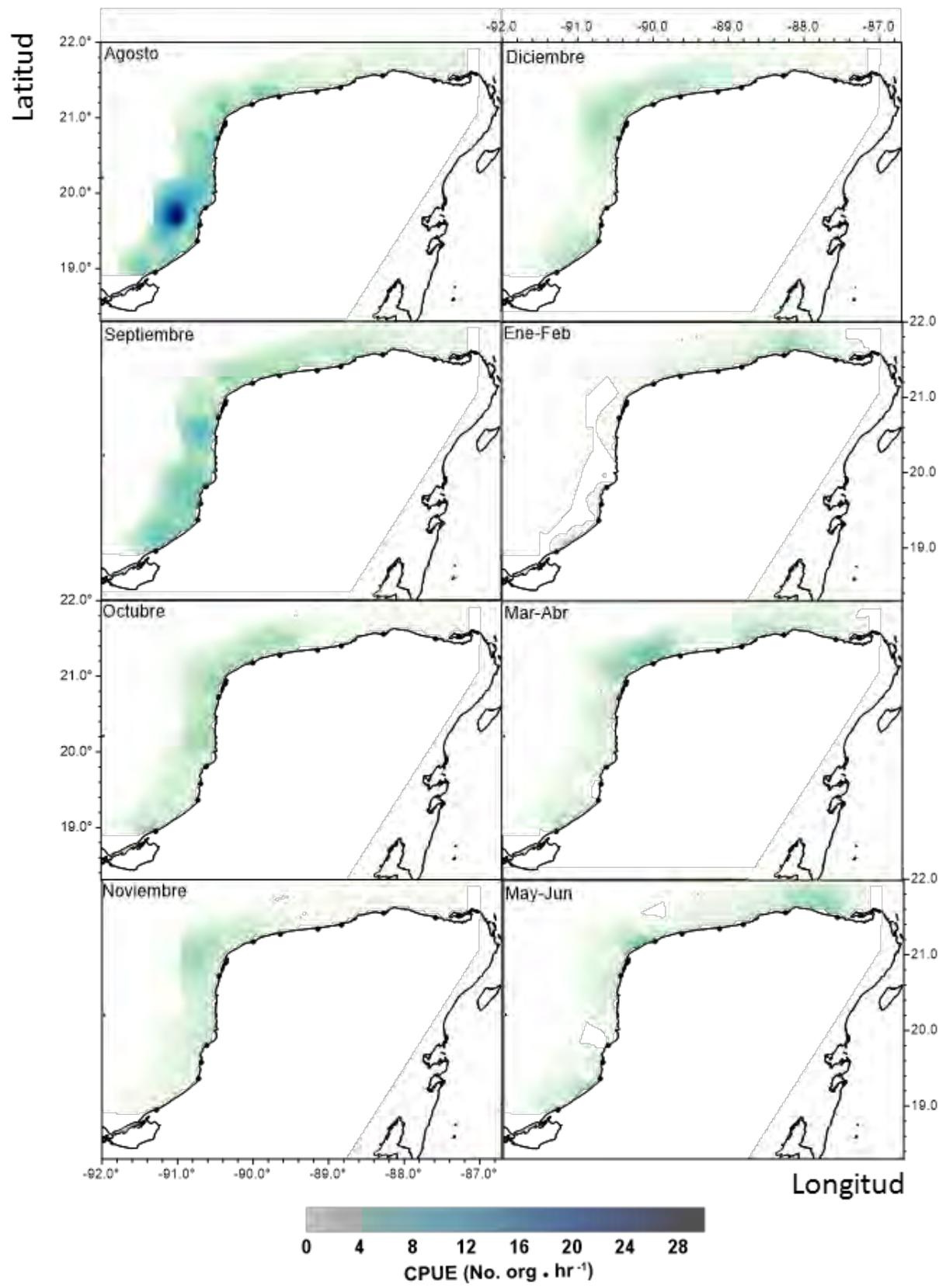


Figura 34. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr⁻¹) para *Octopus maya* de 5 a 6 meses de edad.

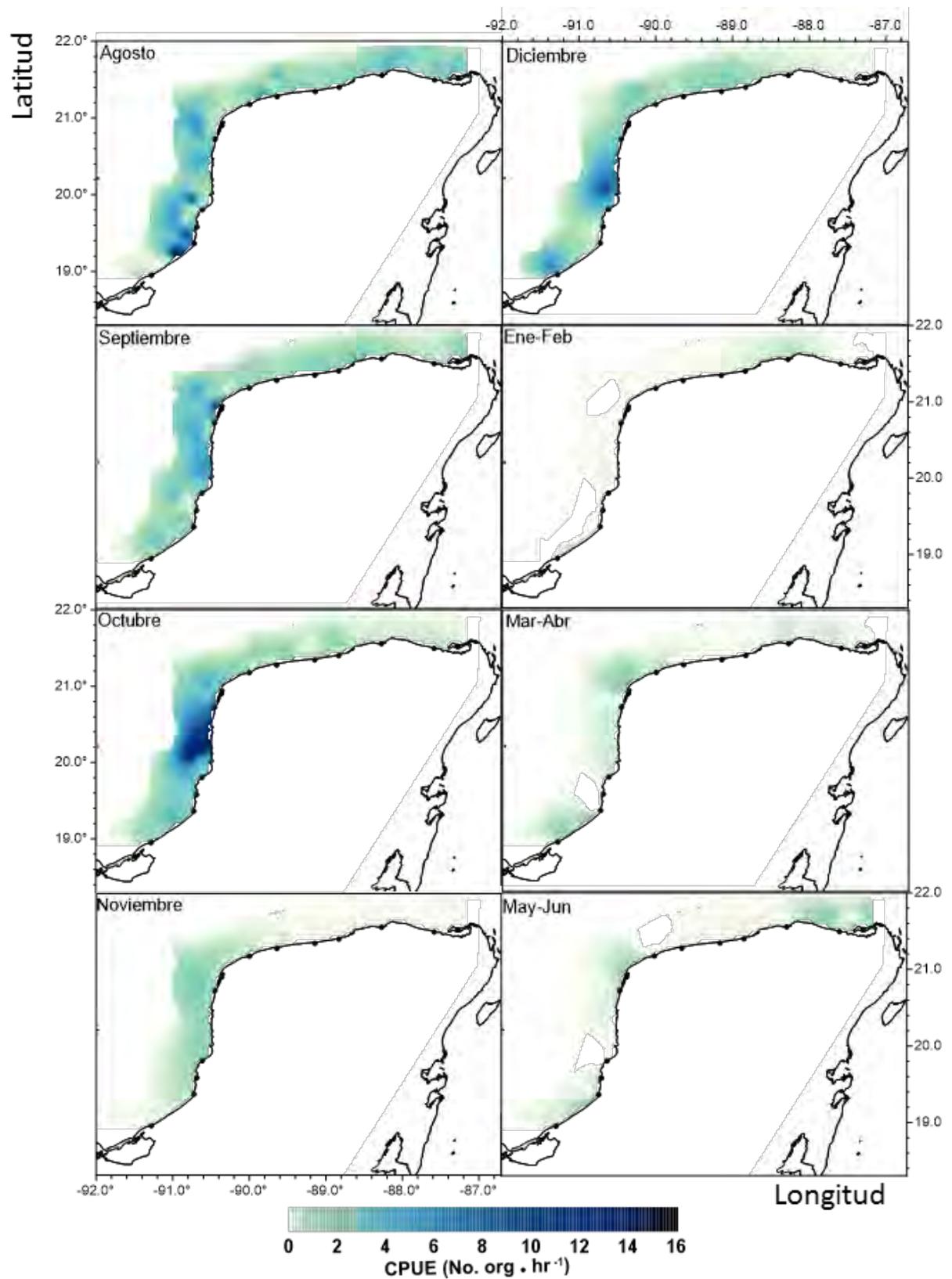


Figura 35. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr⁻¹) para *Octopus maya* de 7 a 9 meses de edad.

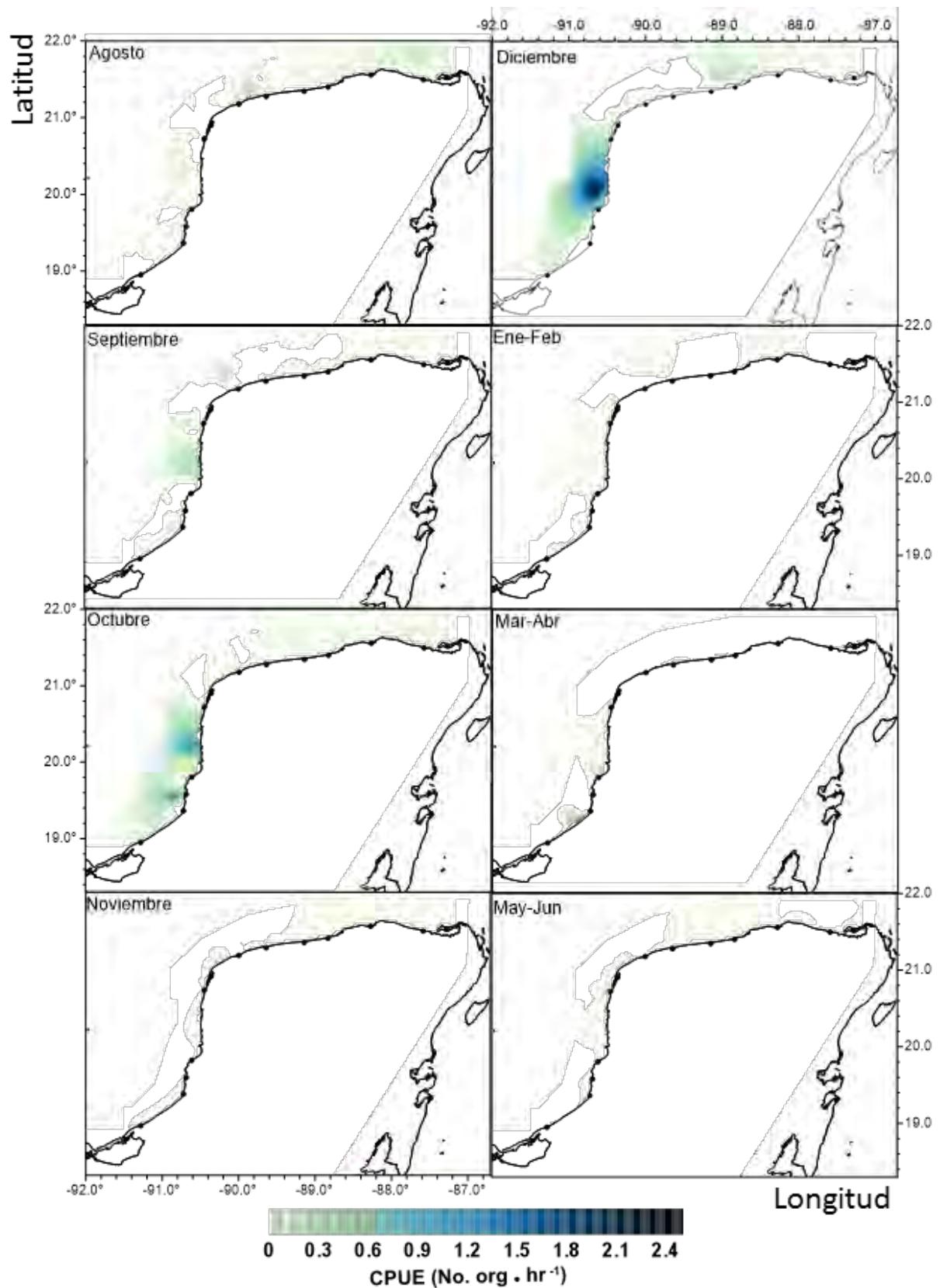


Figura 36. Distribución espacio-temporal de la abundancia relativa (No. org·hr⁻¹) para *Octopus maya* de 10 a 13 meses de edad.

8.5 Asociación de los factores ambientales con la presencia-ausencia por grupo de edad

La variable que mayor influencia tuvo sobre la presencia-ausencia del grupo de edad de dos a cuatro meses (G1) fue el coeficiente de atenuación difusa (CAD) con 29.5 % indicando que este grupo tiene mayor probabilidad de presencia en lugares con baja turbidez. El mes fue el segundo factor de influencia, con 26.7 % e indicando que en los meses de marzo-abril y mayo-junio hay mayor probabilidad de presentarse. La temperatura influyó en un 25.1 %, indicando mayor afinidad a temperaturas por debajo de los 25° C. La batimetría tuvo una influencia del 18.8 % con mayor probabilidad de presencia a profundidades menores a los 15 m y con mayor probabilidad a los 5 m (Figura 37).

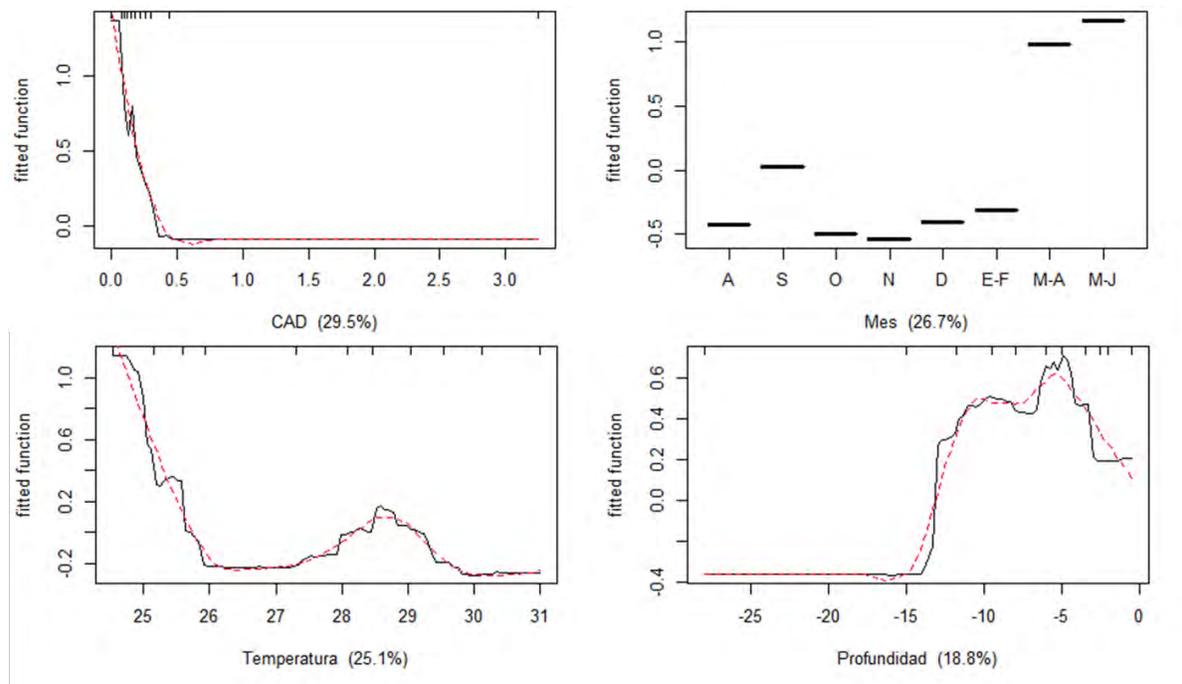


Figura 37. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de *Octopus maya* de dos a cuatro meses de edad en la península de Yucatán.

La variable con mayor porcentaje explicativo para el grupo de edad de cinco a seis meses (G2) fue la temperatura (30.5 %), indicando que este grupo tiene mayor presencia a temperaturas elevadas (30° C). La segunda variable que explicó el 27.5 % fue el mes, indicando que este grupo se presenta mayormente en los meses de agosto, septiembre y diciembre. La batimetría explicó un 24.6 %, con mayor presencia desde los 15 m aumentando hasta los 5 m de profundidad. Y el CAD (m^{-1}) explicó el 17.4 %, indicando que la presencia disminuye conforme aumenta el CAD (Figura 38).

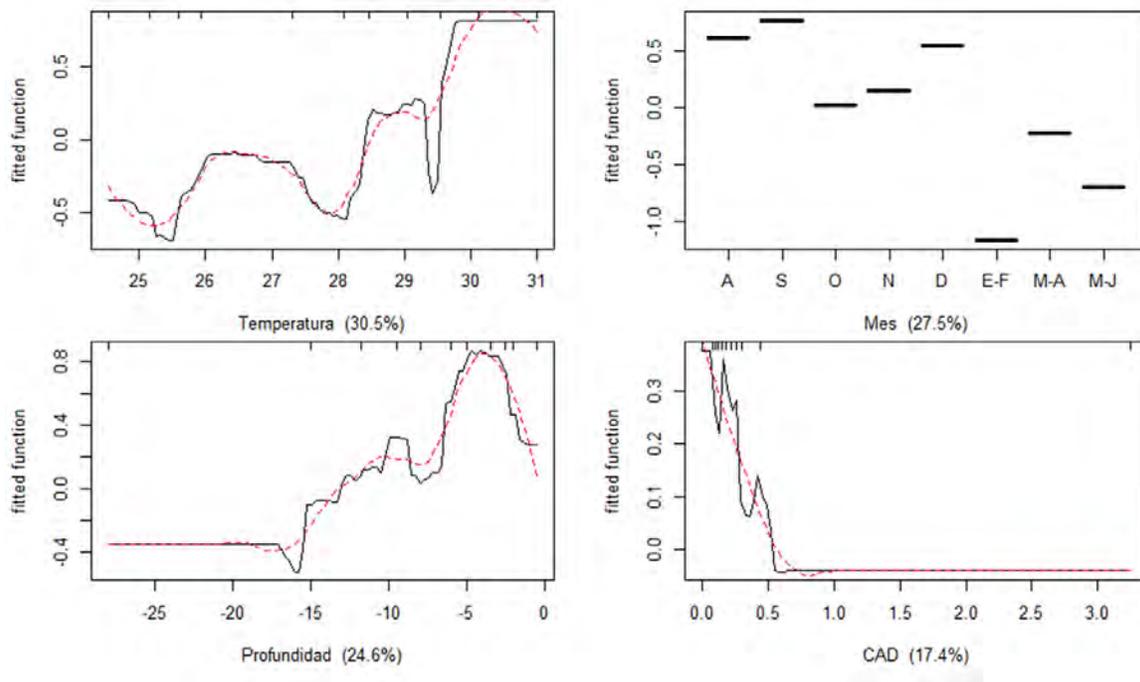


Figura 38. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de *Octopus maya* de cinco a seis meses de edad en la península de Yucatán.

Y para el grupo de siete a trece meses de edad (G3), la variable con mayor influencia en su presencia-ausencia fue el mes con el 61.8 %, éste grupo tuvo mayor presencia en los meses de agosto a diciembre, con una baja en noviembre. La temperatura influyó en un 15.3 %, con presencia desde los 27° C pero mayormente a los 30° C, aunque pasando ésta temperatura disminuye su presencia. La batimetría influyó en un 12.7 % con un pico de presencia alrededor de los 15 m de profundidad la cual disminuye a los 10 m y tiene su máximo entre los 5 y 3 m, lo que indica que se presentan mayormente en la costa. Y el CAD explicó el 10.2 % (Figura 39).

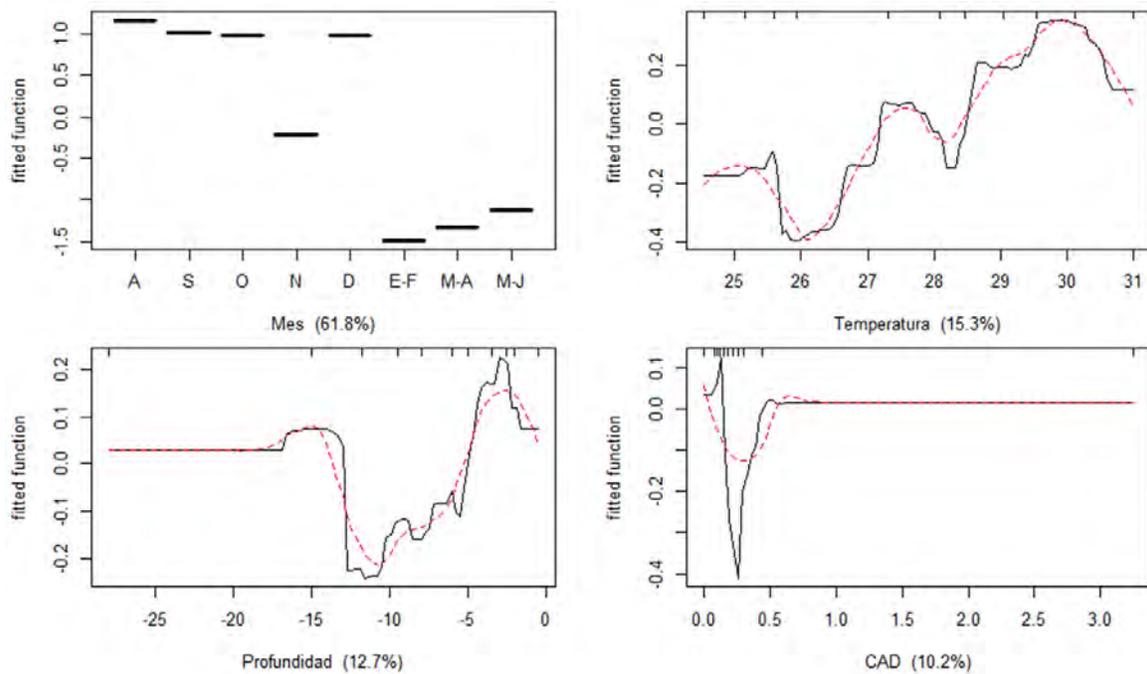


Figura 39. Gráficas de dependencia parcial para las cuatro variables explicativas de la presencia-ausencia de *Octopus maya* de siete a trece meses de edad en la península de Yucatán.

8.6 Modelo de predicción

El G1 (2-4 meses) tuvo una muy baja probabilidad de presencia durante todo el año siendo menor al 0.3 (Figura 40).

El G2 (5-6 meses) presentó una alta probabilidad de presencia, por arriba del 0.5, durante todo los meses. En los meses de agosto a octubre se observa una alta probabilidad de presencia principalmente en la ZI y muy cercana a la costa en la ZII. En septiembre, en la ZI prácticamente desde la costa hacia la mayor profundidad de ésta área hay una alta probabilidad de presencia (> 70 %) y en la ZII se presenta la mayor probabilidad de todo el año de este grupo de edad. En octubre hay mayor probabilidad hacia la costa, principalmente en la ZII. En noviembre, diciembre y enero-febrero la probabilidad disminuye, aproximadamente 50 %, principalmente en la ZI junto a la costa, pero en la ZII prevalece la probabilidad de presencia por arriba del 60 %. En marzo-abril esta vuelve a aumentar, principalmente en la ZI pero a mayor distancia de la costa, volviéndose más probable para mayo-junio hacia la costa (Figura 41).

El G3 (7-13 meses) presentó probabilidad de presencia por arriba del 50 % pero no mayores al 70%. Los meses con mayor probabilidad de presencia fueron mayo-junio, agosto, septiembre y octubre, ya que a partir de noviembre la probabilidad es menor de 60% principalmente en la ZI y continúa así hasta marzo-abril, en la ZII la menor probabilidad de presencia se observa en el mes de enero-febrero (Figura 42).

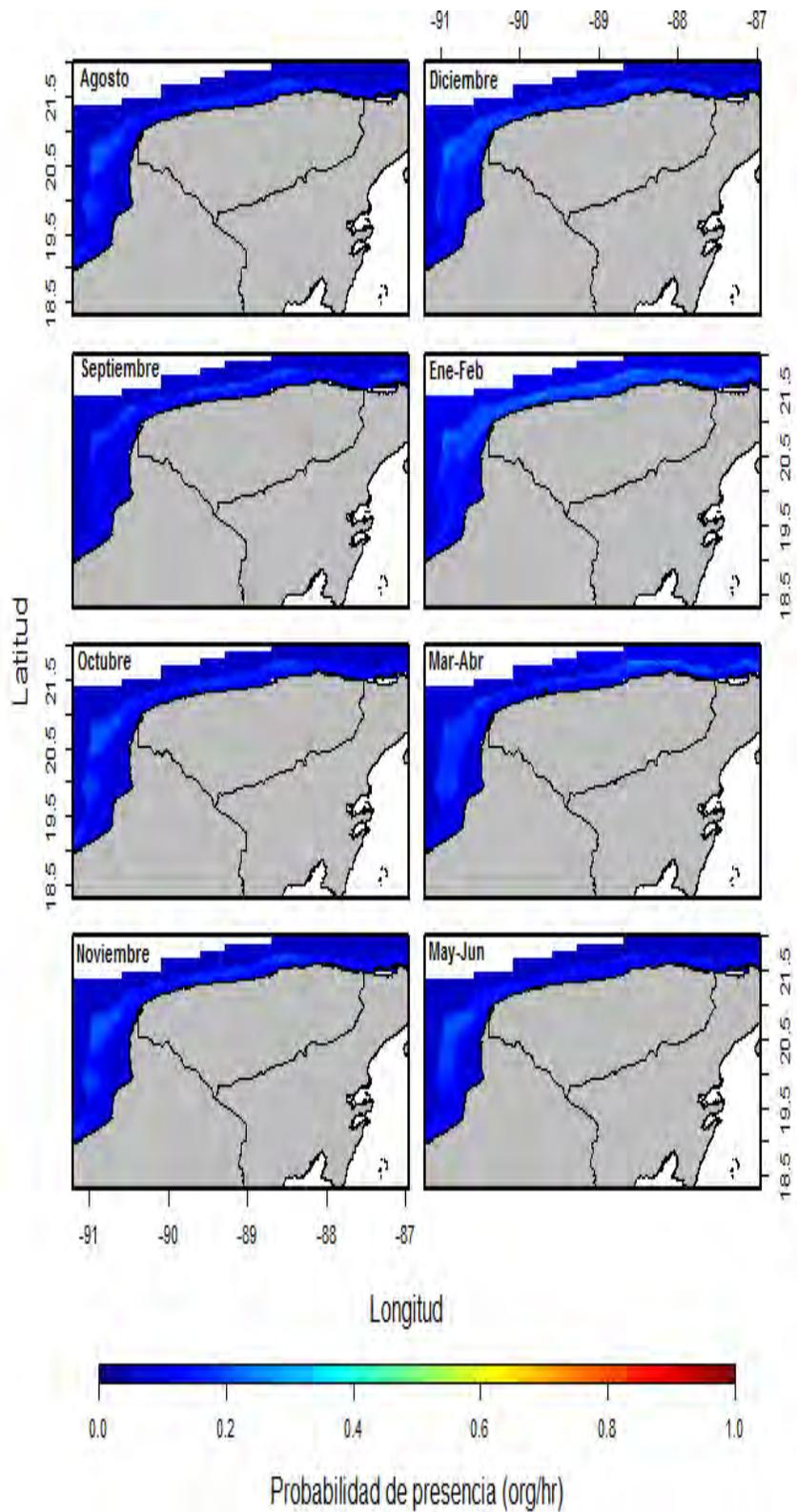


Figura 40. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de *Octopus maya* de dos a cuatro meses de edad por meses en la península de Yucatán.

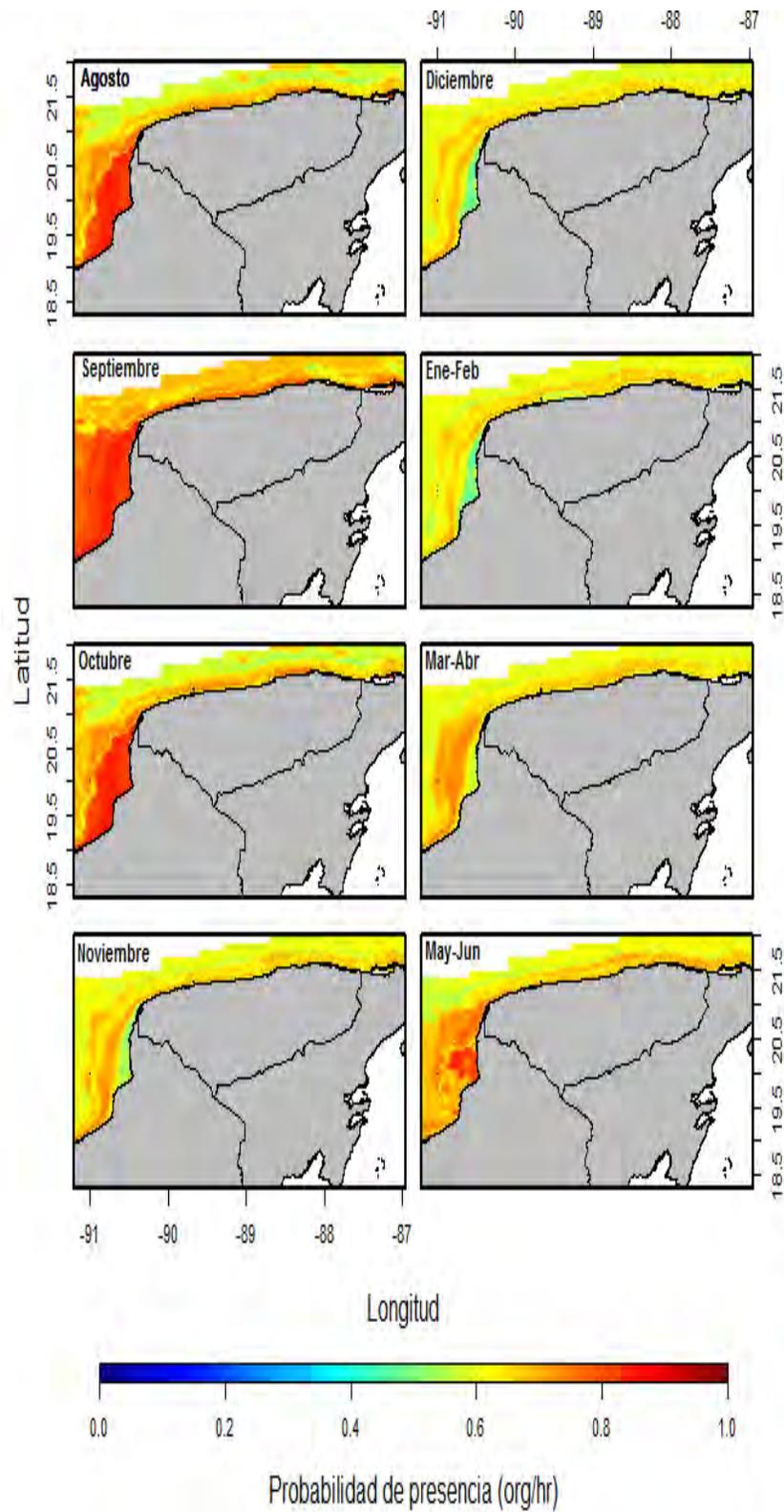


Figura 41. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de *Octopus maya* de cinco a seis meses de edad por meses en la península de Yucatán.

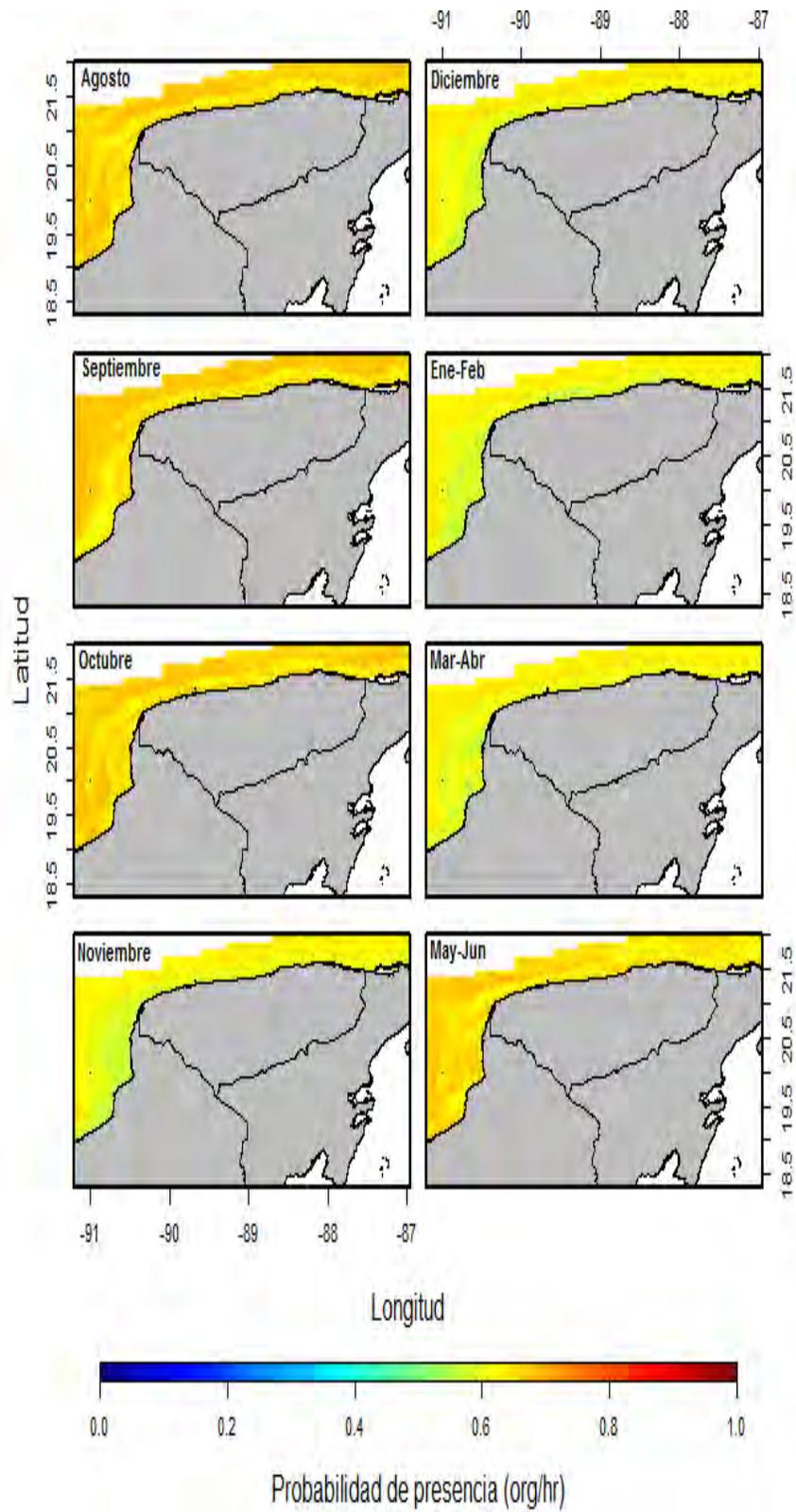


Figura 42. Modelo de predicción de la probabilidad de presencia de *Octopus maya* de siete a trece meses de edad por meses en la península de Yucatán.

La validación de los modelos predictivos de probabilidad de presencia de *O. maya* por edades arrojó para los tres modelos que se realizaron un AUC arriba de 0.9 indicando que es un modelo con un alto valor predictivo (Figura 43).

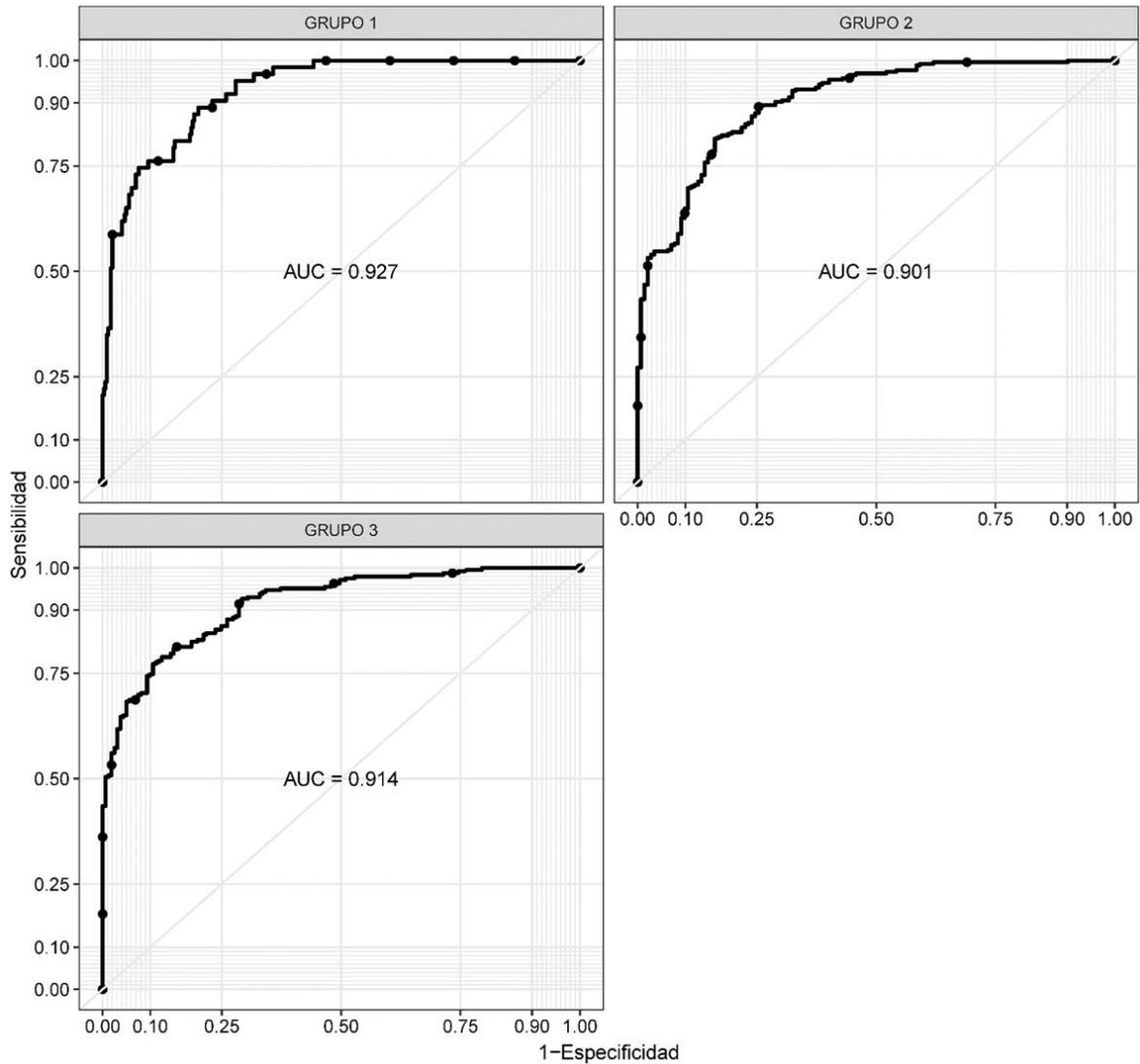


Figura 43. Gráficos de las curvas ROC para cada modelo predictivo de presencia-ausencia de *Octopus maya* por grupos de edad (G1, G2 y G3).

9. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

9.1 Estructura espacio-temporal de tallas

Durante los meses en los que se lleva a cabo la pesca (agosto-diciembre) la estructura de tallas presentó el mismo patrón reportado anteriormente por Cabrera et al. (2012) para organismos muestreados en la temporada de pesca del año 2009, donde las tallas aumentaron en un gradiente geográfico suroeste-noreste. Pero para los meses de veda (enero-junio) las tallas aumentaron de noreste – suroeste, lo cual indica que la dinámica poblacional presenta diferencias entre periodos para las dos zonas.

En todos los puertos de la ZI los organismos aumentaron su talla promedio de agosto a diciembre donde alcanzan la máxima talla promedio, coincidiendo con Solís-Ramírez (1997 y 1998) y Markaida et al. (2016) quienes describieron para organismos de la ZI, que *O. maya* crece y madura gradualmente de agosto a diciembre y se empiezan a encontrar hembras maduras en diciembre aumentando su presencia para enero y febrero. Estos meses de desove explicarían el reclutamiento a la pesquería de organismos en los meses de mayo-junio donde se presentaron los organismos de tallas más pequeñas.

En la ZII, se presentaron las menores tallas en enero-febrero lo que podría indicar que en estos meses existe un reclutamiento de organismos que los cuales aumentaron progresivamente su tamaño hacia agosto, donde se presentaron las mayores tallas. Por lo que este reclutamiento se debe al resultado de un pico de reproducción entre noviembre y diciembre. Sin embargo, esto no coincide con el último trabajo sobre reproducción en *O. maya* para esta zona realizado por Ávila-Poveda et al. (2016), quienes describieron que los picos de reproducción en esta zona se presentan en febrero y en mayo – junio.

Cabrera et al. (2012) sugirieron que la población de *O. maya* realiza movimientos de migración donde los organismos más pequeños que se localizan en las costas de la zona oeste de la PY migran hacia el noreste donde se ubican organismos de tallas mayores en aguas más profundas. Respaldados por la hipótesis de que los organismos buscan las temperaturas adecuadas para la reproducción, las cuales se dan en las localidades de Sabancuy, Campeche y Sisal en la porción oeste y en Río Lagartos en la zona nor-oriental según lo reportado por Rosas et al. (2006) y Tello y Arena (2011). Sin embargo, el presente estudio respaldado por los estudios de Markaida et al. (2016) y Ávila-Poveda et al. (2016)

indicó que las diferencias en la composición de tallas entre éstas dos zonas se deben a que *O. maya* presenta diferentes patrones temporales de reproducción y por ende de reclutamiento.

Las variaciones espacio-temporales en la estructura de tallas se ven reflejadas en las tallas de reclutamiento a la pesquería y en los porcentajes de organismos sub-legales capturados por temporadas. La ZI presentó tallas de reclutamiento a la pesquería menores con un mayor porcentaje de organismos sub-legales capturados que la ZII en la temporada de agosto a diciembre. Y mayores tallas de reclutamiento con menores porcentajes de organismos sub-legales en la temporada de enero a junio.

9.2 Relación longitud del manto-peso total

La relación longitud del manto-peso total indica en qué proporción se incrementa el peso de los organismos con respecto a su talla, de manera que brinda información sobre el tipo de crecimiento somático que presentan.

Octopus maya presentó un crecimiento de tipo alométrico negativo, lo cual indica que incrementa su talla de manera más acelerada que su peso. Este tipo de crecimiento es el comúnmente descrito para cefalópodos, ya que presentó un crecimiento diferencial entre brazos y manto (Boyle y Rodhause 2005). En octópodos se ha reportado este crecimiento en diferentes especies como *O. vulgaris* (Martínez-Muñoz et al. 2013), *O. hubbsorumm* (Domínguez-Contreras 20011), *O. bimaculatus* (López-Rocha et al. 2012, Walter González et al. 2015), y para *O. maya* se ha reportado con un valor de beta cercano a 2.5 y presentando diferencias entre sexos, donde los machos tienen un valor más alto que las hembras (Solis Ramírez y Chávez 1986, Hernández-Sánchez y de Jesús-Navarrete 2010, Markaida et al. 2016). Está ampliamente documentado que los cefalópodos son sensibles a las condiciones y cambios en el ambiente a una escala espacio-temporal (Pierce et al. 2008), por lo que era de esperarse que se presentaran diferencias en la relación LM-PT entre temporadas y zonas.

López-Rocha et al. (2012) mostraron que la longitud del manto puede ser tomada como indicador del tamaño de *O. bimaculatus*, mediante la relación longitud-peso con significancia estadística. Bajo este supuesto, encontramos que la longitud del manto de *O. maya* puede ser tomada como indicador de su tamaño ya que se presentó una correlación significativa entre la longitud del manto y el peso, lo que permitió continuar con los demás

análisis. Al incluir la clave de edad-longitud en términos de probabilidad la variabilidad en las tasas de crecimiento fue incorporada a las estimaciones.

9.3 Estructura por edades

La estructura por edades de una población juega un papel importante en el campo de la biología de la conservación para determinar cambios en la supervivencia o tasas de natalidad (Hastings 1997).

El Análisis de Progresión Modal (APM) ha sido el método más utilizado para describir el crecimiento de los octópodos de manera indirecta a pesar de las implicaciones que conlleva. Este análisis se realiza bajo el supuesto de que los grupos modales corresponden a diferentes clases de edad o cohortes (Sparre y Venema 1995) y a que las medias de los grupos modales deben ajustarse a un modelo de crecimiento (Gulland y Rosenberg 1992).

En el APM del presente estudio se observaron uno o dos grupos modales por mes en la ZI, coincidiendo con Arreguín-Sánchez et al. (2000) quienes reportan dos picos de reclutamiento para esta zona que se observaron en los meses de octubre y abril.

En la zona II no se alcanza a percibir claramente el crecimiento principalmente, lo cual es característico de pesquerías altamente selectivas y de especies con ciclo de vida corto (Shepherd et al. 1987), como es el caso de *O. maya*. Además, presentó mayor desviación estándar de la longitud del manto media de los grupos modales y se presentaron hasta tres cohortes en el mes de junio, lo cual indica que esta especie puede estarse reproduciendo durante todo el año como Markaida et al. (2016) y Ávila-Poveda et al. (2016) sugieren que ésta especie se reproduce durante todo el año pero presentando dos picos de reproducción marcados tanto para la ZI (junio-julio noviembre-diciembre) (Markaida et al. 2016) como para la ZII (febrero y mayo-junio) (Avila-Poveda et al. 2016).

El crecimiento, en especies que presentan ciclos de vida cortos, es rápido y sensible a las condiciones ambientales (Forsythe y Van Heukelem, 1987) por lo que la curva de crecimiento suele ser muy variable (Pierce y Guerra 1994). Como Arreguín-Sánchez (1992) reportó, para *O. maya* en el Banco de Campeche entre 1983 y 1988, que la curva de crecimiento no presentó oscilaciones estacionales cuando el reclutamiento se dio a mediados del año (junio) pero cuando el reclutamiento ocurrió tarde (septiembre-octubre) al siguiente año la curva presentó oscilaciones.

Diversos autores coinciden en que el crecimiento de los octópodos está mejor descrito por modelos no asintóticos como los exponenciales, potenciales, lineales y logarítmicos (Van Heukelem 1973, Forsythe 1984, De Rusha et al. 1987, Forsythe y Hanlon 1988, Hartwick et al. 1988, Forsythe y Toll 1991, Iribarne 1991, Cortez et al. 1999, Domain et al. 2000). A pesar de ello, y del desaliento en el uso de modelos asintóticos para describir el crecimiento en octópodos, la mayoría de los estudios se han sustentado en que el MCVB es aplicable para cefalópodos (Salas et al. 2008).

En el caso de *O. maya* los estudios de crecimiento realizados a la fecha, se han basado en el MCVB (Solís Ramírez y Chávez 1986, Arreguin-Sanchez et al. 1993, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Nepitia Villanueva y Defeo 2001, Salas et al. 2006, Hernández-Sánchez y de Jesús-Navarrete 2010). Aunque el método de IMM del presente estudio arrojó que el MCVB también puede considerarse un buen modelo para describir el crecimiento de *O. maya*, con un AIC menor a dos para las dos zonas, se decidió utilizar el modelo potencial para ambas zonas basados el principio de parsimonia, el cual implica la selección del modelo con el menor número parámetros posible para poder tener una adecuada representación de los datos (Katsanevakis 2006). Sin embargo, la elección de uno u otro modelo, no afectó la definición de la matriz de probabilidad edad - longitud, debido a que la no diferencia entre modelos implica la no diferencia en la definición de las matrices de la clave edad - longitud.

9.4 Distribución espacio-temporal de la abundancia por grupos de edad

El índice de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) ha sido utilizado en pesquerías como un índice de la abundancia (Maunder y Starr 2003).

En general, los estudios sobre distribución de la abundancia de *O. maya* concuerdan en que presenta variaciones espacio-temporales con distribución heterogénea a lo largo de la PY, mostrando mayores abundancias en la zona suroeste de la península (Solís-Ramírez y Chávez 1986, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Solana-Sansores et al. 2002, Wakida-Kusunoki 2004, Pérez-Pérez et al., 2004, 2006, 2007, 2008, Markaida et al. 2016). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se realizaron con datos provenientes de muestreos unos meses antes de la temporada de pesca y a profundidades menores a los 20 m. Gamboa et al. (2015) realizaron un estudio espacio-temporal de la abundancia y capturabilidad de *O. maya* con datos de casi un año de muestreo encontrando que las

mayores abundancias se presentan en la zona suroeste (ZI del presente estudio) para la temporada de pesca, principalmente frente al puerto de Campeche. Para la temporada de veda, la abundancia es mayor al norte, frente a los puertos de Sisal y Progreso y al noreste entre los puertos de San Felipe y El Cuyo (ZII).

De manera general, las variaciones espacio-temporales en la abundancia observada en el presente estudio son consistentes con lo antes reportado. Sin embargo, se realizó un análisis espacio-temporal de la abundancia relativa por grupos de edad, encontrando diferentes patrones de distribución espacio-temporal según el grupo de edad.

Los organismos de menores edades (dos a cuatro meses) fueron más abundantes en los meses de veda y en la zona noreste frente a los puertos de Celestún y Sisal. Estos puertos se encuentran en una zona de transición de las diferentes dinámicas oceanográficas que rigen a lo largo de la plataforma continental de la península de Yucatán, por lo que la agregación de mayor abundancia en esta zona podría indicar que es una zona de reclutamiento importante que reúne las características ambientales ideales para éste grupo de edad los cuales deben ser producto de los picos de reproducción de febrero en la zona noreste y de diciembre para la zona suroeste según lo reportado por Ávila-Poveda et al. (2015, 2016) y Markaida et al. (2016). Aunado a ello, podría inferirse que ocurre una migración de organismos de edades tempranas, a las cuales el presente estudio no tiene alcance, hacia esta zona de transición.

El grupo de edad de cinco a seis meses sigue la línea del grupo anterior ya que, de ser producto de los picos de reproducción antes mencionados, sus mayores abundancias se deberían ver reflejadas a partir de julio hasta septiembre como fue observado, con un foco de mayor abundancia a mayor distancia de la costa frente a los puertos de Seybaplaya y Campeche.

El grupo de siete a nueve meses de edad fue el más abundante durante los meses en los que se lleva a cabo la temporada de pesca (agosto diciembre) con focos de mayores abundancias en la zona suroeste (ZI). Por ello, se podría inferir que la pesca se basa principalmente en este grupo de edad. Y en el mes de diciembre, los organismos de edades totalmente maduras (10 a 13 meses) se agrupan frente a las costas de Campeche, quizá para la reproducción como se ha mencionado anteriormente y llegan al final de su ciclo de vida en el periodo de enero-febrero.

9.5 Asociación de los factores ambientales con presencia-ausencia por grupo de edad y modelo de predicción

Los cefalópodos son organismos que presentan alta sensibilidad a las condiciones ambientales reflejándose en su distribución espacio-temporal. Recientemente los estudios en cefalópodos se han centrado en la comprensión de los efectos externos y las variables ambientales (Rodhouse et al. 2014).

Uno de los factores más estudiados y quizá uno de los más influyentes en la ecofisiología de los cefalópodos es la temperatura, ya que ésta influye en su tasa de metabolismo, el crecimiento y estado físico (Teppler et al. 2011). La temperatura que un organismo prefiere, comúnmente coincide con la temperatura óptima que requiere para moverse, crecer o reproducirse, ya que permite que el organismo optimice su eficiencia energética (Noyola et al. 2013).

Octopus maya es una especie particularmente sensible a la temperatura, presentando una amplitud de temperatura que va de los 24 a los 30 °C. Los estudios sobre el efecto de la temperatura en esta especie se han enfocado en experimentos de laboratorio sobre su reproducción, desarrollo embrionario y crecimiento de juveniles (Noyola et al. 2013, Juárez et al. 2015, 2016, Caamal-Monsreal et al. 2016).

Los organismos de dos a cuatro meses de edad presentaron mayor afinidad a temperaturas menores a 24 °C, decreciendo su probabilidad de presencia conforme aumenta la temperatura. Sin embargo, los organismos de mayores edades presentaron mayor afinidad a temperaturas por arriba de los 28 °C pero no mayor a los 30 °C. A pesar de que este rango coincide con los estudios antes realizados, es importante tener en cuenta que la temperatura utilizada en el presente estudio es del agua superficial y que principalmente en la zona noreste de la plataforma continental de la PY ésta puede variar ampliamente en primavera-verano cuando se presenta la surgencia en Cabo Catoche donde las temperaturas del fondo alcanzan los 14 °C en la zona este y en la zona norte de la PY puede aumentar hasta 26 °C (Enriquez et al. 2010).

La turbidez del agua es un factor que puede afectar el éxito de los cefalópodos para la orientación, la captura de presas, para evitar a los depredadores, la competencia, entre otros (Boyle y Rodhouse 2005). Las descripciones del comportamiento de los cefalópodos, y los estudios experimentales sobre la captura de presas confirman la importancia de la

visión para tales actividades (Boyle y Rodhouse 2005, Leite et al. 2009) aunque también evalúan el hábitat por medio de la exploración quimiotáctil con las puntas de los brazos (Mather 1991, Hanlon y Messenger 1996), la visión es el sentido más eficaz para la detección temprana de los depredadores o de las presas y para la toma de decisiones sobre la acción apropiada en la detección (Cronin 2005), por lo que la mayoría de los pulpos costeros confían en su agudeza visual (Boyle y Rodhouse 2005).

De acuerdo a lo anterior y al método de pesca utilizado para esta especie, en el cual se arrastra la carnada por el fondo esperando a que el pulpo se lance sobre ella para luego recuperar la línea. Era de esperarse que *O. maya* presentara mayor afinidad y por ende mayor probabilidad de presencia a niveles bajos CAD (K490) lo que indica menor turbidez en la columna de agua, permitiendo una mejor visibilidad y con ello una detección de la presa más eficaz.

Además, el K490 está relacionado con la productividad primaria, lo que podría indicar la ocurrencia de eventos de marea roja, las cuales se han utilizado para explicar las capturas extremadamente bajas ya que los organismos se desplazan a zonas con mejores condiciones por lo que el recurso es inaccesible a la flota pesquera (Blancas-García et al. 2011).

Los cefalópodos neríticos realizan migraciones debido a que suelen desovar en aguas poco profundas, donde los juveniles pasan la primera parte del ciclo de vida antes de migrar a aguas más profundas a medida que crecen (Boyle y Rodhouse 2005). *Octopus maya* no es la excepción como proponen Solís-Ramírez y Chávez (1986), los cuales describen que al nacer se dispersa a lo largo de la plataforma continental y conforme alcanza la edad adulta el rango de profundidad puede llegar hasta los 60 m. Y que, al llegar a la edad de madurez las hembras migran hacia aguas poco profundas con la finalidad de encontrar zonas adecuadas para las puestas de sus huevos y los machos en busca de las hembras migran a estas zonas someras.

También, Alejo-Plata et al. (2009) sugieren que *O. hubbsorum* migra hacia la costa para depositar sus huevos sobre sustratos rocosos y probablemente en busca de condiciones más adecuadas que las que se encuentra a mayores profundidades, quizá la mayor abundancia y probabilidad de presencia de *O. maya* maduros hacia las costas de la zona suroccidental de la PY se deba a que en esta zona se presentan las condiciones adecuadas para su reproducción y desove, como las extensas praderas de pastos marinos que

albergan a una enorme cantidad de peces e invertebrados los cuales forman parte de su dieta, así como factores abióticos que son adecuados para su reproducción y desove como la temperatura y la cantidad de luz (Tello y Arena 2011).

Los tres grupos de edad, presentaron afinidad a profundidades menores a los 15 m y mayormente a zonas someras (<10 m). No se percibió una preferencia a algún nivel batimétrico por su edad. Sin embargo, en el modelo predictivo se pudo observar que la probabilidad de presencia cambia de la costa, en los meses de pesca, hacia mayores profundidades para los meses de veda principalmente en el grupo de cinco a seis meses de edad. Al igual que en el grupo de siete a trece meses se observa una menor probabilidad de presencia hacia la costa a partir de noviembre, mes en el que inician los nortes en la región. Esta migración es más marcada en la ZI.

Los meses a los que presentaron mayor afinidad los grupos de edad coinciden con lo antes analizado en las tallas. Los organismos de menores edades tienen mayor presencia en los meses en los que se lleva a cabo la temporada de veda y los organismos de edades mayores en los meses de temporada de pesca.

El G1 (2-4 meses) es el grupo de organismos con tallas sub-legales, por lo que presentan muy poca probabilidad de presentarse durante todo el año. Se puede inferir que la pesquería de *O. maya* se basa en los grupos de edad G2 (5-6 meses) y G3 (7-13 meses) debido a su mayor probabilidad de presencia durante los meses de pesca.

El G3 son los organismos que, están en fase madura y su probabilidad de presentarse es menor que los del G2, esto puede deberse a que pueden estar pereciendo o incubando los huevecillos y por tanto no son capturados por el método empleado por la flota ribereña (gareteo).

Los factores ambientales influyen fuertemente en la estructura poblacional de *O. maya*. Dado que a lo largo de su distribución se encuentran dos zonas con dinámicas oceanográficas muy diferentes, la población presenta diferencias marcadas entre estas dos zonas.

10. CONCLUSIONES

Se determinó la existencia de variaciones espacio-temporales de la estructura poblacional de *O. maya* entre la zona suroeste (ZI) y la zona noreste (ZII) de la PY. Debido a las diferentes dinámicas oceanográficas que rigen a lo largo de la plataforma continental de la PY.

Se encontró que los organismos de tallas pequeñas se presentaron de agosto a diciembre en la zona suroeste (ZI) y las mayores tallas en la zona noreste (ZII). Sin embargo, de enero a junio éste patrón fue inverso. Esto se debe a los diferentes picos de reproducción que se presentan entre estas dos zonas, por lo que los organismos crecen a diferentes tiempos, alcanzando las mayores tallas entre noviembre y diciembre en la ZI y en la ZII aumentan sus tallas progresivamente desde enero-febrero hasta agosto.

En los meses en los que se lleva a cabo la temporada de pesca las tallas de reclutamiento a la pesquería fueron menores en la ZI y se presentó un mayor porcentaje de organismos sub-legales capturados. Indicando que talla mínima de captura no está siendo respetada en su totalidad principalmente en esta zona.

El modelo potencial y el MCVB fueron los que mejor se ajustaron al crecimiento de *O. maya*.

El grupo de edad de dos a cuatro meses, que son los más pequeños y entran en el grupo de organismos sub-legales, presentaron mayor abundancia en los meses de temporada de veda frente a los puertos de Celestún y Sisal, lo que podría indicar una zona importante de reclutamiento y sería de gran importancia continuar con el estudio en esta zona.

Los grupos de cinco a seis y de siete a nueve meses de edad fueron los más abundantes durante los meses de pesca y se presentaron zonas de mayor abundancia frente al puerto de Campeche.

Octopus maya presentó variaciones espacio-temporales en su estructura por edades que están fuertemente influenciadas por los factores ambientales de diferente manera según la edad de los organismos. El coeficiente de atenuación difusa fue la variable con mayor porcentaje explicativo para los organismos de dos a cuatro meses de edad y la temperatura

para los organismos de cinco a trece meses. Estas variaciones influyeron en la distribución por edades a lo largo del área de estudio y del año.

Estas variaciones espacio-temporales encontradas en la estructura poblacional de *O. maya* pueden repercutir en las capturas de las flotas comerciales, por lo que entender su funcionamiento es esencial en la planificación y gestión de las estrategias de conservación, regulación y explotación pesquera, para con ello poder llegar a un manejo sustentable del recurso.

11. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alejo-Plata, M. C., Gómez-Márquez, J. L., Ramos-Carrillo, S., Herrera-Galindo, J. E. 2009. Reproducción, dieta y pesquería del pulpo *Octopus (Octopus) hubbsorum* (Mollusca, Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. 57: 63-78.
- Alford, R. A., y Jackson, G.D. 1993. Do cephalopods and larvae of other taxa grow asymptotically? *The American Naturalist* 141: 717-728.
- Arellano-Torres, A., Pérez-Castañeda, R. y Defeo, O. 2006. Effects of fishing gear on artisanal multispecific penaeid fishery in a coastal lagoon of Mexico: mesh size, selectivity and management implications. *Fisheries Management and Ecology*, 13(5): 309-317.
- Arkhipkin, A. I. 1991. Methods for cephalopod age and growth studies with emphasis on statolith ageing techniques. En: *Squid age determination using statoliths*. (Eds.) P. Jereb, S. Ragonese y S. v. Boletzky. Pp. Proceedings of the international workshop, 9-14 October 1989, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No.1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. 11-17 p.
- Arreguín Sánchez, F. 1992. Growth and seasonal recruitment of *O. maya* on Campeche Bank, Mexico. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 15(2): 31-34.
- Arreguin-Sanchez, F., Solis, M., Sanchez, J. A., Valero, E., y González, M. E. 1993. Age and Growth Study of the Octopus (*Octopus maya*) from the Continental Shelf of Yucatan, Mexico. *Proceedings of the 44th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 44:485-498.
- Arreguín-Sánchez, F., Solís-Ramírez, M. J., y González de la Rosa, M. E. 2000. Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 48(2-3): 323-331.
- Arreguín-Sánchez, F. 2006. Fortalezas y debilidades de la acuicultura en México. En *Pesca, acuicultura e investigación en México*. (Ed.s. S. Avilés-Quevedo y M. Vázquez-Hurtado. Comisión de Pesca, México. pp. 13-33.
- Avila-Poveda, O. H., Montes-Pérez, R. C., Koueta, N., Benítez-Villalobos, F., Ramírez-Pérez, J. S., Jimenez-Gutierrez, L. R., y Rosas, C. 2015. Seasonal changes of progesterone and testosterone concentrations throughout gonad maturation stages of the Mexican octopus, *Octopus maya* (Octopodidae: Octopus). *Molluscan Research* 35(3): 161-172. doi:10.1080/13235818.2015.1045055.
- Avila-Poveda, O. H., Koueta, N., Benítez-Villalobos, F., Santos-Valencia, J., y Rosas, C. 2016. Reproductive traits of *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopoda) with implications for fisheries management. *Molluscan Research* 36(1): 29-44. doi:10.1080/13235818.2015.1072912.

- Balsam, W.L., y Beeson, J.P. 2003. Sea-floor sediment distribution in the Gulf of Mexico. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 50(12): 1421-1444. doi:10.1016/j.dsr.2003.06.001.
- Blancas-García, J.R., López-Rocha, J.A., y Castilla-Ventura, M.A. 2011. Análisis de la Pesquería del Pulpo Rojo (*Octopus maya*) Frente a la Costa de Sisal , Yucatán. Proceedings of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute: 501-507.
- Botello, M., Villaseñor, R., y Rodríguez, F. 2010. Ordenamiento de pesquerías por recursos estratégicos de México. Editado Por M.A. Botello Ruvalcaba, R. Villaseñor Talavera, y F. Rodríguez Moreno. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), México.
- Bourg, N. A., W. J. McShea & D. E. Gill, 2005. Putting a CART before the search: successful habitat prediction for a rare forest herb. Ecology 86: 2793–2804.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., y Schmiegelow, F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157(2-3): 281-300. doi:10.1016/S0304-3800(02)00200-4.
- Boyle, P., y Rodhouse, P. 2005. Cephalopods: Ecology and Fisheries. En Cephalopods: Ecology and Fisheries. Blackwell Publishing Ltd, Garsington Road, Oxford. doi:10.1002/9780470995310.
- Burnham, K. P., y Anderson, D.R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. En Ecological Modelling, 2nd edición. Springer, New York. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004.
- Cabrera, M.A., Ramos-Miranda, J., Salas, S., Flores-Hernández, D., y Sosa-López, A. 2012. Análisis de la estructura poblacional del pulpo rojo (*Octopus maya*) en la península de Yucatán , México. 64 th Gulf and Caribbean Fisheries Institute: 480-485.
- Caddy, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? En Proceedings of the international workshop: Squid age determination using statoliths, 9-14 October 1989. (Eds.) P. Jereb, S. Ragonese y S. v. Boletzky, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, N.T.R.-I.T.P.P. Publ. Especial No. 1, Mazara del Vallo, Sicilia, Italia. pp. 53-66.
- Cailliet, G. M., Smith, W. D., Mollet, H. F. y Goldman, K. J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation,

and growth function fitting. *Environment Biology of Fish.* 77:211-228.

Castellano, I. y Gasca, R., 1996. Eufáusidos (Crustacea: Euphausiacea) de aguas superficiales del Sur Golfo de México (Invierno y Verano 199). *Caribbean Journal of Science*, 32(2): 187-194.

Castilla, J., y Defeo, O. 2005. Paradigm shifts needed for world fisheries. *Science* 309(August): 1324-1325. Available a partir de <http://science.sciencemag.org/content/sci/309/5739/1324.3.full.pdf>.

CONAPESCA. 2013. Anuario estadístico de acuicultura y pesca. México. Available a partir de http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca [accedido 19 mayo 2016].

Cortez, T., González, A. F., y Guerra, A. 1999. Growth of cultured *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Fisheries Research* 40: 81–89.

Cronin, T.W. 2005. The Visual Ecology of Predator-Prey Interactions. En *Ecology of predator-prey interactions*. (Eds.) P. Barbosa y I. Castellanos. Oxford University Press. pp. 105-138.

Cumming, G.S. 2000. Using between-model comparisons to fine-tune linear models of species ranges. *Journal of Biogeography* 27(2): 441-455. doi:10.1046/j.1365-2699.2000.00408.x.

De Rusha, R. H., Forsythe, J.W., y Hanlon, R. T. 1987. Laboratory growth, reproduction and life span of the Pacific pygmy octopus, *Octopus digueti*. *Pacific Science* 41: 104–121.

DOF-SAGARPA. 2014. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo pesquero de pulpo (*O. maya* y *O. vulgaris*) del Golfo de México y Mar Caribe. *Diario Oficial de la Federación*. Available a partir de http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5313841&fecha=11/09/2013.

Domain, F., Jouffre, D., y Caverivière, A. 2000. Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 80: 699–706.

Domínguez-Contreras, J.F. 2011. Reproducción del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Tesis de maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 70 p.

Elith, J., Leathwick, J.R., y Hastie, T. 2008a. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77(4): 802-813. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.

- Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T., y R. Leathwick, J. 2008b. Elith, Leathwick & Hastie A working guide to boosted regression trees - Online Appendices Page 1. *Journal of Animal Ecology* 77(4): 802-13. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., Jeronimo, G., y Capurro-Filigrasso, L. 2013. Thermohaline processes in a tropical coastal zone. *Continental Shelf Research* 69: 101-109. Elsevier. doi:10.1016/j.csr.2013.08.018.
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I.J., y Herrera-Silveira, J.A. 2010. Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Continental Shelf Research* 30(2): 127-137. doi:10.1016/j.csr.2009.10.005.
- Ewing, J.I., Edgar, N.T., Antonie, J.W., 1970. Structure of the Gulf of Mexico and Caribbean sea. *En The sea.* (Ed.) Wiley-Interscience: Maxwell, A. New York, N.Y., 4 (Part 2) 664 pp.
- Forsythe, J. W. 1984. *Octopus joubini* (Mollusca: Cephalopoda): a detailed study of growth through the full life cycle in a closed seawater system. *Journal of Zoology* 202: 393–417.
- Forsythe, J. W., y Toll, R. B. 1991. Clarification of the Western Atlantic Ocean pygmy *octopus complex*: the identity and life history of *Octopus joubini* (Cephalopoda: Octopodinae). *Bulletin of Marine Science* 49: 88–97.
- Forsythe, J.W., and Hanlon, R.T. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology* 98: 369–379.
- Forsythe, J. W. y Heukelem, V. 1987. Growth. *En Cephalopod Life Cycles* (Ed.) Boyle, P. R. Vol. II. Academic Press, London, 135-156 p.
- Fournier D., Archibald C.P. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. *Can J Fish Aquat Sci* 39: 1195–1203.
- Gamboa-Álvarez, M.Á., López-Rocha, J.A., y Poot-López, G.R. 2015. Spatial Analysis of the Abundance and Catchability of the Red Octopus *Octopus maya* (Voss and Solís-Ramírez, 1966) on the Continental Shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Shellfish Research* 34(2): 481-492. doi:10.2983/035.034.0232.
- González y de la Rosa, M., Santos Valencia, J., y Ramirez Solis, M. 1998. Evaluacion del Pulpo (*Octopus maya*) de la Costa Norte de Campeche, Mexico. *Proceedings of the 50th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 55:277-293.

- Gulland, J.A. 1971. Manual de Métodos para la Evaluación de las Poblaciones de Peces. España. Available a partir de <http://www.fao.org/docrep/X5685S/x5685s00.htm#Contents> [accedido 22 febrero 2017].
- Gulland, J. A., y Rosenberg, A. A. 1992. Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Haddon, M. 2001. Modeling and quantitative methods in fisheries. Boca Raton, FL: Chapman-Hall. 406 pp.
- Hartwick, E.B., Robinson, S.M.C., Ambrose, R.F., Trotter, D. y Walsh, M. 1988. Inshore-offshore comparison of *Octopus dofleini* with special reference to abundance, growth and physical condition during winter. *Malacologia* 29: 57–58.
- Hastings, A. 1997. Population biology: Concepts and models. Springer-Verlag. New York, Inc. 220 p.
- Hatfield, E. M. y Rodhouse P. G. 1994. Migration as a source of bias in the measurement of cephalopod growth. *Antarctic Science*, 6(2): 179-184.
- Hernández-Sánchez, A., y de Jesús-Navarrete, A. 2010. Parámetros de crecimiento, mortalidad y tasa de explotación del pulpo *Octopus maya* en Holbox Quintana Roo México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(3): 415-421.
- Hofmann, E.E. y Worley, S.J., 1986. An investigation of the circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 91 (C12).14: 221-236.
- Hyndman, R. J., y Fan, Y. 1996. Sample Quantiles in Statistical Packages. *The American Statistician* 50(4): 361-365.
- Iribarne, O. O. 1991. Intertidal harvest of the Patagonian octopus *Octopus tehuelchus* (d'Orbigny). *Fisheries Research* 12: 375–390.
- ITESM. 2004. Características generales, aspectos oceanológicos y geográficos del pulpo. Available a partir de <http://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/resources/LocalContent/6131/3/PulpoCadenaProductivaVbn.pdf>.
- Jackson, G.D. 1994. Applications and future potential on statolith increments analysis in squids and sepioids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 51: 2612-2625.

- Jackson, G. D., Alford, R. A., y Choat, J. H. 2000. Can length– frequency analysis be used to determine squid growth? An assessment of ELEFAN. *ICES Journal of Marine Science* 57: 948–954.
- Jereb, P. y Roper, C. F. E. 2005. *Cephalopods of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Vol. 1. Chambered Nautiluses and Sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae).* FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes, No 4, Vol. 1. FAO, Rome.
- Johnson J. B., Omland K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19: 101–108.
- Juárez, O. E., Galindo-Sánchez, C. E., Díaz, F., Re, D., Sánchez-García, A. M., Camaal-Monsreal, C., y Rosas, C. 2015. Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467: 71-76. Elsevier B.V. doi:10.1016/j.jembe.2015.02.020.
- Juárez, O. E., Hau, V., Caamal-Monsreal, C., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, D., y Rosas, C. 2016. Effect of maternal temperature stress before spawning over the energetic balance of *Octopus maya* juveniles exposed to a gradual temperature change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 474: 39-45. Elsevier B.V. doi:10.1016/j.jembe.2015.10.002.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235. doi:10.1016/j.fishres.2006.07.002.
- Kauffer, E. F., y Villanueva, C. L. 2011. Retos de la gestión de una cuenca construida: la Península de Yucatán en México. *Aqua-LAC* 3(2): 81-91.
- Lara-Lara, J. 2008. Los ecosistemas marinos. *Capital natural de México I*: 135-159.
- Leite, T. S., Haimovici, M., Mather, J., y Oliveira, J. E. L. 2009. Habitat, distribution, and abundance of the commercial octopus (*Octopus insularis*) in a tropical oceanic island, Brazil: Information for management of an artisanal fishery inside a marine protected area. *Fisheries Research* 98(1-3): 85-91. doi:10.1016/j.fishres.2009.04.001.
- Leporati, S. C. 2009. Fisheries biology and population dynamics of the pale octopus (*Octopus pallidus*). PhD Thesis. University of Tasmania. 1-168 pp.

- López-Rocha, J. A., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B. P., Velázquez-Abunader, I., Castellanos-Martínez, S., y Torreblanca-Ramírez, E. 2012. Use of Length-Frequency Analysis for Growth Estimation of the California Two-Spotted Octopus *Octopus bimaculatus* Verrill 1883 of the Gulf of California. *Journal of Shellfish Research* 31(4): 1173-1181. doi:10.2983/035.031.0428.
- Markaida, U., Méndez-Loeza, I., y Rosales-Raya, M. L. 2016. Seasonal and spatial trends of Mayan octopus, *Octopus maya*, population dynamics from Campeche, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (August): 1-11. doi:10.1017/S0025315416001132.
- Márquez, F., Ré, M., y Ortiz, N. 2006. Evaluación de la conchilla vestigial de *Enteroctopus megalocyathus* como herramienta para la determinación de edad. En XXII Reunión Argentina de ecología. Editado por A.A. de Ecología. Available a partir de http://www.conicet.gov.ar/new_scp/detalle.php?keywords=&id=22441&articulos=yes&detalles=yes&art_id=5048203.
- Martínez-Muñoz, M. A., Fernández, F., Arreguín-Sánchez, F., Ros, J., Ramírez-Murillo, R., Solís-Benites, M. A., y Lloris, D. 2013. Patterns of distribution, temporal fluctuations and some population parameters of four species of flatfish (Pleuronectidae) off the western coast of Baja California. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(5): 861-876. doi:10.2983/035.031.0115.
- Martínez, R., Gallardo, P., Pascual, C., Navarro, J., Sánchez, A., Caamal-Monsreal, C., y Rosas, C. 2014. Growth, survival and physiological condition of *Octopus maya* when fed a successful formulated diet. *Aquaculture* 426-427: 310-317. Elsevier B.V. doi:10.1016/j.aquaculture.2014.02.005.
- Metz, C. E. 1978. Basic principles of ROC analysis. *Seminars in Nuclear Medicine* 8(4): 283-298. Elsevier. doi:10.1016/S0001-2998(78)80014-2.
- Miravall, M .L. 2008. Plan de Manejo y Operación del Comité de Administración Pesquera de Escama y Pulpo: Informe Final.
- Magnusson A., Punt A. E, Hilborn, R. 2013. Measuring uncertainty in fisheries stock assessment: the delta method, bootstrap, and MCMC. *Fish Fish* 14: 325-342.
- Mather, J. A. 1991. Foraging, feeding and prey remains in midden of juveniles *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of Zoology Lond* 224:27-39.

- Millar, R. B., y Fryer, R.J . 1999. Estimating the size-selection curves of towed gears, traps, nets and hooks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 9: 89-116.
- Monreal-Gómez, M. A., Salas-de León, D. A., Velasco-Mendoza, H., 2004. Hidrodinámica del Golfo de México. En: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México* vol. I. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México D.F., pp.
- Nepitia Villanueva, M.R., y Defeo, O. 2001. Crecimiento del pulpo *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda) de la costa de Yucatán, México: Un análisis de largo plazo. *Revista de Biología Tropical* 49(1): 93-101.
- Neter, J., Kutner, M. H., Wasserman, W. y Nachtschien, J. 1996. *Applied linear statistical models*. Chicago, IL: McGraw-Hill/Irwin. 1408 pp.
- Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., y Rosas, C. 2013. Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *Journal of Thermal Biology* 38(1): 14-19. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.09.001.
- Noyola Regil, J., Mascaró, M., Díaz, F., Denisse Re, A., Sánchez-Zamora, A., Caamal-Monsreal, C., y Rosas, C. 2015. Thermal biology of prey (*Melongena corona bispinosa*, *Strombus pugilis*, *Callinectes similis*, *Libinia dubia*) and predators (*Ocyurus chrysurus*, *Centropomus undecimalis*) of *Octopus maya* from the Yucatan Peninsula. *Journal of Thermal Biology* 53: 151-161. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.11.001.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Conf. Proc.* 13: 7-34.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., y Torres Jr., F. 1998. Fishing down the food webs. doi:10.1126/science.279.5352.860.
- Pech-Pool, D., Mascaró-Miquelajáuregui, M., Simões, N., y Enríquez-Ortiz, C. 2010. Ambientes marinos. *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*: 496.
- Pierce, G., y Portela, J. 2013. Fisheries production and market demand. En *Cephalopod Culture*. Editado por J. Iglesias, L. Fuentes, y R. Villanueva. Springer Netherlands. pp. 41-58. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.
- Pérez-Pérez, M., Santos, J., Burgos, R., Wakida, A. 2007. Evaluación de la población de pulpo *Octopus maya* en la Península de Yucatán 2007. Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. Crip Yucalpetén. Doc. Interno 11 p.

- Pérez-Pérez, M., Santos, J., Burgos, R., Espinoza, J.C.. 2008. Evaluación de la población de pulpo *Octopus maya* en la Península de Yucatán 2008. Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. Crip YucaPetén. Doc. Interno 17 p.
- Pérez-Pérez, M., Santos, J., Burgos, R., Wakida A. 2004. Evaluación de la población de pulpo *Octopus maya* en la Península de Yucatán 2004. Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. CRIP YucaPetén. Doc. Interno 13 p.
- Pierce, G., y Portela, J. 2013. Fisheries production and market demand. En *Cephalopod Culture*. Editado por J. Iglesias, L. Fuentes, y R. Villanueva. Springer Netherlands. pp. 41-58.
- Pierce, G.J., y Guerra, A. 1994. Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. *Fisheries Research* 21: 225-285.
- Pierce, G.J., Valavanis, V.D., Guerra, A., Jereb, P., Orsi-Relini, L., Bellido, J.M., Katara, I., Piatkowski, U., Pereira, J., Balguerías, E., Sobrino, I., Lefkadiou, E., Wang, J., Santurtun, M., Boyle, P.R., Hastie, L.C., MacLeod, C.D., Smith, J.M., Viana, M., González, A.F., y Zuur, A.F. 2008. A review of cephalopod-environment interactions in European Seas. *Hydrobiologia* 612(1): 49-70. doi:10.1007/s10750-008-9489-7.
- Quinn, T., y Deriso, R. 1998. *Quantitative Fish Dynamics*. Editado Por O.U. Press.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodhouse, P. G. K., Pierce, G. J., Nichols, O. C., Sauer, W. H. H., Arkhipkin, A. I., Laptikhovskiy, V. V., Lipiński, M. R., Ramos, J. E., Gras, M., Kidokoro, H., Sadayasu, K., Pereira, J., Lefkadiou, E., Pita, C., Gasalla, M., Haimovici, M., Sakai, M., y Downey, N. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: Implications for management of fisheries. En *Advances in Marine Biology*.
- Rosas, C., C. Caamal, R. Cázares, D. Rodríguez, M. Romero, D. Chay. 2006. Manual preliminar para el cultivo del pulpo *Octopus maya*. Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, Yucatán. 36 p.
- Rodríguez-Domínguez, A., Rosas, C., Méndez-Loeza, I., y Markaida, U. 2013. Validation of growth increments in stylets, beaks and lenses as ageing tools in *Octopus maya*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449: 194-199. Elsevier B.V. doi:10.1016/j.jembe.2013.10.001.

- Salas, S., Cabrera, M. A., Palomo, L. E., Bobadilla, F., Ortega, P. H., y Torres, E. 2008. Plan de Manejo y Operación del Comité de Administración Pesquera de Escama y Pulpo. Informe final. México.
- Salas, S., Chuenpagdee, R., Charles, A., y Seijo, J.C. 2011. Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean. En Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean, FAO Fisher. Editado por S. Salas, R. Chuenpagdee, A. Charles, y J.C. Seijo. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, Rome. pp. 1-12.
- Salas, S., Mexicano-Cíntora, G., y Cabrera, M.A. 2006. ¿Hacia donde van las pesquerías en Yucatán? Tendencias, Retos y Perspectivas. Mérida, México.
- Santos-Valencia, J. y Del-Río-Rodríguez, R. 2006. First histological description of the oogenesis in *Octopus maya* from Campeche Bay. World Aquaculture Society Meeting 'WAS', Florence, Italy. May 10–13, 2006.
- Santos-Valencia, J. y Re-Regis, C. 2003. Biología reproductiva del pulpo de costa *Octopus maya* Voss y Solís, 1966 en el sur-oeste de la Península de Yucatán. Technical Report, Centro Regional de Investigaciones Pesqueras 'CRIP', Lerma, Campeche.
- Santos-Valencia, J., Del-Río-Rodríguez, R. y Gómez-Solano, M. I. 2006. Gonadic maturation stages of *Octopus maya* (Voss and Solís, 1966) in the Yucatan Peninsula, Mexico. International Conference on Coastal Ecosystems 'ICCE': Towards an Integrated Knowledge for an Ecosystems Approach for Fisheries. Campeche, Mexico. June 26–29, 2006.
- Semmens, J. M., Pecl, G. T., Villanueva, R., Jouffre, D., Sobrino, I., Wood, J. B., y Rigby, P. R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research* 55: 367-377. doi:10.1071/MF03155.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. 2015. Producción pesquera por especie. Available a partir de http://www.campomexicano.gob.mx/raw_pesca_gobmx/seccionar_especie.php [accedido 14 marzo 2017].
- Solana R., Wakida, A., Solís-Ramírez, M.J., Burgos, R., de Anda, D., Cervera, K., Espinosa, J.C., Mena, R., Mena, C., Ramírez, F., Pisté, J.C., Santos, J., Huchin, M., Seca, M. y Medina, M. 2002. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) durante la temporada de veda 2002. Informe Técnico de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. CRIP Yucalpetén. Documento Interno. 17 p.

- Solís - Ramírez, M. 1962. Contribución al estudio del pulpo (*Octopus vulgaris* Lamarck) de la Sonda de Campeche. Trabs. Divulg. III (24): 1-30 p.
- Solís-Ramírez, M. J. 1967. Aspectos biológicos del pulpo *Octopus maya* Voss y Solis. Instituto Nacional de Investigaciones Biológicas Pesqueras (México), Publicación, Núm. 18: 90 p.
- Solis Ramírez, M.J., y Chávez, E.A. 1986. Evaluación y régimen óptimo de pesca del pulpo en la península de Yucatán, México. Revista Cubana Enfermer 13(3): 1-17. Available a partir de http://scielo.sld.cu/scielo.php?pid=S0864-03192007000100007&script=sci_arttext.
- Solis Ramírez, M.J., y Chávez, E.A. 1986. Evaluación y régimen óptimo de pesca del pulpo en la península de Yucatán, México. Rev Cubana Enfermer 13(3): 1-17.
- Solís-Ramírez, M.J. 1988. El recurso pulpo del golfo de México y el Caribe: Los recursos pesqueros del país. XXV aniversario del Instituto Nacional de la Pesca. ed. SEPESCA, México. 463-478 pp.
- Solís-Ramírez, M. J. 1994. La pesquería del pulpo del golfo de México y Caribe mexicano. Err. Atlas Pesquero y Pesquerías Relevantes de México. C.D. Multimedia. Secretaría de Pesca, INO. CENEDIC. Universidad de Colima, México.
- Solís-Ramírez, M. J., Arreguín-Sánchez, F. y Seijo, J. C. 1997. Pesquería de pulpo de la plataforma continental de Yucatán. En: D. Flores-Hernández, P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo y F. Arreguín-Sánchez (Eds.) Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica, 7: 61-80.
- Tepler, S., Mach, K., Denny, M., 2011. Preference versus performance: body temperature of intertidal snail *Chlorostoma funebris*. Biol. Bull. 220, 107–117.
- Trinidad-Bello, A. 2014. Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por su ajuste. Posgrado Institucional en Ciencias Agropecuarias y Manejo de Recursos Naturales Tropicales. doi:10.13140/RG.2.1.3349.2565.
- Trinidad Bello, A. 2014. Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por su ajuste. Univerisidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. doi:10.1071/MF03155.
- Valavanis, V .D., Pierce, G. J., Zuur, A .F., Palialexis, A., Saveliev, A., Katara, I., y Wang, J. 2008. Modelling of essential fish habitat based on remote sensing, spatial analysis and GIS. En

Hydrobiologia. Editado por V.D. Valavanis. Springer. pp. 5-20. doi:10.1007/s10750-008-9493-y FISH.

Van Heukelem, W. F. 1973. Growth and life-span of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). Journal of Zoology (London, England: 1987) 169: 299–315.

Van Heukelem, W. F. 1983. *Octopus maya*. En: Bole, P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycles. Academic Press, London, 1: 311-323.

Velázquez-Abunader, I., Salas, S., y Cabrera, M. A. 2013. Differential Catchability by Zone, Fleet, and Size: The Case of the Red Octopus (*Octopus maya*) and Common Octopus (*Octopus vulgaris*) Fishery in Yucatan, Mexico. Journal of Shellfish Research 32(3): 845-854. doi:10.2983/035.032.0328.

Villegas-Bárceñas, G., Perales-Raya, C., Bartolomé, A., Almansa, E., y Rosas, C. 2014. Age validation in *Octopus maya* (Voss and Solís, 1966) by counting increments in the beak rostrum sagittal sections of known age individuals. Fisheries Research 152: 93-97. doi:10.1016/j.fishres.2013.08.007.

Voss, G. L. y Solís, M.J. 1966. *Octopus maya*, a new species from the Bay of Campeche. Bulletin of Marine Science, 16: 615-625.

Wakida-Kusunoki, A., Solana-Sansores, R., Solís-Ramírez, M., Burgos-Rosas, R., Cervera-Cervera, K., Espinoza-Méndez, J.C., Mena-Aguilar, R.. 2004. Análisis de la abundancia del pulpo rojo *Octopus maya* en la península de Yucatán. Procedure of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute 55: 450-458 pp.

Walter González, L., Eslava, N., Guevara, F., y Troccoli, L. 2015. Biología y pesquería del pulpo *Octopus vulgaris* (Octopoda: Octopodidae) en las costas del estado Nueva Esparta, Venezuela. Revista de Biología Tropical 63(2): 427-442.

Wang, M., Son, S., y Harding, L. W. 2009. Retrieval of diffuse attenuation coefficient in the Chesapeake Bay and turbid ocean regions for satellite ocean color applications. Journal of Geophysical Research 114(C10): C10011. doi:10.1029/2009JC005286.

Wright-López, H., Arreguín-Sánchez, F., García-Domínguez, F., Holhuín-Quiñónez, O., y Prado-Ancona, D. 2001. Stock assessment for venus clam, *Chione californiensis* (Broderip, 1835) in Ensenada de la Paz, Baja California Sur, México. Journal of Shellfish Research 20(3): 1109-1115.

- Yatsu, A.S., Midorikawa, T., Shimada, y Uozumi, Y. 1997. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in the North Pacific Ocean. *Fish. Res.* 29: 257-270.
- Zambrano, G.L. 1992. Contribución al conocimiento de la mortalidad natural de *Octopus maya* en la plataforma continental de la Península de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México D.F., México.
- Zaval, H.J., Romero-Centeno, R. y Mateos-Jasso, A. 2014. The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years?. *Atmósfera.* 27(3): 317-334.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall. 633 pp.
- Zepeda-Benitez, V., Morales-Bojórquez, E., López-Martínez, J., y Hernández-Herrera, a. 2014. Growth model selection for the jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Biology* 21(3): 231-247. doi:10.3354/ab00596.
- Zhu, L., Li, L., y Liang, Z. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 27(3): 457-467. doi:10.1007/s00343-009-9236-6.