



Universidad Veracruzana

UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS

DOCTORADO EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

Aspectos morfológicos, biológicos y ecológicos del pulpo común del Sistema Arrecifal Veracruzano

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

Doctor en Ecología y Pesquerías

PRESENTA:

M. en C. Roberto González Gómez

BOCA DEL RÍO, VERACRUZ

ABRIL 2021



Universidad Veracruzana

UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS

DOCTORADO EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

Aspectos morfológicos, biológicos y ecológicos del pulpo común del Sistema Arrecifal Veracruzano

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

Doctor en Ecología y Pesquerías

PRESENTA:

M. en C. Roberto González Gómez

COMITÉ TUTORAL:

Director de Tesis

Dr. César Gabriel Meiners Mandujano

Director de Tesis externo

Dr. Unai Markaida Aburto

Asesora

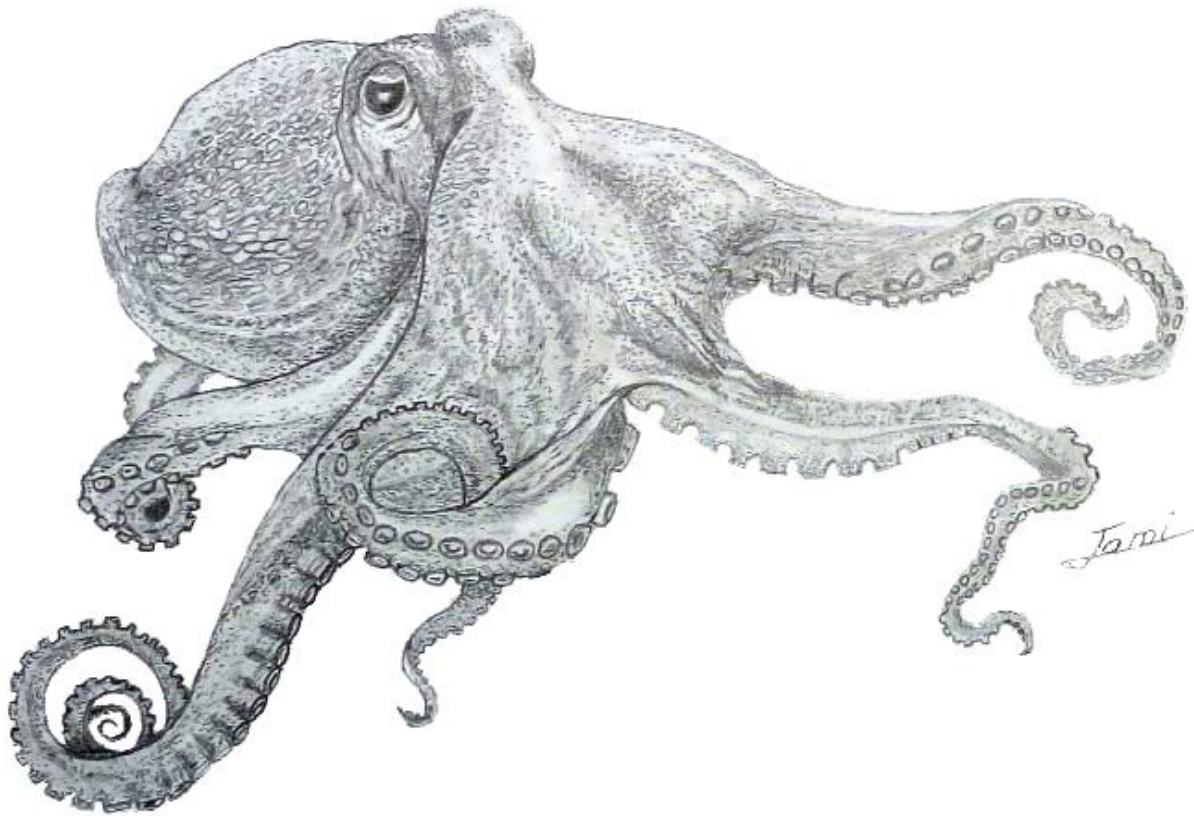
Dra. María de Lourdes Jiménez Badillo

BOCA DEL RÍO, VERACRUZ

ABRIL 2021

“El conocimiento sólo se alcanza con aproximaciones sucesivas”

Pepe Segovia



A los pescadores del Sistema Arrecifal Veracruzano.



Jubentino, Conejo, Fello, Miguel, Servando, Güero, Nene y Pato.

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Posgrado del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la UV, por darme la oportunidad de realizar mi tesis doctoral.

A CONACYT, por el otorgamiento de la beca doctoral con n° 632303/574861.

A PADI Foundation por el financiamiento de parte del trabajo que se incluye en esta tesis.

Al Meiners, por su amistad y los buenos momentos compartidos viajando por México junto a su bonita familia, y por dirigir, además, de la mejor manera posible, esta tesis. Su trato cercano y constante apoyo, tanto en el ámbito profesional como en el personal, hizo de este camino una experiencia memorable.

A Unai, por compartir conmigo su vasto conocimiento con la mayor camaradería y por su hospitalidad cuando he viajado a Campeche.

A Lourdes, por sus consejos para mejorar y llevar a buen término esta tesis y por su apoyo y hospitalidad en el ámbito personal.

A Don Cipri, nuestro querido capitán, que conoce los arrecifes veracruzanos como la palma de su mano, por llevarnos al mar siempre con la mejor disposición y hacer de cada salida una experiencia memorable.

A Miguelón, excelente compañero de buceo, por su apoyo en los cursos impartidos y su sincera amistad.

A los pescadores del Sistema Arrecifal Veracruzano, por enseñarme todo cuanto saben sobre los pulpos de sus arrecifes y apoyarme siempre de forma desinteresada.

A los compañeros del ICIMAP, Germán, Blanca, Gabo, Angelito, Marval, Saraí, Heber, Chamo, ..., por su apoyo, consejos y los buenos ratos compartidos.

A Andrea, núcleo del Posgrado, y a Viole, Belén, Olguita y las demás trabajadoras y trabajadores del ICIMAP y la UV, por mantenerlo todo en orden siempre con una sonrisa.

Al personal docente del ICIMAP-UV, por su apoyo logístico y consejos académicos para mejorar el trabajo, en especial al Dr. Yuri, Dra. Gaby Galindo, Dra. Gaby Athié, Dr. David Salas y Dr. Horacio.

A Ian Gleadall, Fedor Lishchenko, Tatiana Leite, Françoise Lima, Christine Huffard y Álvaro Roura, por atender las preguntas de un neófito y contestarlas con la mayor paciencia posible.

A la familia CEMAC, por su cariño y generosidad y por enseñarnos todas las maravillas del bello estado de Veracruz.

A mis camaradas, Raúl, Juan, Jaime, Oscar, Mac, Wallace, Hombrecillo, Lis, Gloria, ... por apoyarme siempre a pesar de la distancia.

A mi familia, en especial a mi madre, por animarme siempre a formarme en aquello que me apasiona y apoyarme para hacerlo.

A Piedad, mi mujer, por su cariño y apoyo constantes, por elogiar todo lo bueno y señalar lo malo de esta tesis, para ayudarme a mejorarla, porque todo en mi vida es mejor gracias a ella.

RESUMEN

El pulpo se explota como recurso pesquero en aguas veracruzanas de forma comercial desde mediados del siglo pasado. A pesar de su importancia socioeconómica en la región, los estudios dedicados a su biología y ecología son escasos en comparación a los realizados sobre otros recursos. Como consecuencia de este hecho, históricamente, la especie más común en el litoral veracruzano ha sido identificada como *O. vulgaris* con base en trabajos previos realizados en otras localidades. Sin embargo, diversos trabajos han puesto de manifiesto la existencia de un complejo de especies crípticas con grandes similitudes morfológicas respecto a *O. vulgaris* y recientemente se ha reportado la presencia de una de ellas, *O. insularis*, en aguas del Golfo de México. Dada la relevancia que tendría descubrir una posible equivocación en la identificación taxonómica de la especie explotada y las consecuencias derivadas de esto, el presente trabajo aborda el estudio de aspectos morfológicos, biológicos y ecológicos de este taxón con el objetivo de generar un mayor conocimiento sobre el mismo que coadyuve a desarrollar estrategias de manejo apropiadas. En el Capítulo 1 se realiza una detallada descripción morfológica de la especie que sustenta la pesquería del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y se confirma mediante análisis morfológicos que la identidad taxonómica de la misma corresponde a *O. insularis*. En el Capítulo 2 se describe y analiza la estructura y la dinámica reproductiva de la población de *O. insularis* que se explota en el SAV, habida cuenta de que la normativa mexicana actual sólo incluye a las especies *O. vulgaris* y *O. maya* en las regulaciones oficiales, y se discute acerca de la sostenibilidad de la pesquería a la luz de los resultados obtenidos, con un enfoque regional. En el Capítulo 3 se reconoce la necesidad de abordar los estudios poblacionales del recurso a una escala mayor, considerando el supuesto elevado potencial de dispersión de la especie asociado a su fase de paralarva planctónica y se analiza la distribución geográfica del recurso en el Atlántico occidental, con énfasis en el Golfo de México y mar Caribe. Con base en los resultados obtenidos se hipotetiza sobre la existencia de una metapoblación de *O. insularis* en el área del Gran Caribe y se discute sobre la necesidad de abordar los estudios poblacionales de esta especie a nivel de meso- y macroescala.

Palabras clave: pulpo, Sistema Arrecifal Veracruzano, taxonomía, pesquería, ecología.

ABSTRACT

The common octopus of the Veracruz Reef System (VRS) has been targeted as a commercial fishery resource since the 1950's. Despite its socio-economic importance in the region, studies dealing with its biology and ecology are still scarce in comparison with other fishery resources. As a consequence, historically, the common octopus found in the shallow waters of the state of Veracruz has been regarded as *O. vulgaris* based on previous studies conducted in other areas. Nevertheless, several studies have revealed the existence of a cryptic species complex with many morphological similarities in respect to *O. vulgaris* and recently, one of them, *O. insularis*, has been reported for the first time from the waters of the Gulf of Mexico. Given the relevance of the consequences that a possible mistake in the taxonomic identity of the targeted species might have on the fishery management, this thesis embraces the study of morphological, biological and ecological aspects of this taxon with the aim of developing adequate management measures for it. Chapter 1 includes a detailed morphological description of the VRS common octopus and confirms that the taxonomic identity of this taxon corresponds to *O. insularis*, not to *O. vulgaris*, as previously thought, discussing this finding in the light of national fisheries statistics. Chapter 2 describes and analyzes the structure and population dynamics of the *O. insularis*' population that is currently exploited in the VRS given that Mexican management plans currently consider just two octopus species in the official regulations, *Octopus maya* and *Octopus vulgaris*; the chapter further discusses on the sustainability of the fishery based on the obtained results, from a regional perspective. Chapter 3 reckons the need for studying the population dynamics of the species at a broader scale, considering a presumed high dispersal potential linked to its planktonic paralarval phase and analyzes the geographic distribution of the species in the western Atlantic, with emphasis in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. Based on the wide and homogeneous observed distribution of *O. insularis*, a hypothesis is presented about the existence of a metapopulation of the species in the Gulf of Mexico and Greater Caribbean, highlighting the need of studying the population dynamics of this species at meso- and macroscale levels.

Keywords: octopus, Veracruz Reef System, taxonomy, fishery, ecology.

CONTENIDO

Introducción general	1
Antecedentes	6
Hipótesis	13
Objetivos	14
Capítulo 1. Caracterización morfológica del pulpo común del Sistema Arrecifal Veracruzano.....	15
Introducción	16
Material y Métodos	18
Área de estudio	18
Estudio morfológico	19
Análisis estadístico de los datos morfológicos	23
Resultados	24
Diagnosis del pulpo común del SAV	24
Descripción morfológica del pulpo común del SAV	24
Análisis morfológico	33
Discusión	35
Capítulo 2. Dinámica reproductiva y estructura poblacional de <i>O. insularis</i> en el Sistema Arrecifal Veracruzano	42
Introducción	43
Material y Métodos	45
Área de estudio y pesquería	45
Métodos de muestreo y análisis de datos	45
Resultados	47
Composición de las capturas	47
Maduración	48
Proporción de sexos	49
Relaciones talla-peso	49
Estructura de tallas	50

Reclutamiento	51
Talla a la madurez	51
Discusión	55
Capítulo 3. Distribución geográfica de <i>O. insularis</i> en el Atlántico occidental	61
Introducción	62
Material y Métodos	68
Área de estudio	68
Datos de presencia de <i>O. insularis</i>	70
Predictores ambientales	72
El modelo de nicho ecológico	73
El mapa de distribución potencial	74
Validación del mapa de distribución potencial	74
Resultados	75
El modelo de nicho ecológico	75
Proyección del modelo de nicho ecológico al espacio geográfico: mapa de idoneidad de hábitat	77
Búsqueda de observaciones de <i>O. insularis</i> en Naturalista	79
Discusión	82
Conclusiones	95
Bibliografía	97
Apéndice: Clave para diferenciar a <i>O. insularis</i> de especies similares.	117

INTRODUCCIÓN GENERAL

La clase Cephalopoda (“pies en la cabeza”), perteneciente al Phylum Mollusca, comprende un grupo de organismos exclusivamente marinos que en la actualidad incluye a los nautilus (subclase Nautiloidea) y a los pulpos, calamares, sepias y el extraño calamar vampiro (subclase Coleoidea), y que se caracteriza por un notable éxito evolutivo que queda patente en la abundancia y diversidad que presenta, con más de 180 géneros y 700 especies registradas hasta la fecha (Guerra, 2006; Hoving *et al.*, 2014).

Los cefalópodos son un importante componente de las comunidades marinas pues habitan todos los océanos de la Tierra y se han adaptado a una gran diversidad de ambientes, desde fuentes hidrotermales profundas hasta el intermareal, desde latitudes polares hasta el ecuador, y desde hábitats pelágicos hasta una vida ligada al fondo marino (Guerra, 2006). Desde un punto de vista ecológico, estos organismos juegan un papel esencial en las cadenas tróficas ya que transfieren energía desde los niveles tróficos inferiores a los superiores, incluyendo a los depredadores apicales (del inglés *top predators*, Boyle & Rodhouse, 2005).

Entre los cefalópodos, los pulpos bentónicos, incluidos en su mayoría en la familia Octopodidae (orden Octopoda), conforman además una importante pesquería a nivel mundial, cuyas capturas han ido en aumento durante las últimas décadas. Según Sauer *et al.* (2019), la captura total de pulpos reportada a nivel mundial refleja un aumento relativamente constante en los desembarcos, prácticamente doblando su valor en las últimas tres décadas, de 179,042 t en 1980, a 355,239 t en 2014. Estudios recientes han sugerido que este fenómeno puede deberse, en parte, a la plasticidad adaptativa de este grupo de moluscos en relación a las condiciones ambientales (Rodhouse *et al.*, 2014; Doubleday *et al.*, 2016), y en parte a la reducción de las poblaciones de sus principales depredadores, como los escómbridos y los tiburones, debida a la sobrepesca (Pauly *et al.*, 1998; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2010).

En México, el pulpo constituye uno de los recursos pesqueros más importantes, ocupando el décimo puesto en volumen de capturas y el quinto en valor comercial (CONAPESCA, 2018a). En el estado de Veracruz, particularmente, en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), la extracción de pulpo se realiza, por lo menos, desde 1960 (Solís-Ramírez, 1999). En esta pesquería, que aporta alrededor de 74 t anuales (Jiménez-Badillo, 2013), la especie más abundante ha sido

tradicionalmente reportada como *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, a pesar de que hasta el momento su presencia no ha sido confirmada en esta zona mediante ningún estudio taxonómico específico (descripción morfológica o caracterización genética).

Históricamente, se ha considerado a *O. vulgaris* como una especie de amplia distribución, reportada en el mar Mediterráneo, el sur del Océano Índico (Guerra *et al.*, 2010), el Atlántico oriental desde el sur de Inglaterra hasta el sur de África, las Azores, las Islas Canarias y Cabo Verde, las islas de Santa Helena y varias localidades del Atlántico occidental (Mangold, 1998). Sin embargo, diversos autores (p.ej. Söller *et al.*, 2000; Guerra *et al.*, 2010; Amor *et al.*, 2017b) han demostrado, mediante la realización de análisis genéticos, que poblaciones tratadas previamente como *O. vulgaris*, corresponden en realidad a un complejo de especies crípticas que poseen ciertas semejanzas morfológicas con la especie tipo y que tradicionalmente, han sido tratadas como una única especie en la literatura. Esta confusión puede ser explicada, en parte, por el nombre vernáculo que se le atribuyó a *O. vulgaris*: pulpo común (“common octopus”), ya que en muchas partes del mundo se denomina “pulpo común” a la especie más abundante en cada región. Así, si en una región determinada, el pulpo común de la zona se asemejaba morfológicamente, a grandes rasgos, al pulpo común, *O. vulgaris*, este nombre científico le era atribuido también al primero.

A pesar de la existencia de estas semejanzas morfológicas entre especies crípticas, estudios recientes evidencian que éstas pueden diferenciarse con base en características fenotípicas concretas mediante análisis morfológicos y merísticos (Gleadall *et al.*, 2010; Amor *et al.*, 2014; Gleadall, 2016). Como ejemplo, *O. mimus* de la costa occidental de Sudamérica, fue identificado durante décadas como *O. vulgaris* hasta que Guerra *et al.* (1999) lo redescubrieron con base en una caracterización anatómica, morfométrica y merística a partir de organismos adultos (Zúñiga *et al.*, 2014). En este mismo contexto, Gleadall (2016) redescubrió el pulpo común de Asia oriental, hasta entonces considerado como *O. vulgaris* y ahora reconocido como *O. sinensis*. Por último, Leite *et al.* (2008), empleando esta aproximación, reconocieron una serie de características distintivas en el pulpo común de aguas someras del noreste brasileño y describieron la nueva especie *O. insularis* Leite & Haimovici 2008, diferenciándola de *O. vulgaris*. Estos autores argumentan que, a pesar de asemejarse a *O. vulgaris* de forma general, *O. insularis* presenta algunas diferencias, tales como un menor tamaño en la madurez, menor longitud relativa de los brazos, menor número de ventosas

en el brazo hectocotilizado, mayor cálamo, distinta rádula, picos más fuertes y espermátóforos menores (Leite *et al.*, 2008).

En relación con lo anterior, ¿qué implicaciones puede tener no identificar apropiadamente a una especie sujeta a explotación pesquera? Según Garcia-Vazquez *et al.* (2012), reportar de forma incorrecta la identidad de un recurso pesquero puede tener graves consecuencias en relación a las decisiones de manejo del mismo, pues éstas se toman con base en las estimaciones del tamaño del stock y éste depende de las características biológicas propias de la especie. Si una especie se identifica incorrectamente en los desembarcos, este error se trasmite a lo largo de toda la cadena productiva, hasta el consumidor, que adquiere un producto que no se corresponde con el etiquetado que presenta. Así, el error en la identificación, no sólo defrauda al consumidor, sino que puede afectar negativamente a las estimaciones del tamaño del stock si influye en los reportes de los datos de captura que se usan en la administración pesquera (Marko *et al.*, 2004). De esta manera, capturar una especie diferente a la reportada, puede llevar a decisiones de manejo sesgadas y a poner en peligro a largo plazo a las poblaciones explotadas.

Según Pierce & Guerra (1994) y Boyle & Rodhouse (2005), los precursores más importantes para poder realizar un manejo adecuado de un recurso pesquero son: 1) definir la identidad taxonómica de la especie explotada; 2) conocer la estructura poblacional y la dinámica reproductiva del recurso y 3) definir la distribución de la población sujeta a explotación pesquera. Como se ha indicado anteriormente, la importancia de definir la identidad taxonómica de la especie explotada radica en que cada taxón posee una serie de características biológicas intrínsecas que influyen a su vez en la estructura y la dinámica reproductiva de sus poblaciones. Particularmente, la estructura poblacional implica la descripción de parámetros biológicos tales como el número de individuos, la frecuencia de tallas, talla a la madurez, reclutamiento, relaciones tróficas, etc., mientras que los estudios sobre la dinámica reproductiva están dirigidos a comprender los procesos de recuperación y mantenimiento del stock, por lo que comprenderlos permite la elaboración de estrategias para mantener las cuotas de captura en un nivel sostenible, garantizando la viabilidad de la población en las siguientes generaciones (Rodhouse *et al.*, 2014). Así, la información generada a partir de estudios de estructura poblacional y dinámica reproductiva es crítica para el desarrollo de modelos más representativos en pesquerías, siendo herramientas esenciales para un

manejo efectivo de las especies explotadas y la evaluación del impacto sobre el ecosistema (Boyle & Rodhouse, 2005).

Como la mayoría de los cefalópodos, las especies de pulpo sujetas a explotación pesquera típicamente viven sólo uno o dos años (Boyle & Rodhouse, 2005). Sus cortos ciclos de vida, elevadas tasas de crecimiento y escaso solapamiento generacional están asociados con una gran plasticidad en las características de sus ciclos de vida, y una marcada sensibilidad a los cambios ambientales, lo que se refleja en grandes fluctuaciones anuales en su abundancia (Pierce *et al.*, 2008; Rodhouse *et al.*, 2014). En consecuencia, el conocimiento de las relaciones entre los factores ambientales y la distribución de las especies de cefalópodos, también tiene el potencial de mejorar el manejo de sus pesquerías (Ish *et al.*, 2004).

El entendimiento de cómo los cambios ambientales afectan a la dinámica de las poblaciones y la distribución de las especies permite incorporar apropiadamente los datos en la evaluación de los stocks para apoyar al manejo de las pesquerías (Rodhouse *et al.*, 2014). En la mayoría de los casos, desafortunadamente, la evaluación de los stocks sólo incluye el análisis de aquellos factores ambientales que influyen en la dinámica poblacional a nivel de reclutamiento, esto es, el éxito relativo de la reproducción y la contribución hecha a la continuidad de la población; sin embargo, el estudio de los efectos espacialmente explícitos en la distribución y los patrones de migración de los organismos es mucho menos frecuente (Keyl & Wolff, 2008). Además, a efectos del manejo y evaluación de los recursos pesqueros, el límite de los stocks es frecuentemente delineado, inapropiadamente, con base en el área de pesca o en fronteras territoriales, en lugar de en el área de distribución de la especie en cuestión (Cadrin *et al.*, 2013). Este ha sido el caso del pulpo común del SAV (DOF, 2012, 2016) y, a pesar de que esta aproximación puede ser útil para recursos con una capacidad de dispersión limitada, como los pulpos holobentónicos, por ejemplo, *O. maya*, éste no es el caso de las especies merobentónicas, como el pulpo común del SAV (Méndez-Aguilar *et al.*, 2007), pues éstas poseen una fase de paralarva cuya capacidad de dispersión puede ser de cientos de km y, por tanto, se beneficiarían de un análisis a una escala mayor (Link *et al.*, 2011).

La identificación de los stocks de cefalópodos y, por ende, su evaluación apropiada, se complican debido a la confusión taxonómica que existe hoy en día y a la falta de recursos económicos para estudiarla con detalle. Teniendo en cuenta los múltiples ejemplos recientes que existen a nivel mundial sobre la identificación de especies crípticas en lo que se creían pesquerías

constituidas por una sola especie, y habida cuenta de los interrogantes que existen aún sobre este recurso, el presente trabajo pretende responder tres preguntas de investigación específicas: 1) ¿Puede determinarse la identidad taxonómica del pulpo común del SAV con base en características morfológicas y/o patrones de coloración específicos?; 2) ¿Cómo son en la actualidad la dinámica reproductiva y la estructura poblacional de este recurso en el SAV? y 3) ¿Cuál es la distribución del recurso a nivel de meso- y macroescala? Para contestar estas preguntas, este trabajo aborda de una forma integrativa el estudio de aspectos relacionados con la taxonomía, la biología y la ecología de este recurso con vistas a generar mayor conocimiento sobre el mismo.

ANTECEDENTES

El primer trabajo del que se tiene constancia dedicado específicamente al estudio del pulpo en aguas mexicanas someras del Golfo de México (GoM), es el realizado por De la Peña-Méndez (1957), en relación al estudio anatómico y citológico de la especie reportada como *O. vulgaris*. En él se detalla el proceso de disección de los organismos y la descripción de sus órganos internos, incluyéndose algunos dibujos sobre los mismos, sin embargo, desafortunadamente, la autora no explica con qué base taxonómica identificó la especie objeto de estudio.

Al margen de esta importante pero aislada aportación, puede considerarse que la base de los estudios sobre taxonomía y biología de pulpos en aguas mexicanas del Golfo de México (GoM) está en los trabajos del biólogo yucateco Manuel Jesús Solís Ramírez, quien, como trabajador del Instituto Nacional de Pesca y responsable del proyecto “Pulpo del Golfo de México”, dedicó gran parte de su carrera a estudiar estos organismos. A partir de los trabajos previos de Robson (1929), Adam (1937), Pickford (1945) y Voss (1956), Solís identificó morfológicamente a la especie de pulpo más común en la Sonda de Campeche como *O. vulgaris* y describió algunos aspectos de su biología y ecología, aludiendo, sin saberlo, a una característica impropia de dicha especie: un desarrollo embrionario directo, sin fase de paralarva, en el que “los pulpos jóvenes salen directamente de la cápsula” (Solís-Ramírez, 1962). Esta observación se incluyó también en el trabajo realizado por Fuentes-Castellanos *et al.* (1965), quienes colectaron puestas de pulpo en el litoral de la Sonda de Campeche y describieron el desarrollo embrionario de los organismos. En este caso, los autores reconocieron la incoherencia entre sus observaciones y las descripciones de la paralarva propia de *O. vulgaris* publicadas por otros investigadores. Ante esta situación, los autores plantean dos hipótesis: por una parte, proponen “una gran influencia de los factores ecológicos en la determinación de la presencia de desarrollo larvario o desarrollo directo en una misma especie”; y por otra, mencionan: “El título de este trabajo se refiere a la especie *O. vulgaris*, porque es la que nos ha sido posible identificar en los ejemplares muestreados, con la bibliografía taxonómica con que contamos ahora; pero como las conclusiones de nuestras observaciones parecen ser más coincidentes con la especie *O. joubini*, queda abierta la posibilidad de un error, que esperamos muy pronto sea definitivamente resuelto”. Tras meditar sobre esta incongruencia, Solís envió a Voss algunos ejemplares de los pulpos capturados en aguas campechanas, solicitando

el segundo más muestras al advertir la posibilidad de la presencia de una nueva especie (Solís-Ramírez, 1987a). Así, Solís viajó a Miami para reunirse con Voss, y tras realizar un detallado estudio morfológico de los especímenes y reconocer el error en las identificaciones previas, se publicó la descripción de la nueva especie: *O. maya* (Voss & Solís-Ramírez, 1966). A raíz de este trabajo comenzó a considerarse que en las aguas del Golfo de México y mar Caribe la pesquería de pulpo se sustentaba principalmente en dos especies, a saber, *O. vulgaris* y *O. maya* (Voss *et al.*, 1973; Voss, 1986; Solís-Ramírez, 1987b).

En relación a los estudios realizados específicamente en el estado de Veracruz, Mancha Yáñez & Moreno Galdeano (1986), basándose en las claves disponibles en Roper (1978), centraron sus esfuerzos en identificar y describir las especies de octópodos del arrecife de la Isla Lobos, reportando la presencia de dos especies en la zona: *O. vulgaris* y "*O.*" *defilippi*. Los autores concluyen que, dada la abundancia y la talla máxima (140 mm longitud de manto, LM) de la primera especie, podría establecerse una pesquería comercial dirigida a la misma. Destaca así mismo el trabajo de Hernández-Tabares (1993), quien, como punto de partida hacia la reglamentación de la actividad pesquera sobre el recurso pulpo en el SAV, y con base en las claves dicotómicas incluidas en Voss & Solís-Ramírez (1966) y en Roper *et al.* (1984), describió la morfología y la frecuencia de aparición de las distintas especies capturadas en la zona, concluyendo que *O. vulgaris* era la especie dominante, ocupando entre el 85 y el 100% de las capturas comerciales y que, junto a ella, aparecían esporádicamente ejemplares de las especies *O. macropus*, *O. maya* y *O. hummelincki*. Más recientemente, Mota Rodríguez (2004) realizó la caracterización de la pesquería de pulpo en el norte del SAV, concretamente en la Bahía Vergara, concluyendo también que la especie que más se capturaba en la zona era *O. vulgaris*, identificada con base en el antiguo catálogo de cefalópodos de la FAO (Roper *et al.*, 1984).

Como se ha indicado, la identificación taxonómica del pulpo común en el GoM se ha realizado, tradicionalmente, con base en características morfológicas incluidas en las claves dicotómicas publicadas por los teutólogos estadounidenses más reconocidos (p. ej. Gilbert L. Voss y Clyde F. E. Roper). Hasta hace pocos años, las características diagnósticas empleadas en estas claves eran más bien superficiales, pero permitían, no obstante, diferenciar con relativa facilidad las especies descritas hasta ese momento. Así, por ejemplo, todos aquellos especímenes que presentasen brazos robustos y moderadamente cortos, un índice de longitud de la lígula inferior a

2.5, entre 7 y 11 laminillas branquiales, huevos pequeños, de 3 mm o menos, y un tamaño mediano/grande, eran automáticamente catalogados como *O. vulgaris*. El problema relacionado con esto, en muchos casos, radicaba en la imposibilidad de reconocer una nueva especie, considerando únicamente estos caracteres.

A raíz del taller sobre pulpos organizado por el Consejo Asesor Internacional de Cefalópodos (CIAC), celebrado en Phuket, Tailandia, en 2003, se reconocieron graves problemas taxonómicos en el grupo, reflejados en la existencia de numerosas especies descritas inadecuadamente, principalmente, especies comunes de aguas someras con amplia distribución, como *O. vulgaris*, que habían sido nombradas y descritas repetidamente en distintas zonas sin realizar las comparaciones adecuadas, lo que generó una gran confusión con la creación de muchos sinónimos (Hochberg *et al.*, 2005). En concordancia, se determinó la importancia de describir adecuadamente cada taxón, en cada zona de estudio, utilizando caracteres morfológicos, merísticos y ecológicos más específicos, tales como el número de ventosas de cada brazo, la presencia de ventosas agrandadas (y en su caso, su diámetro), la longitud de los estiletes, la forma de los dientes que componen la rádula, los patrones de coloración, las características específicas del hábitat y la distribución del taxón, entre muchos otros (ver Tabla 3 de Hochberg *et al.*, 2005).

El empleo de esta nueva aproximación morfológica en la descripción de organismos durante las últimas dos décadas, aunado al desarrollo de los métodos de análisis molecular, ha resultado en el reconocimiento de más de 150 nuevas especies de pulpo, descubiertas en colecciones de museos, muestreos en campo y en los denominados complejos de especies crípticas (Norman & Hochberg, 2005), a saber, aquellas que muestran una gran similitud morfológica con otra/s descritas previamente (Vecchione *et al.*, 2005). Existen diversos ejemplos de complejos de especies crípticas descubiertos en los últimos años (p. ej. Norman, 1992), pero posiblemente, debido a su gran importancia como recurso pesquero, el más importante de ellos sea precisamente el que concierne a la especie *O. vulgaris* (Norman *et al.*, 2016). Entre las especies reconocidas previamente bajo el nombre de *O. vulgaris*, se encuentran actualmente: *O. mimus* (Guerra *et al.*, 1999), *O. insularis* (Leite *et al.*, 2008), *O. sinensis* (Gleadall, 2016), y la más reciente redesccripción, *O. americanus* (Avendaño *et al.*, 2020).

En relación a este complejo de especies crípticas, a raíz del trabajo de Flores-Valle (2010), en el que se abordó el estudio morfológico y genético de distintas especies de las costas mexicanas,

comenzó a sospecharse que el pulpo común del SAV podría no ser *O. vulgaris*, ya que los análisis genéticos reflejaron, por una parte, una relación parafilética entre ambos clados y, por otra, una escasa distancia genética entre secuencias del pulpo común del SAV y secuencias de *O. insularis* de Brasil. A pesar de ello, el autor mantuvo la identidad taxonómica de los ejemplares veracruzanos como *O. vulgaris* por encontrar una “congruencia evidente” con dicha especie en los caracteres morfológicos analizados.

Recientemente, Flores-Valle *et al.* (2018), retomaron los análisis genéticos de muestras de pulpos del SAV y concluyeron que 11 muestras que habían sido morfológicamente identificadas *a priori* como *O. vulgaris*, correspondían genéticamente a la especie *O. insularis*. De esta manera, los autores probaron la presencia de *O. insularis* en la pesquería del SAV, apoyando las observaciones previas de Lima *et al.* (2017) sobre la existencia de la especie en aguas tropicales, concretamente en el mar Caribe; no obstante, los autores hacen hincapié en la necesidad de realizar una descripción morfológica detallada del pulpo común del SAV, con el objetivo de poder hacer comparaciones morfológicas adecuadas con las descripciones de *O. insularis* y de *O. vulgaris s.s.*

La importancia del pulpo como recurso pesquero en las aguas mexicanas del GoM comenzó a reconocerse a mediados del siglo pasado (Solís-Ramírez, 1987a). Según este autor, las capturas regulares de pulpo empezaron en los puertos campechanos de Champotón y Seybaplaya, y a partir de 1972, comenzaron a registrarse las estadísticas de pesca del recurso de forma regular, tras la creación de la Oficina de Pesca de Isla Arena. Dada la importancia del recurso en volumen de capturas, y con vistas a llevar a cabo un adecuado manejo del mismo, comenzaron a realizarse muestreos biológicos en por lo menos seis puertos de descarga, en los estados de Campeche (Champotón, Seybaplaya y Campeche), y Yucatán (Celestún, Sisal y Telchac Puerto). Con base en los muestreos biológicos realizados entre 1977 y 1986, que comprendieron 80,384 ejemplares e incluyeron la determinación del sexo, estadios de madurez gonadal de las hembras, medición de la longitud total y del manto y el peso total de cada organismo, se realizaron estudios de estructura poblacional y dinámica reproductiva (Solís-Ramírez & Chávez, 1986) y se establecieron las primeras medidas de manejo para el pulpo en aguas del GoM correspondientes a la talla mínima de captura (110 mm LM) y la veda temporal del recurso (16 diciembre-31 julio) (Solís-Ramírez, 1987a).

Según Solís-Ramírez *et al.* (1995), a pesar de que el aprovechamiento comercial de pulpo tuvo su origen en aguas adyacentes al estado de Campeche en los años 50, una década más tarde, como resultado de la construcción de la carretera que une el sureste del país con el resto de la República, se abrieron además los mercados de Tabasco, Veracruz y México, D. F., lo que incentivó el aprovechamiento del recurso en el estado de Veracruz. La importancia que adquirió la explotación del pulpo en el ámbito regional veracruzano durante los siguientes años determinó la necesidad de estudiar la estructura de su población y su dinámica reproductiva con el fin de fijar las bases científicas para su correcta administración en el SAV, pues se reconocieron ciertas discrepancias respecto a la pesquería de la Península de Yucatán, como el uso de distintos artes de pesca, distinta morfología del fondo marino y distintas características biológicas en la especie explotada (Jiménez-Badillo & Castro-Gaspar, 2007; Jiménez-Badillo *et al.*, 2008b; Jiménez-Badillo, 2013).

En este contexto cabe mencionar los trabajos de Díaz Álvarez (2008, 2011), en los que se abordó el estudio de la edad y el crecimiento del pulpo común del SAV como primera aproximación en los estudios poblacionales del recurso; no obstante, en esta línea de trabajo destaca el estudio de Jiménez-Badillo *et al.* (2008b) sobre madurez gonádica del pulpo, en el que reportaron que la reproducción del pulpo en el SAV se presenta principalmente en invierno (enero a marzo) y la puesta se extiende hasta julio y agosto, observándose dos picos importantes de madurez en los machos, uno en agosto-septiembre y otro en diciembre-enero. Los autores reportaron asimismo que, en promedio, la mayoría de los machos alcanzan la madurez sexual a 110 mm LM y 700 g de peso total (PT), mientras que las hembras lo hacen a 140 mm LM y 1,400 g PT. **Los resultados de este trabajo sentaron las bases para el establecimiento de medidas de manejo específicas para el pulpo común del SAV (Jiménez-Badillo, 2012), como la talla mínima de captura o las vedas temporales de pesca del recurso, que fueron publicadas posteriormente en el Diario Oficial de la Federación (DOF, 2012, 2016).** No obstante, a raíz del registro de Flores-Valle *et al.* (2018) sobre la presencia de *O. insularis* en la pesquería del SAV y la comparación de los resultados de Jiménez-Badillo *et al.* (2008b) con lo reportado por Lima *et al.* (2014b) en relación a la biología de dicha especie en Brazil, se advirtieron grandes diferencias en importantes parámetros biológicos, como la talla a la madurez, que invitan a abordar de nuevo el estudio de la estructura poblacional y la dinámica reproductiva del recurso en el SAV, habida cuenta, además, de las dos décadas que han



pasado desde que se realizó el estudio original, pudiendo haber tenido lugar cambios significativos en la población desde entonces relacionados con la presión pesquera.

En relación a la ecología y la distribución del pulpo en aguas veracruzanas, el estadounidense J. W. Tunnell realizó su tesis doctoral sobre la distribución ecológica y geográfica de los moluscos de los arrecifes Lobos y Enmedio, en el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan y el Sistema Arrecifal Veracruzano, respectivamente, reportando la presencia de *O. vulgaris* en ambas localidades (Tunnell, 1974). Según el autor, era común encontrar a esta especie refugiada en oquedades del entramado arrecifal y en las praderas de pasto marino (*Thalassia* sp.) de la laguna arrecifal, especialmente en cabezos coralinos del género *Pseudodiploria*. Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa (2002) respaldan estas observaciones indicando que la captura de pulpo en el litoral veracruzano se produce fundamentalmente en los bajos o lagunas arrecifales y en la parte externa de las crestas arrecifales a profundidades que van desde 0 hasta los 5 m, y además, en diversas áreas rocosas de poca profundidad ubicadas sobre la línea de costa a través de todo el estado. En línea con la observación sobre los hábitos someros del recurso, Oviedo-Pérez *et al.* (2003) mencionan que el Instituto Nacional de Pesca realizó campañas de pesca exploratoria en el SAV a profundidades de entre 20 y 40 m con el objetivo de localizar concentraciones importantes de pulpo fuera de las zonas arrecifales, concluyendo, que éstas no fueron fructíferas. Según Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa (2002), en el sistema arrecifal Lobos-Tuxpan los arrecifes de importancia en la captura de pulpo son Tuxpan, Tanhuino y al norte, Isla Lobos; mientras que en el SAV, de los más de 20 arrecifes que lo forman, por lo menos 10 son de importancia en la captura de pulpo, destacándose en el SAV parte norte los arrecifes Blanquilla, Anegada de Adentro, Pájaros, Hornos y Galleguilla, mientras que en el SAV parte sur destacan Anegada de Afuera, Rizo, Isla de En medio, Cabezo, y Chopas. Finalmente, atendiendo de manera más específica a la distribución del recurso dentro de los propios arrecifes, Jimenez-Badillo (2010) identificó un total de 23 áreas de pesca de pulpo en los arrecifes de la zona sur del SAV y presentó la distribución espacial y temporal del recurso como información de gran utilidad para el manejo del recurso a escala local.

Considerando que tradicionalmente el pulpo común del SAV ha sido identificado como *O. vulgaris*, es comprensible que no se haya abordado más frecuentemente el estudio de su distribución con trabajos específicos, pues diversos autores habían reportado ya una distribución

mundial en aguas templadas y tropicales para esta especie (p. ej. Roper *et al.*, 1984). No obstante, la hipótesis planteada por Flores-Valle *et al.* (2018) sobre la posibilidad de que la pesquería de pulpo del SAV esté basada en *O. insularis* y no en *O. vulgaris*, obliga a atender esta cuestión con mayor detenimiento. En este contexto, las palabras de Oviedo-Pérez *et al.* (2003) reflejaban ya la importancia de abordar este asunto: “Si la zona de distribución del pulpo fuera solamente la laguna y cresta arrecifales (hasta 3 m de profundidad), por la forma en que se explota, el pulpo debería haber desaparecido del SAV. Sin embargo, es una pesquería que se ha mantenido por más de 50 años. Esto parece indicar que en la parte profunda de los arrecifes o bien, fuera de ellos, deben encontrarse zonas de reproducción y crecimiento que permiten que en los arrecifes siempre haya más pulpos, que llegan a ocupar incluso, las mismas oquedades en donde antes fueron capturados otros pulpos”.

HIPÓTESIS

En relación con los interrogantes planteados anteriormente se contrastaron las siguientes hipótesis:

- 1) La identidad taxonómica del pulpo común del SAV puede reconocerse con base en características morfológicas y merísticas concretas, así como a través de patrones de coloración específicos.
- 2) Las tallas mínimas de captura legal para el pulpo común del SAV vigentes en la normativa actual no son consistentes con la biología de la población que se explota en la actualidad.
- 3) La distribución geográfica de la especie de pulpo más explotada en el SAV comprende gran parte del Gran Caribe.



OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la morfología, estructura poblacional, dinámica reproductiva y la distribución del pulpo común que se captura en el Sistema Arrecifal Veracruzano con el fin de generar información útil para el manejo de este recurso pesquero.

Objetivos específicos

- Realizar una exhaustiva descripción morfológica comparativa del pulpo común del SAV e identificarlo taxonómicamente con base en análisis morfológicos y merísticos, y con patrones de coloración específicos.
- Determinar la estructura poblacional y la dinámica reproductiva de *O. insularis* en el SAV durante un ciclo anual.
- Analizar la distribución geográfica de *O. insularis* en el Atlántico occidental con relación a distintas variables ambientales y sus implicaciones para el manejo de la pesquería.



CAPÍTULO 1

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

PUBLICACIÓN ASOCIADA A ESTE CAPÍTULO:

González-Gómez R, Barriga-Sosa IDLA, Pliego-Cárdenas R, Jiménez-Badillo L, Markaida U, Meiners-Mandujano C, Morillo-Velarde PS. 2018. An integrative taxonomic approach reveals *Octopus insularis* as the dominant species in the Veracruz Reef System (southwestern Gulf of Mexico). PeerJ 6:e6015 DOI 10.7717/peerj.6015

CONGRESO:

Autores: **González-Gómez, R.**, Barriga-Sosa, IDLA., Pliego-Cárdenas, R., Morillo-Velarde, PS., Jiménez-Badillo, L., Markaida, U. & Meiners-Mandujano, C.

Título: The common octopus of the Veracruz Reef System (southwestern Gulf of Mexico) is *Octopus insularis*: morphological and genetic evidence.

Tipo de participación: Póster.

Congreso: Cephalopod International Advisory Council Conference (CIAC) 2018.

Lugar y fecha de celebración: St. Petersburg, Florida, EE. UU., 12-16 noviembre de 2018.

1. Introducción

Varias de las pesquerías dirigidas sobre pulpo tienen una elevada importancia económica a nivel local (Jimenez-Badillo, 2010; Rosas *et al.*, 2014) y a pesar de ello, en muchos casos, la identidad taxonómica de las especies objetivo se desconoce o se asume porque las estadísticas oficiales no diferencian las distintas especies capturadas (Domínguez-Contreras *et al.*, 2018). Actualmente, las estadísticas pesqueras de la FAO incluyen únicamente cuatro especies de pulpo: *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, *O. maya* Voss & Solís-Ramírez, 1966, *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798) and *E. moschata* (Lamarck, 1798), siendo clasificadas las demás como “pulpo no identificado” (Norman *et al.*, 2016). Sin embargo, dado que muchos stocks pesqueros se encuentran cercanos al colapso, el interés comercial por la explotación de los cefalópodos está aumentando a nivel mundial. Por tanto, dado el creciente interés por las pesquerías de cefalópodos, la necesidad de un riguroso conocimiento taxonómico es ahora de gran relevancia (Norman & Hochberg, 2005). En México, este problema es particularmente importante porque es el primer productor de pulpo en el continente americano (Norman & Finn, 2016).

La dificultad para determinar correctamente la identidad taxonómica de muchas especies de pulpo radica parcialmente en la existencia de complejos de especies que presentan notables similitudes morfológicas (Norman, 1992; Roper *et al.*, 2015; Gleadall, 2016; Amor *et al.*, 2017b) y que son tratadas actualmente como “*vulgaris*”, “*macropus*” y “*defilippi*”, todos ellos nombres específicos que con seguridad incluyen varias especies (Norman & Hochberg, 2005). Por otro lado, el género *Octopus* ha sido empleado con frecuencia para incluir a la gran mayoría de pulpos de aguas someras descritos hasta la fecha, incluyendo muchos taxa “no clasificados” (Norman & Hochberg, 2005; Norman *et al.*, 2016). Sin embargo, diversos estudios moleculares recientes han demostrado que el género *Octopus* es polifilético y contiene varios clados diferentes y divergentes (Guzik *et al.*, 2005; Acosta-Jofré *et al.*, 2012; Ibáñez *et al.*, 2020). En este trabajo el género *Octopus* se usa en referencia al “complejo de especies *O. vulgaris*” y taxa cercanos *sensu* Norman *et al.* (2016). El “complejo de especies *O. vulgaris*” comprende actualmente a la especie tipo del grupo, *O. vulgaris sensu stricto* (*s.s.*), presente en el mar Mediterráneo y el Atlántico oriental, y a otros cuatro “tipos”, presentes en distintas regiones: tipo I (océano Atlántico centro-occidental tropical), tipo II (Atlántico sur-occidental subtropical), tipo III (Sudáfrica y Océano Índico sur) y tipo IV

(Asia oriental subtropical y templada) (Norman *et al.*, 2016; Amor *et al.*, 2017b). El representante de este complejo en aguas mexicanas del Atlántico, *O. vulgaris* tipo I, tiene gran valor pesquero, con capturas anuales de alrededor de 7000 t durante los últimos 10 años (CONAPESCA, 2018).

A pesar de las similitudes en estas taxa, durante los últimos años se han descrito nuevas especies como *O. insularis* Leite & Haimovici, 2008 y *O. tayrona* Guerrero-Kommritz & Camelo-Guarin, 2016; como consecuencia, ahora se sabe que, en realidad, el nombre *O. vulgaris* tipo I comprende varias especies, aunque la mayoría de las ellas aún han de ser diferenciadas empleando caracteres morfológicos y merísticos (Amor *et al.*, 2017b). Recientemente, una evaluación realizada en diferentes regiones del Atlántico occidental tropical reveló que diversos especímenes, procedentes de la pesca comercial e identificados como *O. vulgaris*, estaban clasificados incorrectamente, siendo en realidad *O. maya* y *O. insularis*, poniendo de manifiesto las identificaciones incorrectas que a menudo se hacen de estos productos pesqueros (Lima *et al.*, 2017). La correcta identificación de los organismos es necesaria para monitorear la biodiversidad a cualquier nivel (Vecchione & Collette, 1996) y es particularmente importante en el caso de las especies explotadas comercialmente porque permite el manejo efectivo de sus stocks al considerar características biológicas específicas y por ende, definir propuestas de conservación particulares para prevenir la sobreexplotación (Ward, 2000; Lima *et al.*, 2017).

La identificación sesgada de las especies del género *Octopus* ha sido atribuida a un parecido externo general así como a patrones epiteliales y de coloración similares (Norman & Hochberg, 2005). Sin embargo, a pesar de la similitud morfológica superficial presente en las especies que conforman el “complejo *O. vulgaris*”, estudios recientes han demostrado que incluso especies cercanas pueden ser diferenciadas con base en diferencias fenotípicas concretas (Huffard & Hochberg, 2005; Leite *et al.*, 2008; Gleadall, 2016). Recientemente, Amor *et al.* (2017b) realizaron el mayor estudio con base morfológica y molecular del “complejo de especies *O. vulgaris*” y evidenciaron que todos los miembros del grupo podían ser diferenciados entre sí con base en análisis morfológicos en los que los caracteres sexuales masculinos resultaron ser un indicador más fiable que los femeninos para las diferenciaciones a nivel de especie. Tal y como indican Pomiankowski & Moller (1995), los caracteres sexuales (p. ej. el brazo hectocotilizado), son normalmente más variables fenotípicamente que los no sexuales entre taxa cercanos, lo que los convierte en caracteres ideales para diferenciar entre especies (Amor *et al.*, 2017b).

En el suroeste del Golfo de México, la importante pesquería artesanal de pulpo que opera en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) ha sido históricamente atribuida a *O. vulgaris* (Jiménez-Badillo & Castro-Gaspar, 2007; Méndez-Aguilar *et al.*, 2007; Jiménez-Badillo *et al.*, 2008b). Sin embargo, Flores-Valle *et al.* (2018) determinaron la presencia de *O. insularis* en el SAV y sugirieron que el pulpo común de este sistema podría no ser *O. vulgaris* sino *O. insularis*, originalmente descrito en Brasil. Los sesgos asociados a un enfoque único cuando se trata de determinar el estatus de un taxón determinado pueden evitarse empleando una aproximación taxonómica integrativa, que pretende delimitar la diversidad natural desde perspectivas múltiples y complementarias (Dayrat, 2005). Esta aproximación evita los sesgos asociados con líneas de evidencia individuales, aumentando la información sobre la que se prueban las hipótesis taxonómicas (Chesters *et al.*, 2012). En concordancia, el objetivo de este capítulo fue realizar una exhaustiva descripción del pulpo común del SAV siguiendo una aproximación taxonómica integrativa para esclarecer su estatus taxonómico mediante análisis morfológicos y genéticos (los análisis genéticos fueron realizados por la Dra. Irene de los Angeles Barriga-Sosa y el Dr. Ricardo Pliego-Cárdenas, en la Ciudad de México, por lo que en el cuerpo de este capítulo se incluirá únicamente lo referente a los análisis morfológicos; para más información consultar González-Gómez *et al.*, 2018).

2. Material y métodos

2.1 Área de estudio

El área de estudio se enmarca en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, localizado en el suroeste del Golfo de México, en la costa de Veracruz, entre los 19.04–19.26° N y los 95.77–96.20° W, que incluye 50 arrecifes (25 emergidos y 25 sumergidos) en un área de 65,516 ha (DOF, 2012, 2017; Liaño-Carrera *et al.*, 2019). Un total de 52 pulpos fue seleccionado al azar en las capturas de la pesquería artesanal entre mayo y noviembre de 2017. Todos los especímenes fueron colectados mediante buceo libre, a mano o usando un gancho, en aguas someras (hasta 5 m de profundidad) de la laguna arrecifal y áreas adyacentes de ocho arrecifes del SAV: Enmedio, Anegada de Afuera, Anegada de Adentro, Cabezo, Chopas, Verde, Pájaros e Ingenieros (Fig. 1.1). Se seleccionaron estos arrecifes para tener buena representación muestral de los subsistemas

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

arrecifales norte y sur, localizados frente a la ciudad de Veracruz y la localidad de Antón Lizardo, respectivamente, y divididos por la desembocadura del río Jamapa (Horta-Puga, 2003). Las características oceanográficas de esta zona están determinadas por el “Agua Común del Golfo”, con una salinidad media de 36.5 PSU y temperaturas de entre 21.2 y 30.0 °C (Mateos-Jasso *et al.*, 2012). El hábitat bentónico de la zona de estudio se caracteriza por la presencia de numerosos parches de pastos marinos, arena, cascajo coralino, diversas especies de macroalgas, colonias aisladas de corales masivos y ramificados y un subyacente basamento rocoso constituido por restos de *Porites porites* (Pallas, 1766) mezclado con *Siderastrea radians* (Pallas, 1766) y *Pseudodiploria clivosa* (Ellis & Sollander, 1786) (Chávez *et al.*, 2007).

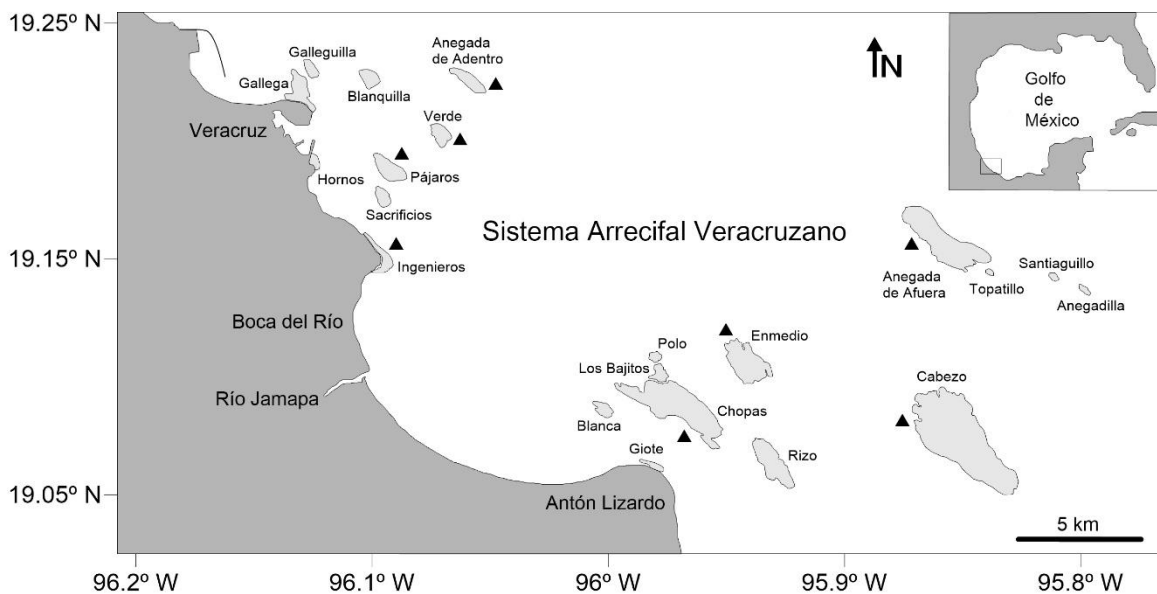


Figura 1.1. Mapa del Sistema Arrecifal Veracruzano, suroeste del Golfo de México. Los triángulos negros representan los sitios de colecta (los especímenes fueron capturados en la laguna arrecifal y áreas adyacentes).

2.2 Estudio morfológico

Los especímenes empleados en el estudio morfológico fueron mantenidos en frío dentro de bolsas zip-lock durante 48 h, después fijados en formalina 10 % durante una semana y finalmente conservados en etanol 70 % tras ser lavados con agua corriente. Las mediciones e índices empleados en la descripción son los propuestos por Roper & Voss (1983) y por Norman *et al.* (1997), con la excepción del Índice de la longitud del brazo (ILB), definido aquí como la longitud

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

del brazo más largo como porcentaje de la longitud total (LT) (no de la longitud dorsal del manto), y del conteo de las ventosas, que incluye todas las ventosas de los brazos intactos, en lugar de únicamente las de la mitad basal de los brazos. La terminología reproductiva empleada se basó en Huffard & Hochberg (2005). La profundidad umbrelar de los sectores B, C y D corresponde al valor medio de los lados izquierdo y derecho. En la figura 1.2 se ilustra la orientación, numeración de los brazos y términos morfológicos empleados en este capítulo. En la tabla 1.1 se indican las medidas e índices considerados.

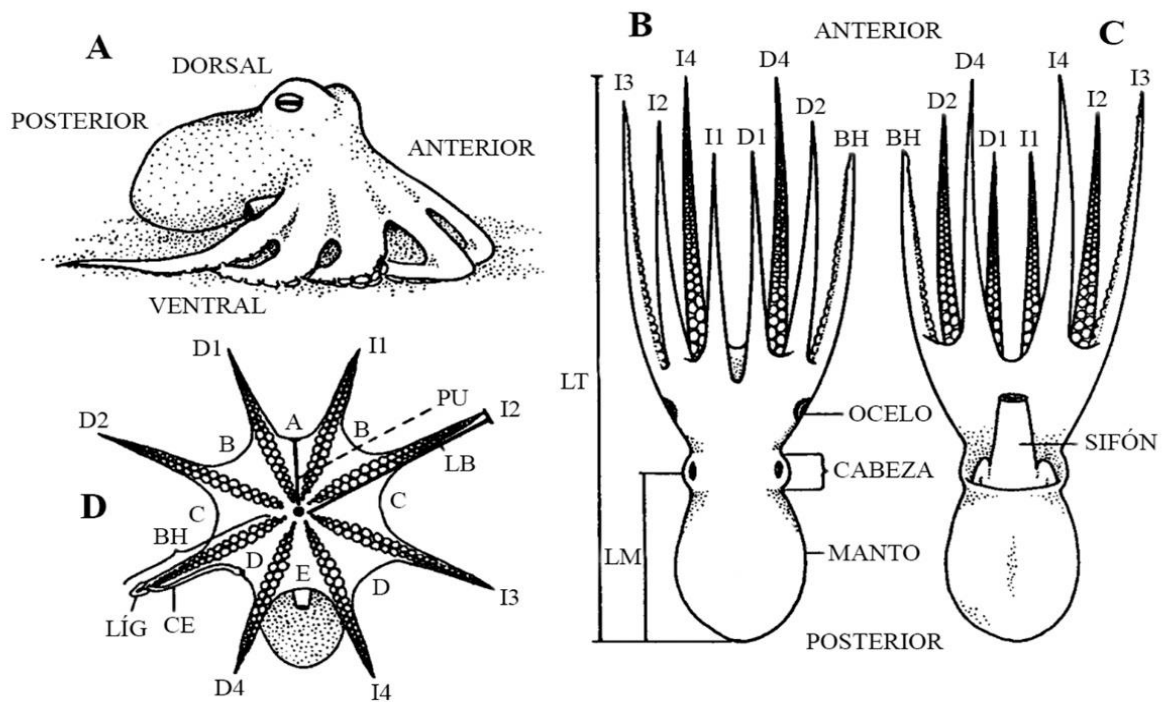


Figura 1.2. Orientación, terminología y medidas empleadas en la descripción morfológica del presente capítulo. Abreviaturas: LÍG, lígula; CE, canal espermatofórico; BH, brazo hectocotilizado; LB, longitud del brazo; PU, profundidad umbrelar; LM, longitud del manto; D#, brazo derecho #; I#, brazo izquierdo #; A-E, sector umbrelar A-E. Modificado de Norman & Sweeney (1997).

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

Tabla 1.1. Abreviaturas de las medidas e índices empleados.

PT	Peso total
LT	Longitud total
LM	Longitud dorsal del manto
IAM	Índice del ancho del manto (ancho del manto/LM * 100)
IBM	Índice brazo-manto (LM/longitud del brazo más largo * 100)
IAC	Índice del ancho de la cabeza (ancho de la cabeza/LM * 100)
LB	Longitud del brazo (de los brazos intactos, medido desde la boca hasta el extremo del brazo sobre la línea de ventosas)
ILB	Índice de la longitud del brazo (longitud del brazo/LT * 100)
AB	Ancho del brazo
IAB	Índice del ancho del brazo (ancho del brazo en el punto más amplio del brazo más fuerte/LM * 100)
NVB	Número de ventosas del brazo
NVBH	Número de ventosas del brazo hectocotilizado
NLB	Número de lamelas branquiales (incluyendo la lamela terminal)
ILS	Índice de la longitud del sifón (longitud del sifón/LM * 100)
LBH	Longitud del brazo hectocotilizado
ILBH	Índice de la longitud del brazo hectocotilizado (LBH/LM * 100)
IBO	Índice del brazo opuesto (longitud del brazo hectocotilizado como porcentaje de la de su pareja en el lado opuesto)
LL	Longitud de la lígula
ILL	Índice de la longitud de la lígula
LC	Longitud del cálamo
ILC	Índice de la longitud del cálamo
DVn	Diámetro de las ventosas normales
IDVn	Índice del diámetro de las ventosas normales (diámetro de la mayor ventosa normal/LM * 100)
DVa	Diámetro de las ventosas agrandadas

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

IDVa	Índice del diámetro de las ventosas agrandadas (diámetro de la mayor ventosa agrandada/LM * 100)
DLO	Diámetro de la lente ocular
IDLO	Índice del diámetro de la lente ocular (DLO/LM * 100)
PU	Profundidad umbrelar
IPU	Índice de la profundidad umbrelar (PU/LM * 100)
LOT	Longitud del órgano terminal
ILOT	Índice de la longitud del órgano terminal (TOL/LM * 100)
LEs	Longitud del espermatóforo
ILEs	Índice de la longitud del espermatóforo (Les/LM * 100)

En total, se registraron las características morfológicas de 52 especímenes. Sin embargo, los datos morfológicos y merísticos incluidos en la sección de resultados corresponden únicamente a los especímenes submaduros y maduros (estadios de madurez II-IV, n= 18, Leite *et al.*, 2008; Guerra *et al.*, 2010), porque en los inmaduros, los conteos y mediciones relativas (como el número de ventosas y la longitud de los brazos en relación con el manto) sufren cambios considerables durante las primeras etapas del crecimiento, invalidando su utilidad como caracteres diagnósticos (Norman *et al.*, 1997).

Las pequeñas estructuras (lígula, cálamo, rádula, espermatóforos y huevos) fueron medidas con ayuda de un micrómetro ocular en un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi 2000-C). Todas las medidas se expresan en milímetros y los pesos en gramos a no ser que se indique lo contrario.

El sexo de los especímenes fue determinado mediante la observación de los órganos internos y el estadio de madurez clasificado como: I (inmaduro), II (madurando), III (maduro) y IV (post-maduro), con base en la escala macroscópica para los estadios de madurez gonádica propuesta por Lima *et al.* (2014).

El tracto digestivo y los órganos reproductivos fueron disectados en algunos especímenes para su examen y descripción. Se tomaron fotografías de los mismos empleando una cámara digital (Nikon D90) y a partir de ellas, se realizaron ilustraciones digitalizadas en Adobe Photoshop CS6. Los picos y la rádula fueron fotografiados tras limpiarse con una solución saturada de hidróxido de sodio (NaOH).

2.3 Análisis estadísticos de los datos morfológicos

Ciertas observaciones preliminares sugirieron la existencia de diferencias morfológicas entre el pulpo común del SAV y *O. vulgaris s.s.* Para investigar a detalle estas diferencias, se realizó un análisis multivariado en PRIMER 7 v7.0.13, comparando los datos obtenidos del pulpo común del SAV con información publicada sobre *O. insularis* y *O. vulgaris s.s.* en Leite *et al.* (2008) y Amor *et al.* (2017b) respectivamente. En total, 10 caracteres morfológicos fueron incluidos en una matriz de datos correspondiente a los tres taxa; estos fueron: IAC, ILC, ILL, IDVa, ILBH, NVBH, ILS, IAM, IPU e ILOT. El análisis de los caracteres morfológicos se limitó a los machos para maximizar el número de índices y conteos empleados, teniendo en cuenta que la morfología de éstos ha resultado ser un mejor indicador a nivel específico que la femenina (Amor *et al.*, 2017b). Dado que este tipo de análisis no puede realizarse con datos faltantes, y que, en algunos casos, las mediciones no pudieron realizarse por las condiciones del individuo, los datos faltantes fueron reemplazados por el valor medio de cada carácter para cada taxón. Así mismo, los caracteres morfológicos fueron estandarizados a media cero y desviación estándar unitaria (normalización), permitiendo así la comparación de caracteres a pesar de presentar éstos distinta escala de medición (Allcock *et al.*, 2008; Amor *et al.*, 2017b). A partir de estos caracteres normalizados, se calculó una matriz de similitud basada en la distancia Euclídea, y se empleó un análisis de coordenadas principales (PCO) para visualizar la agrupación de las muestras (Roura *et al.*, 2016). La significancia estadística de las diferencias observadas en el PCO fue evaluada con un análisis de similitud (ANOSIM) (Allcock *et al.*, 2008). Esta prueba aporta un valor “R”, indicativo de la diferencia entre muestras, así como un *p*-valor para la significancia de tal diferencia. Valores de R cercanos a 1 son indicativos de diferencias máximas entre muestras, mientras que valores cercanos a 0 indican lo contrario (Clarke & Warwick, 2001). Finalmente, se realizó un análisis del porcentaje de similitud (SIMPER, Clarke, 1993) para determinar la contribución porcentual de cada carácter morfológico a las diferencias observadas entre los tres taxa. Los resultados de los análisis se consideraron significativos con valores de $p < 0.05$.

3. Resultados

3.1 Diagnóstico del pulpo común del SAV

Animales de tamaño medio-grande, con longitud dorsal del manto (LM) de hasta 189 mm y un peso total (PT) de hasta 1,811 g; brazo hectocotilizado con 103-146 ventosas; lígula pequeña (ILL 0.92–1.65) y cálamo relativamente largo (ILC 40.79–58.56); ventosas ligeramente agrandadas en machos maduros (IDVa 8.87–13.75); 8-11 lamelas por branquia; una papila grande y varias de menor tamaño sobre cada ojo. Animales vivos de color crema, mostrando una retícula roja y blanca en la parte inferior de los brazos cuando se encuentran refugiados y todavía visible en individuos frescos. Sin ocelos.

3.2 Descripción morfológica del pulpo común del SAV

La siguiente descripción está basada en 14 machos y cuatro hembras, todos ellos en estadios de madurez II-IV. Los conteos, medidas e índices más relevantes pueden encontrarse en las Tablas 1.2 y 1.3.

Tabla 1.2. Medidas y conteos del pulpo común del SAV.

Parámetro	Machos (n=14)			Hembras (n=4)		
	Mín	Media	Máx	Mín	Media	Máx
Peso total	113	850.2	1811	595	1014.0	1326
Longitud total	375	504.8	696	515	564.3	630
Longitud de manto (dorsal)	101	130.4	189	113	137.8	157
Ancho del manto	53.2	75.9	110.0	77.6	86.1	90.8
Ancho de la cabeza	33.1	46.1	65.3	32.6	47.7	61.9
Longitud de la lígula	2.6	4.2	5.8	-	-	-
Longitud del cálamo	1.1	2.1	3.2	-	-	-
Nº de ventosas del brazo hectocotilizado	103	122	146	-	-	-
Diámetro de las ventosas normales	7.2	10.9	16.7	9.5	11.1	12.2
Diámetro de las ventosas agrandadas	9.1	14.1	19.8	-	-	-
Longitud del órgano terminal	10.8	14.1	18.0	-	-	-
Longitud del brazo	243/29		421/48	280/27	336.3/379.	416/48
1	2	345/361.5	8	8	5	1

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

2	242/25 3	384.7/354. 8	527/50 1	389/17 5	453.7/360. 5	536/48 4
3	257/29 3	342.1/351. 6	446/38 8	281/41 2	363/425.5	445/43 9
4	284/25 6	388.1/378. 1	590/53 9	406/27 5	456/413	512/50 2
Nº de ventosas						
1	162/17 8	192.5/201	219/22 8	103/12 5	167.6/182. 5	235/24 0
2	162/17 0	201.7/195. 6	227/22 2	158/12 4	215.5/192. 3	249/23 2
3	103/14 5	122/190	146/22 5	148/20 0	161.5/201	175/20 2
4	113/17 5	211.3/214. 4	257/26 7	208/16 0	225.5/209. 3	263/24 9
Ancho del brazo	15.1	21.2	28.1	16.8	20.7	25.3
Profundidad umbrelar						
A	37.8	53.7	74.9	36.7	51.8	64.3
B	52.3	69.6	96.4	55.8	74.1	86.4
C	62.9	85.7	118.6	88.1	92.5	99.0
D	62.4	86.7	128.0	86.2	92.6	98.4
E	40.6	69.9	104.0	70.7	74.8	84.5
Longitud del sifón	30.8	41.0	55.5	36.4	44.4	50.1
Diámetro de la lente ocular	5.2	7.3	10.1	5.4	7.6	8.8
Longitud del espermatóforo	33.8	46.4	57.2	-	-	-
Ancho del espermatóforo	0.6	0.7	0.9	-	-	-
Apertura paleal	35.3	52.3	77.5	57.9	62.4	69.8
Nº de laminillas branquiales	8	9.6	11	9	9.8	10

Nota: los valores de la longitud del brazo y nº de ventosas son: brazo derecho/brazo izquierdo. Las medidas son en milímetros y los pesos en gramos.

Tabla 1.3. Índices morfológicos del pulpo común del SAV.

Parámetro	Machos (n=14)			Hembras (n=4)		
	Mín	Media	Máx	Mín	Media	Máx
Índice del ancho de la cabeza	27.67	35.80	50.13	28.80	34.33	43.90
Índice del ancho del manto	45.85	58.14	74.24	55.43	63.49	80.21
Índice de la longitud de la lígula	0.92	1.25	1.65	-	-	-
Índice de la longitud del cálamo	40.79	49.18	58.56	-	-	-
Índice del diámetro de las ventosas normales	7.05	8.32	10.42	7.43	8.04	8.58
Índice del diámetro de las ventosas agrandadas	8.87	10.64	13.75	-	-	-

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

Índice manto-brazo	26.60	31.10	35.02	24.34	28.78	31.75
Índice de la longitud del brazo	77.53	82.73	87.22	83.30	84.91	85.64
Índice del brazo opuesto	77.06	85.65	90.75	-	-	-
Índice del ancho del brazo	12.82	16.40	23.15	13.44	15.06	17.94
Índice del brazo hectocotilizado	229.56	265.21	306.88	-	-	-
Índice de la longitud del sifón	26.79	31.48	37.00	31.91	39.16	49.47
Índice de la apertura paleal	33.45	40.07	50.48	39.04	46.26	61.66
Índice del diámetro de la lente ocular	0.04	0.06	0.07	0.04	0.06	0.08
Índice de la profundidad umbrelar	16.35	21.25	24.91	18.47	19.79	21.52
Índice de la longitud del órgano terminal	7.51	11.28	13.29	-	-	-
Índice de la longitud del espermatóforo	28.06	32.43	38.68	-	-	-

Los ejemplares adultos son animales de tamaño relativamente grande (LT hasta 696 mm y PT hasta 1,8011 g) y cuerpo musculoso (Fig. 1.3A). El manto es amplio (LM hasta 189 mm), globoso, redondeado posteriormente y más largo que ancho. La cabeza es ancha (IAC 27.67–50.13) y la apertura paleal moderadamente amplia (IAP 33.45–61.66). El sifón es tubular y robusto (ILS 26.79–49.47) y el órgano sifonal está bien definido, con forma de “W” (Fig. 1.3B). La fórmula braquial más común es IV>III>II>I. Los brazos son anchos (IAB 12.82–23.15), musculosos y relativamente cortos (ILB 77.53–87.22). El tercer brazo derecho de los machos está hectocotilizado, tiene entre 103-146 ventosas y es más corto que el brazo opuesto (IBO 77.06–90.75). El canal espermatofórico está bien definido, dispuesto ventralmente a lo largo del brazo y terminando en un cálamo relativamente grande (ILC 40.79–58.56). La lígula es pequeña (ILL 0.92–1.65) (Fig. 1.3C). Poseen un par de estiletes cartilagosos, anchos y con forma de palo de hockey (Fig. 1.3D). La umbrela es moderadamente profunda (IPU 16.35–24.91) y la fórmula umbrelar típica es D.C.E.B.A. Las branquias presentan entre 8 y 11 laminillas carnosas por hemibranchia externa. Los brazos normales tienen entre 103 y 267 ventosas de tamaño medio (IDVn 7.05–10.42). Los machos maduros tienen ventosas agrandadas (IDVa 8.87–13.75) en los brazos II y III, normalmente en las filas 13-16, y éstas son más conspicuas en los ejemplares de mayor tamaño (Fig. 1.3E). Las hembras no poseen ventosas agrandadas.

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

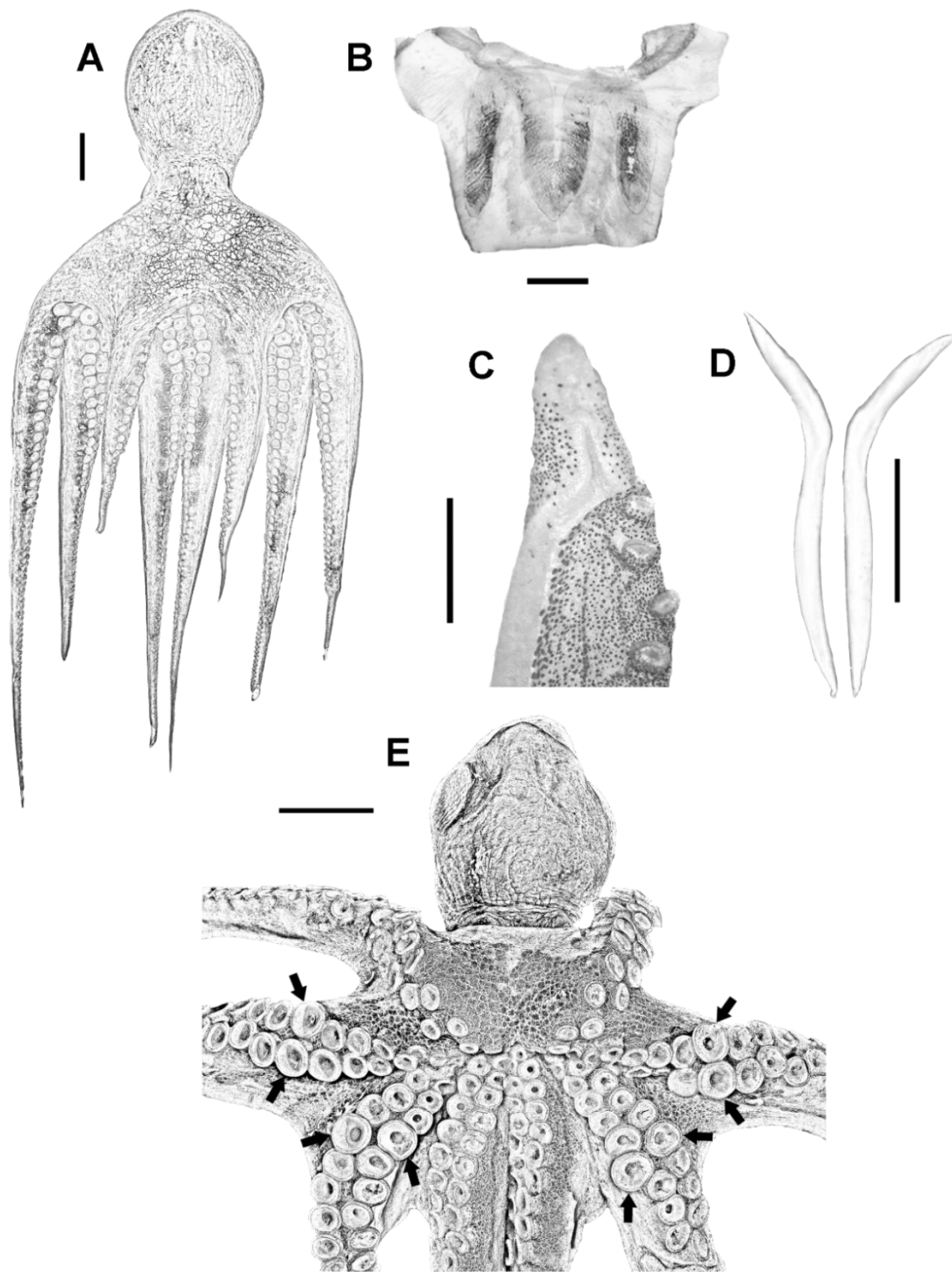


Figura 1.3. Pulpo común del SAV. (A) Vista dorsal de un macho de 164 mm LM. (B) Órgano sifonal con forma de “W” de un macho de 122 mm LM. (C) Lígula y cálamo de un macho de 101 mm LM. (D) Par de estiletes de un macho de 124 mm LM. (E) Vista ventral de un macho maduro mostrando la posición de las ventosas agrandadas en los brazos II y III. Barras de escala: A, cinco cm; B, un cm; C, dos mm; D, un cm; E, dos cm.

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

El sistema digestivo consta de una gran masa bucal con dos glándulas salivales anteriores conspicuas, un esófago angosto, glándulas salivales posteriores grandes y triangulares, un buche delgado, un estómago ancho y un ciego en espiral, de aproximadamente el mismo tamaño, con tres vueltas (Fig. 1.4A). El intestino es largo y musculoso y termina en un recto dotado de dos pequeñas papilas anales. La bolsa de la tinta está embebida en la glándula digestiva, que es ovoide, ligeramente cóncava en la parte superior y aproximadamente dos veces más larga que la masa bucal (Fig. 1.4A). Las mandíbulas o picos son fuertes, con un rostro prominente y alas anchas (Figs. 1.4C y D). La rádula tiene siete dientes y dos placas marginales por fila transversal. El diente raquídeo tiene una cúspide lateral a cada lado y seriación simétrica cada tercer diente (A_3) (Figs. 1.4B y E).

El aparato reproductor femenino (en hembras maduras, Fig. 1.5A) consta de un ovario grande y redondeado, con oviductos delgados y glándulas oviductales pequeñas y redondeadas. Los huevos son pequeños (Fig. 1.5C); la longitud media y el ancho de los huevos recién puestos es de 2.23 ± 0.05 y 0.92 ± 0.06 mm, respectivamente (media \pm DE). El aparato reproductor masculino (Fig. 1.5B) consta de un testículo grande y redondeado, de color blanquecino, seguido de un largo y delgado vaso deferente densamente empaquetado en un saco membranoso. La glándula espermatofórica se abre en un atrio junto a la glándula accesoria y el saco de Needham (con un máximo de 70 espermatóforos en su interior). El órgano terminal es corto y posee un divertículo redondeado. Los espermatóforos son de tamaño mediano (ILEs 28.06–38.68, Fig. 1.5D).

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

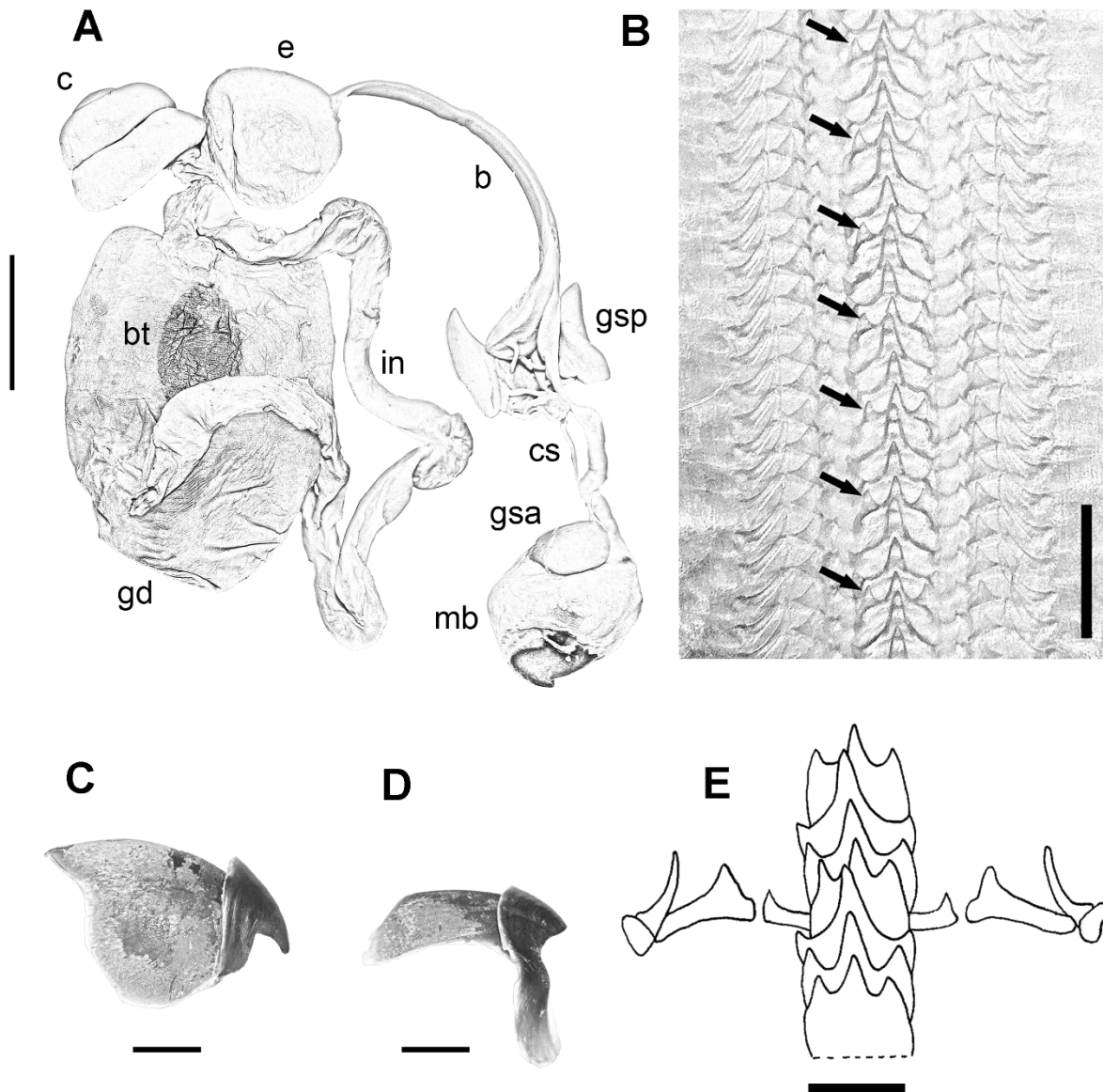


Figura 1.4. Sistema digestivo del pulpo común del SAV. (A) Sistema digestivo de un macho de 164 mm LM. (B) Rádula de un macho de 124 mm LM mostrando la seriación de tipo A3. (C) Pico superior de un macho de 124 mm LM. (D) Pico inferior de un macho de 124 mm LM. (E) Rádula. Abreviaturas: b, buche; bt, bolsa de tinta; c, ciego; cs, conducto salival; e, estómago; gd, glándula digestiva; gsa, glándulas salivales anteriores; gsp, glándulas salivales posteriores; in, intestino; mb, masa bucal. Barras de escala: A, dos cm; B, 50 μ m; C, cinco mm; D, cinco mm; E, 250 μ m.

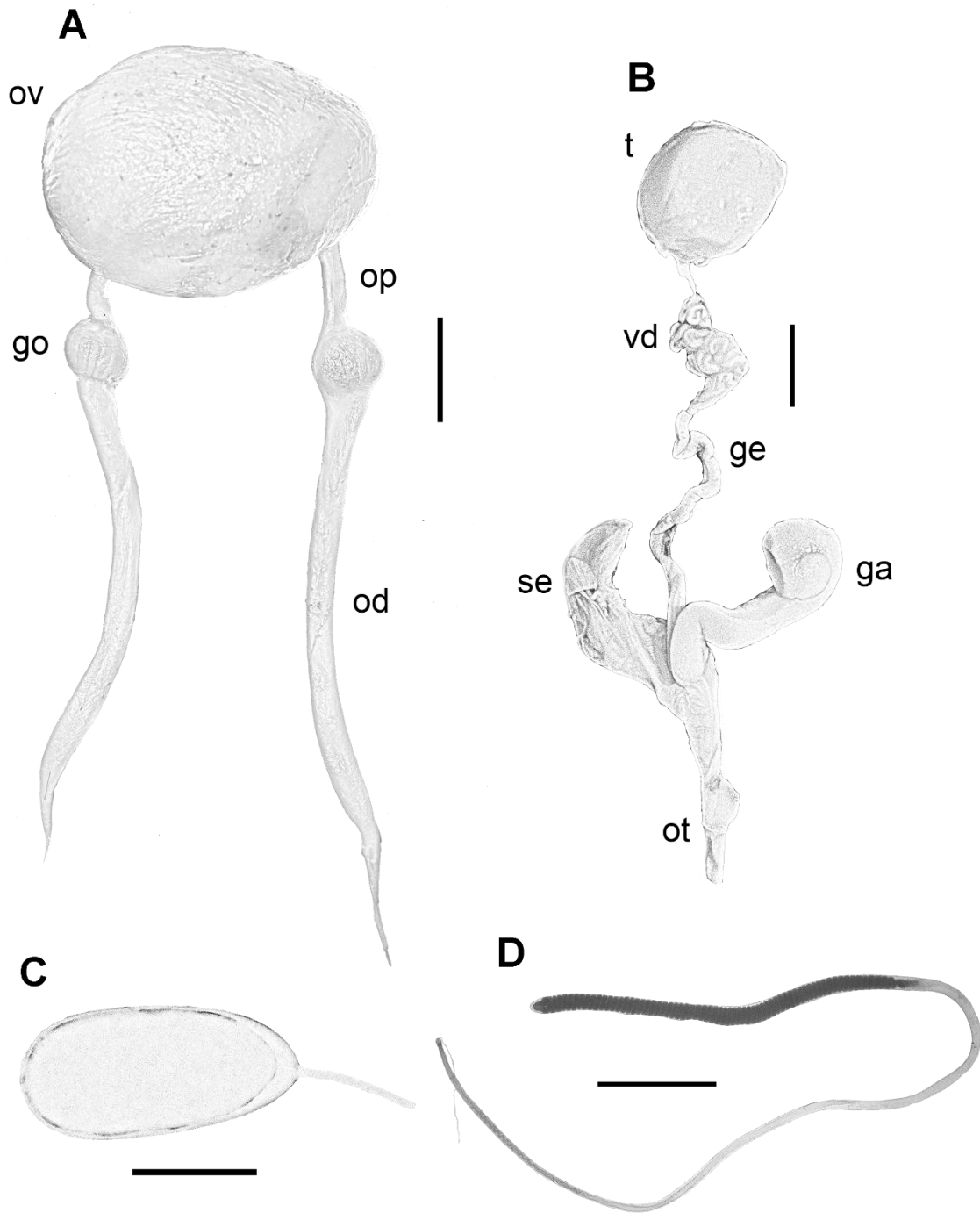


Figura 1.5. Aparato reproductor del pulpo común del SAV. (A) Aparato reproductor de una hembra de 156 mm LM. (B) Aparato reproductor de un macho de 159 mm LM. (C) Huevo de una hembra de 113 mm LM. (D) Espermátforo de un macho de 159 mm LM. Abreviaturas: ga, glándula accesoria; ge, glándula espermatofórica; go, glándula oviductal; od, oviducto distal; op, oviducto proximal; ot, órgano terminal; ov, ovario; se, saco espermatofórico o bolsa de Needham; t, testículo; vd, vaso deferente. Barras de escala: A, 10 mm; B, 10 mm; C, un mm; D, cinco mm.

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

En los animales fijados, la piel presenta un mosaico formado por polígonos irregulares bien definidos y de distintos tamaños, cuyos márgenes o surcos son de color oscuro (Fig. 1.6). En la superficie dorsal, el tegumento está cubierto de pequeñas papilas y las teselas del mosaico son de tamaño relativamente grande, mientras que en la ventral son más pequeñas. La coloración varía de amarillenta a violácea en la parte dorsal y de cremosa a marrón-grisácea ventralmente. En la parte superior de cada ojo hay una papila grande y otras dos o tres de menor tamaño (Fig. 1.7A). En animales vivos, el color varía de amarillo pálido a marrón rojizo, siendo el color crema el más común. Entre los componentes cromáticos más distintivos observados en animales vivos o frescos se encuentra un conjunto de bandas claras y oscuras que se alternan, alrededor del ojo, un patrón reticular rojo y blanco en la parte ventral de los brazos y la umbrela que se observa cuando el animal está guarecido en su madriguera y también en animales frescos (Fig. 1.7A) y un color verde-azulado rodeando el ojo (Fig. 1.7B).



Figura. 1.6. Detalle de la piel de un ejemplar fijado mostrando el mosaico de polígonos irregulares.

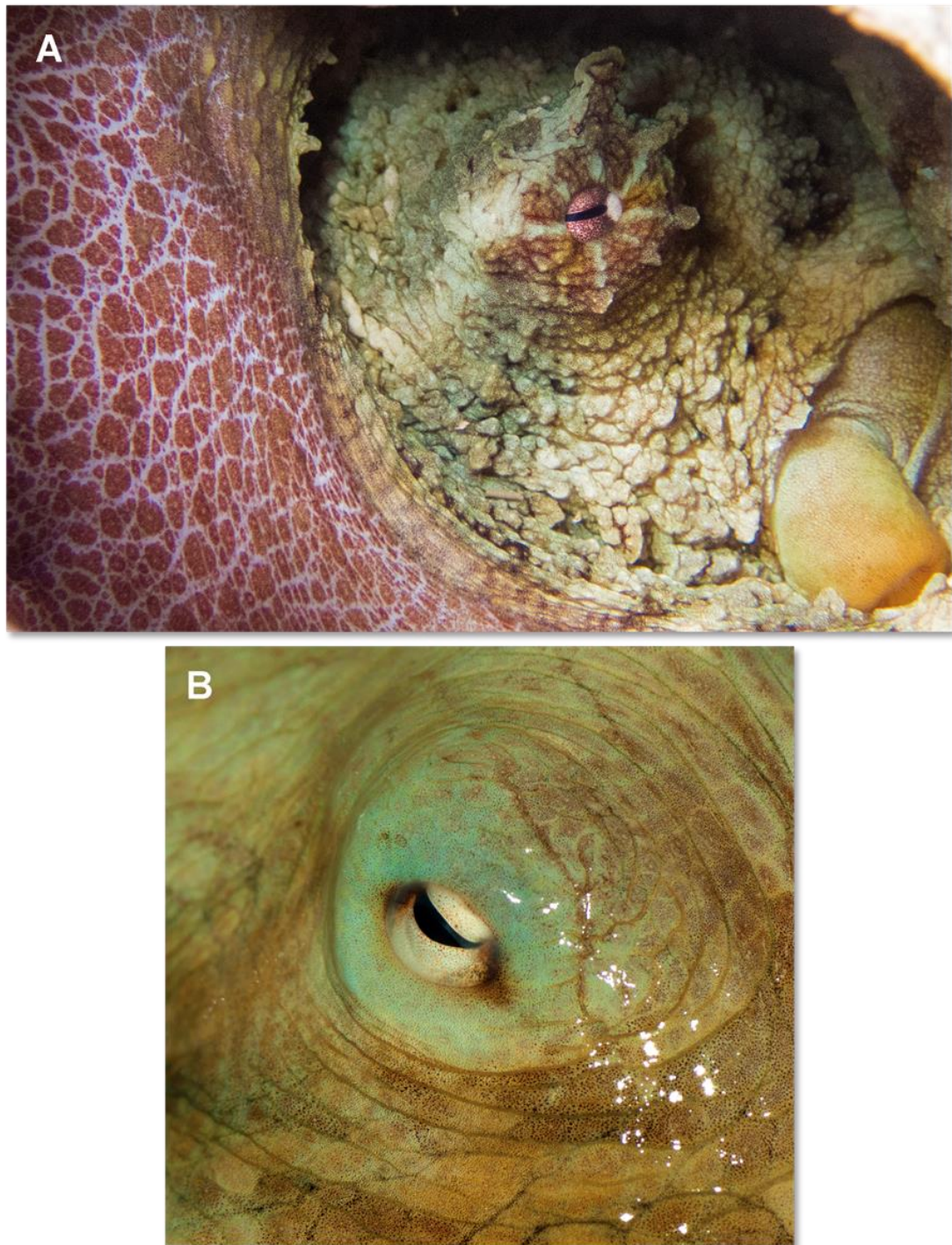


Figura 1.7. Detalle de la piel y patrones de coloración específicos del pulpo común del SAV. (A) Animal vivo, refugiado en el medio natural, mostrando una característica retícula roja y blanca en los brazos y bandas claras y oscuras, alternas, alrededor del ojo. Pueden apreciarse también un cirro de gran tamaño y algunos de menor tamaño sobre el ojo. Fotografía tomada en el arrecife de la isla de Enmedio, Veracruz. (B) Especimen fresco mostrando un patrón verde-azulado en torno al ojo (Fotografías de Roberto González Gómez).

3.3 Análisis morfológico

El análisis multivariado de los caracteres morfológicos permitió diferenciar a los taxa estudiados. En el PCO (Fig. 1.8), los primeros dos componentes explicaron el 72 % de la varianza total. El primer componente explicó el 57.8 % de la varianza y estuvo fuertemente relacionado con el IDVa (correlación: 0.906), ILOT (0.888), IAC (0.871) y NVBH (0.863). El segundo componente explicó el 14.2 % de la varianza y estuvo correlacionado principalmente con ILC (0.807) y ILL (0.623). El PCO mostró una completa diferenciación entre el pulpo común del SAV y *O. vulgaris s. s.*, principalmente a lo largo del primer componente del PCO (Fig. 1.8), con *O. vulgaris s. s.* mostrando elevados valores PC1 atribuidos a un mayor número de ventosas en el brazo hectocotilizado y ventosas agrandadas de mayor tamaño. Por otro lado, *O. insularis* y el pulpo común del SAV apenas mostraron diferencias entre sí, aunque el primero tuvo valores de IAC, IPU y IAM relativamente mayores.

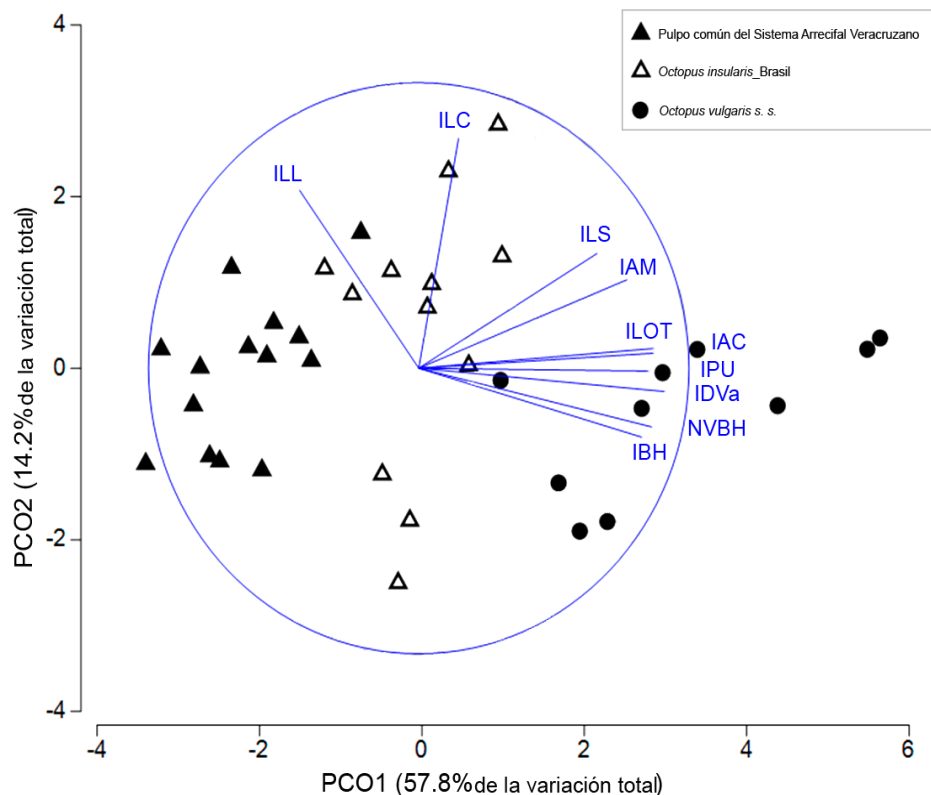


Figura 1.8. Gráfico de las coordenadas principales (PCO) de los caracteres morfológicos. Gráfica bidimensional mostrando las diferencias en los rasgos morfológicos entre taxa. El círculo azul representa la correlación máxima con el eje del PCO. Cada símbolo representa un espécimen. Abreviaturas: ILBH, índice

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

de la longitud del brazo hectocotilizado; NVBH, número de ventosas del brazo hectocotilizado; IDVa, índice del diámetro de las ventosas agrandadas; IPU, índice de la profundidad umbrelar; IAC, índice del ancho de la cabeza; ILOT, índice de la longitud del órgano terminal; IAM, índice del ancho del manto; ILS, índice de la longitud del sifón; ILC, índice de la longitud del cálamo; ILL, índice de la longitud de lígula.

El ANOSIM confirmó la significancia de las diferencias observadas (Global R= 0.751, $p < 0.001$) y las comparaciones por pares mostraron la existencia de diferencias significativas en los caracteres morfológicos entre todos los taxa analizados, indicando que éstos fueron mayores entre el pulpo común del SAV y *O. vulgaris s. s.* (R= 0.943, $p < 0.001$), intermedios entre *O. vulgaris s. s.* y *O. insularis* de Brasil (R= 0.664, $p < 0.001$) y mínimos entre este último taxón y el pulpo común del SAV (R= 0.66, $p < 0.001$). El análisis SIMPER mostró que los principales caracteres morfológicos que permitieron diferenciar a *O. vulgaris s. s.* de *O. insularis* y el pulpo común del SAV fueron caracteres reproductivos (p. ej. NVBH, ILOT, IDVa). Sin embargo, los principales caracteres que diferenciaron a estos dos últimos taxa estuvieron relacionados con la forma de la umbrela y el manto: IPU y IAM, respectivamente, representando casi el 40 % de las diferencias observadas (Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Contribución de los caracteres morfológicos a las diferencias observadas entre el pulpo común del SAV, *O. insularis* de Brasil y *O. vulgaris s. s.* (ver Material y métodos para las abreviaturas de los caracteres morfológicos).

Grupo Pulpo común del SAV & <i>Octopus vulgaris sensu stricto</i>			
Distancia cuadrática media = 37.45			
Carácter	Distancia cuadrática media	Contribución %	Acumulado %
NVBH	4.99	13.33	13.33
ILOT	4.97	13.27	26.60
IDVa	4.8	12.82	39.42
IPU	4.63	12.37	51.79
IAC	4.3	11.49	63.28
IBH	3.97	10.60	73.89
Grupo Pulpo común del SAV & <i>Octopus insularis</i> de Brasil			
Distancia cuadrática media = 15.50			

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

Carácter	Distancia cuadrática media	Contribución %	Acumulado %
IPU	3.17	20.47	20.47
IAM	2.62	16.90	37.37
ILC	2.45	15.80	53.16
IAC	2.14	13.77	66.94
ILL	2.03	13.08	80.02

Grupo *Octopus insularis* de Brasil & *Octopus vulgaris sensu stricto*

Distancia cuadrática media = 24.42

Carácter	Distancia cuadrática media	Contribución %	Acumulado %
IBH	4.75	19.45	19.45
IDVa	3.99	16.34	35.79
NVBH	3.55	14.54	50.33
ILC	2.72	11.15	61.49
ILS	2.62	10.69	72.17
ILL	2.19	8.95	81.12

Nota: Los caracteres morfológicos están enlistados en orden decreciente de % de contribución. El % acumulado no alcanza el 100% para facilitar la interpretación de los resultados.

4. Discusión

Este estudio de taxonomía integrativa confirma que el pulpo común del Sistema Arrecifal Veracruzano, previamente confundido con *O. vulgaris*, es *O. insularis*. Las mediciones, conteos e índices de los ejemplares analizados en este estudio, así como la forma y el tamaño de los picos, estiletes, espermátóforos, huevos y otras características como patrones de coloración específicos, coinciden con lo reportado por Leite *et al.* (2008), Leite & Mather (2008) y Amor *et al.* (2017b) para *O. insularis* en Brasil (Figs. 1.3–1.7; Tabla 1.5). Las escasas diferencias encontradas entre los ejemplares del SAV y los de Brasil, reveladas por el análisis SIMPER, tales como una menor amplitud del manto (IAM) o una menor profundidad umbrelar (IPU), podrían ser atribuidas a adaptación local (Guerra *et al.*, 2010), o tal vez a pequeñas deformaciones tisulares derivadas del proceso de fijación y preservación (Allcock *et al.*, 2011).

Tabla 1.5. Comparación morfológica del pulpo común del SAV con taxa similares.

Parámetro	Pulpo común del SAV		<i>O. insularis</i>		<i>O. vulgaris s. s.</i>		<i>O. maya</i>	
	Este estudio		Leite <i>et al.</i> (2008); Amor <i>et al.</i> (2016); Lima <i>et al.</i> (2017)		Mangold (1998); Otero <i>et al.</i> (2007); Amor <i>et al.</i> (2016)		Voss & Solís-Ramírez (1966); Lima <i>et al.</i> (2017)	
	Mín	Máx	Mín	Máx	Mín	Máx	Mín	Máx
LM	101	189	80	190	80	350	48	210
IAC	27.67	50.13	35.00	48.00	43.58	61.90	27.00	48.00
ILC	40.79	58.56	41.00	56.00	40.39	67.55	24.00	27.00
ILL	0.92	1.65	1.30	1.70	0.66	1.29	1.40	1.90
IDVa	8.87	13.75	9.19	16.00	16.67	25.60	-	-
IBH	229.56	306.88	188.87	320.44	320.18	528.85	216	348
NVBH	103	146	96	142	156	183	-	-
ILS	26.79	49.47	28.95	49.00	18.79	52.52	-	-
IAM	45.85	80.21	59.00	95.00	63.56	83.14	42.00	64.00
IPU	16.35	24.91	22.00	29.00	82.09	146.63	16.00	30.00
ILS	28.06	38.68	27.00	43.00	31.00	81.00	47.00	60.00
Nº de laminillas branquiales	8-11		8-11		9-10		9-10	
Ocelos	Ausentes		Ausentes		Ausentes		Presentes	
Modo de vida post-eclosión	Merobentónico		Merobentónico		Merobentónico		Holobentónico	

Nota: Las diferencias más notables se muestran en negrita.

Por otro lado, Amor *et al.* (2017b) investigaron las relaciones morfológicas entre integrantes del “complejo de especies *O. vulgaris*” y encontraron ciertas diferencias morfológicas significativas entre individuos conespecíficos de distintas áreas geográficas, considerándolas como diferencias a nivel poblacional. Los especímenes analizados en este estudio presentan dimensiones máximas similares a las reportadas en Brasil: dos kg de PT, 700 mm de LT y 190 mm LM (Lima *et al.*, 2017). Los patrones de coloración y la textura de la piel observada en los especímenes del SAV coincide exactamente con lo reportado previamente para *O. insularis*. Esta especie comparte el patrón de “parches y surcos” *sensu* Norman (2016) con otras especies del género *Octopus*, sin embargo, la observación de patrones de coloración particulares como una notoria retícula roja y blanca en la parte inferior de los brazos y la umbrela (visible cuando el animal está refugiado en su madriguera), así como la presencia de bandas claras y oscuras alternas y una coloración verde-

azulada en torno a los ojos, permiten una inequívoca identificación de la especie (Leite & Mather, 2008; Leite *et al.*, 2008).

Nuestro análisis morfológico diferenció claramente a *O. insularis* del SAV de *O. vulgaris* s. s. con base en caracteres sexuales tales como NVBH, ILOT, IDVa (Fig. 1.8; Tabla 1.4). Estos resultados respaldan las observaciones de Amor *et al.* (2017b), quienes reportan que los miembros del “complejo de especies *O. vulgaris*” se diferencian entre sí principalmente con base en los caracteres sexuales masculinos. Además, nuestros datos morfológicos difieren profundamente de lo reportado para *O. vulgaris* s. s. hasta la fecha (Mangold, 1998; Otero *et al.*, 2007; Amor *et al.*, 2017b) (Tabla 1.5). Los ejemplares de *O. insularis* del SAV son de menor tamaño (189 mm vs. 350 mm máx. LM), tienen menos ventosas en el brazo hectocotilizado (NVBH 103–146 vs. 156–183), ventosas agrandadas de menor diámetro (IDVa 8.87–13.75 vs. 16.67–25.60), cálamo menor (ILC 40.79–58.56 vs. 40.39–67.55), lígula mayor (ILL 0.92–1.65 vs. 0.66–1.29), umbrela más angosta (IPU 16.35–24.91 vs. 82.09–146.63) y espermátóforos de menor tamaño (ILE 28.06–38.68 vs. 31.00–81.00). Otra diferencia notable entre ambas especies es la ausencia de ventosas agrandadas en las hembras de *O. insularis* y su presencia en las de *O. vulgaris* (Mangold, 1998; Norman *et al.*, 2016).

Octopus insularis también puede diferenciarse de otros taxa similares que habitan en el Atlántico occidental con base en algunos caracteres morfológicos. Por ejemplo, *O. maya* Voss & Solís, 1966, una especie abundante y endémica en el Banco de Campeche, es considerada la especie hermana de *O. insularis* en el Atlántico occidental desde el punto de vista genético (Sales *et al.*, 2013). Sin embargo, esta especie puede ser identificada inequívocamente por la presencia de un ocelo oscuro debajo de cada ojo así como por el gran tamaño de sus huevos (Voss & Solís-Ramírez, 1966). *Octopus briareus* Robson, 1929 es una especie de menor tamaño (120 mm máx. LM) y tiene una lígula mayor (ILL 3-4), un cálamo menor (ILC 28-32), menos laminillas branquiales (6-8), y un distintivo color azul-verdoso iridiscente en vida (Voss & Toll, 1998). *Octopus hummelincki* Adam, 1936, otra especie asociada a sistemas arrecifales, es más pequeña (72 mm máx. LM), tiene una lígula mayor (ILL 3-5), menos laminillas branquiales (5-9) y posee un par de ocelos consistentes en un punto central oscuro rodeado por un conspicuo anillo azul iridiscente (Voss & Toll, 1998). Por último, los pescadores artesanales del SAV en ocasiones capturan individuos del localmente conocido como “pulpo malarío”, identificado por el momento como *Pinnoctopus* cf

macropus (Risso, 1826) pues su estatus taxonómico requiere revisión. Esta especie puede ser fácilmente distinguida de *O. insularis* por su llamativo color rojo con un patrón de puntos blancos en el manto, cabeza y brazos así como por su mayor lígula, la notable longitud de sus brazos y sus característicos estiletes, claramente reducidos (Mangold, 1998).

En este estudio se ha demostrado con base en descripciones y análisis morfológicos que el pulpo que sostiene la principal pesquería de cefalópodos del suroeste del GoM es *O. insularis*. Este hallazgo es consistente con el primer registro para la especie en la zona, realizado por Flores-Valle *et al.* (2018), quienes reconocieron, sin embargo, la necesidad de una descripción morfológica detallada para demostrar la coespecificidad de los taxa mexicano y brasileño. Este asunto ha quedado totalmente resuelto en el presente estudio.

A la luz de nuestros resultados, inferimos que los trabajos publicados previamente considerando al pulpo común del SAV como *O. vulgaris* (p. ej. Jiménez-Badillo & Castro-Gaspar, 2007; Jimenez-Badillo, 2010; Jiménez-Badillo, 2013), dan cuenta de atributos e indicadores de *O. insularis*. Se ha sugerido que *O. insularis* y *O. vulgaris*, aunque en simpatría, podrían estar ocupando diferentes nichos en relación a la profundidad y la temperatura en el noroeste de Brasil, ocupando el primero aguas más someras y cálidas (Lima *et al.*, 2017). La razón de esta diferenciación parece ser la mayor tolerancia de *O. insularis* a los cambios de salinidad, evidenciada en experimentos osmóticos (Amado *et al.*, 2015). Esta explicación es consistente con la presencia de la especie en estuarios y pozas intermareales de Brasil, donde la salinidad y la temperatura pueden variar en gran medida (p. ej. 36–42 PSU y 24–36 °C) (Fonseca *et al.*, 2012; Lima, 2017) así como en las aguas someras del SAV, cuya salinidad y temperatura pueden variar significativamente (p. ej. de 32 a 39 PSU y de 19.6 a 30 °C respectivamente) como consecuencia de la evaporación y la descargas fluviales, especialmente en la temporada de nortes (Salas-Monreal *et al.*, 2009; Avendaño-Alvarez *et al.*, 2017).

Recientemente, Lima (2017) sugirió que el mar Caribe pudo ser el área de origen de *O. insularis*, que presumiblemente divergió de otras especies de *Octopus* tras la formación del Istmo de Panamá. El hecho de que *O. insularis* sea la especie más común en las aguas someras del SAV, a lo largo de la costa y en muchos arrecifes, apoya la hipótesis de una extensa distribución geográfica ligada a un gran potencial de dispersión (en la fase de paralarva) y reafirma su presencia en las aguas someras de la plataforma continental, crestas de los montes submarinos y arrecifes del

Atlántico occidental (Leite *et al.*, 2008; Lima *et al.*, 2017). El SAV constituye hasta el momento el límite noroccidental de una población de *O. insularis* bien delimitada, sin embargo, muestreos adicionales en el GoM y otras áreas de la costa este del continente americano, podrían expandir su presencia en aguas tropicales e incluir por ejemplo los sistemas arrecifales Lobos-Tuxpan y Alacranes, o el arrecife Mesoamericano. De hecho, identificaciones hechas *in situ* con base en los patrones de coloración, parecen indicar que la especie ya está presente en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, México (Fig. 1.9), tan solo unos km al sur de Isla Mujeres, donde Lima *et al.* (2017) identificaron genéticamente otro individuo. No obstante, para poder afirmar que existe una población de esta especie en el arrecife Mesoamericano es necesario realizar análisis a gran escala para determinar la posible existencia de cohesión genética entre los ejemplares analizados.

Reconocer a *O. insularis* como la especie de pulpo objetivo de la pesquería artesanal de Veracruz tiene también importantes implicaciones para las estadísticas pesqueras nacionales y eventualmente para su manejo. Hasta que Voss & Solís Ramírez (1966) describieron el pulpo rojo, *O. maya*, un pulpo holobentónico endémico de la Península de Yucatán, todos los pulpos de tamaño medio-grande habían sido considerados en México como *O. vulgaris* a efectos pesqueros. A raíz de la descripción del pulpo rojo y como resultado de su notable dominancia en las capturas comerciales, las políticas de manejo pesquero para todas las especies de pulpo capturadas en el Atlántico han estado basadas en su biología desde los 80 (DOF, 2012, 2014) hasta hace relativamente poco tiempo. A pesar de la existencia de una pesquería bien definida en el SAV, sus peculiaridades han sido reconocidas muy recientemente, con el establecimiento de medidas de manejo particulares tales como determinadas artes de pesca permitidas y vedas temporales (DOF, 2016).

La diferenciación entre *O. vulgaris* y *O. maya* fue más sencilla que en el caso de *O. insularis* porque el pulpo rojo no tiene fase de paralarva sino que produce huevos mucho más grandes y en menor número, a partir de los cuales eclosionan juveniles bentónicos (Rosas *et al.*, 2014). La gran similitud superficial entre *O. vulgaris* y *O. insularis* planteó más dificultad para reconocer la identidad taxonómica de este último e hizo necesario realizar detallados análisis morfológicos y genéticos para poder diferenciarlos.

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL PULPO COMÚN DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

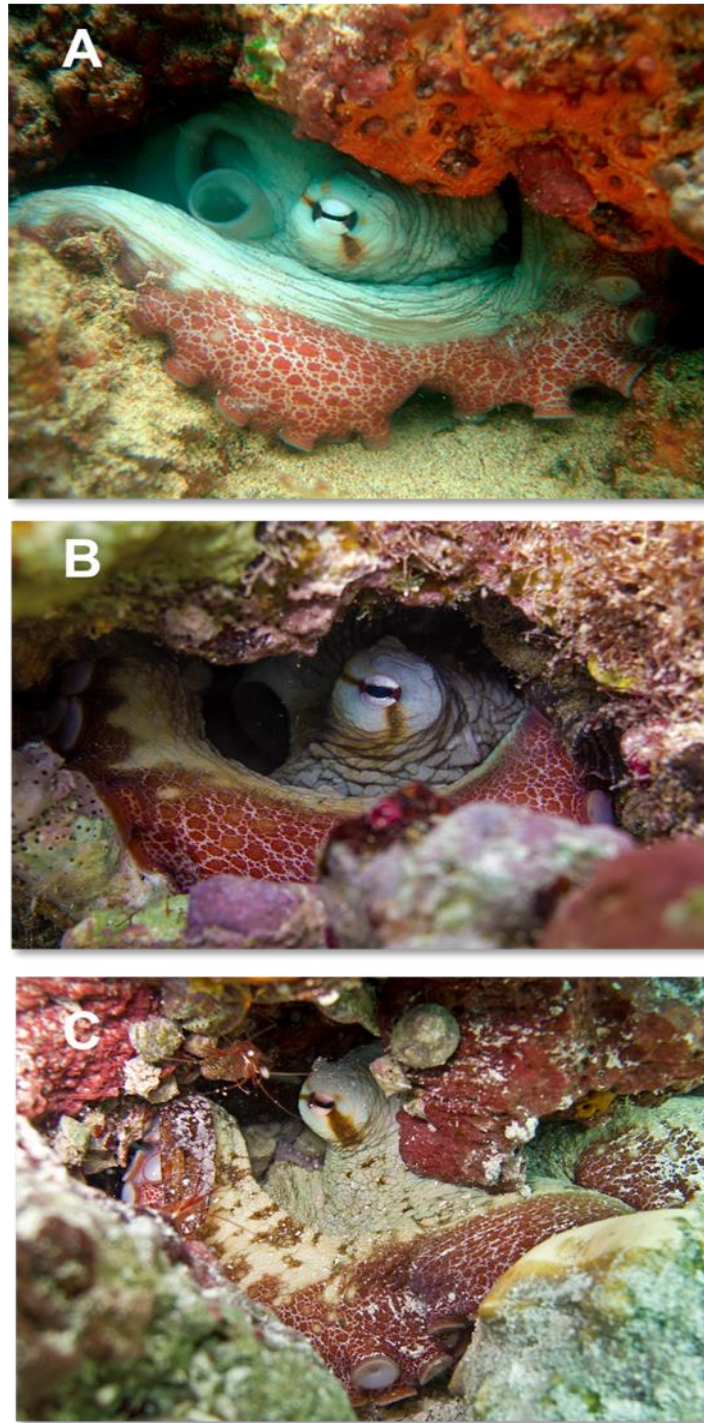


Figura 1.9. Fotografías de *O. insularis* en el medio natural. (A) *Octopus insularis* en Brasil; (B) *O. insularis* en el Sistema Arrecifal Veracruzano, México. (C) *O. cf. insularis* en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico. Nótese la retícula roja/blanca en la parte inferior de los brazos y la umbrela y la barra oscura transversal en la zona del ojo, patrones de coloración típicos de la especie cuando el animal se encuentra refugiado. (Créditos de las fotografías: A: Tatiana S. Leite; B, C: Roberto González Gómez).

Dado que *O. insularis* es la especie dominante en el suroeste del GoM, sugerimos que sea incluida en las estadísticas oficiales, como responsable de una cantidad significativa de la captura total de la costa oriental de México, actualmente reportada a la FAO como *O. vulgaris* tipo I (Norman *et al.*, 2016). Además, los estudios más recientes en relación a la identificación de este taxón han demostrado que éste había sido mal identificado en todos los casos, confundiéndose con *O. insularis*, *O. maya* u *O. vulgaris* tipo II (Lima *et al.*, 2017; Flores-Valle *et al.*, 2018; este estudio). En consecuencia, los planes de manejo en relación al pulpo común del SAV (DOF, 2012, 2014, 2016), deberán incorporar y considerar a *O. insularis* como la especie objetivo principal, y con ello poder construir estadísticas pesqueras más adecuadas y desarrollar instrumentos de manejo para prevenir cambios poblacionales críticos.

Los sesgos de identificación son comunes en distintas especies explotadas comercialmente, posiblemente debido, en parte, a la falta de caracteres diagnósticos simplificados útiles (Lima *et al.*, 2017) y de acceso público. Como sugieren estos autores, la identificación de los especímenes, ha de realizarse *in situ*, en el momento de la captura, ya que es más fácil reconocer caracteres morfológicos distintivos en los animales frescos.

En conclusión, la correcta identificación de los organismos es necesaria para lograr estimadores de biodiversidad precisos y es particularmente importante en especies explotadas comercialmente porque favorece un manejo efectivo de sus stocks. El pulpo común del SAV ha sido confundido con *O. vulgaris* hasta hace muy poco tiempo, debido a la gran similitud morfológica superficial entre ambos. En este estudio hemos aportado evidencia morfológica suficiente para demostrar que la identidad del pulpo común del SAV corresponde a *O. insularis*. Los análisis morfológicos permitieron diferenciar claramente ambos taxa, principalmente con base en caracteres sexuales masculinos tales como el número de ventosas del brazo hectocotilizado o el diámetro de las ventosas agrandadas. Por tanto, nuestro estudio evidencia un nuevo caso de identificación sesgada de la especie *O. vulgaris* y pone de manifiesto la necesidad de realizar más estudios morfológicos y genéticos sobre el “complejo de especies *O. vulgaris*” en el Atlántico occidental para proveer de elementos plausibles acerca de la extensión de ciertas poblaciones y con ello abonar a un manejo más adecuado de las pesquerías tropicales de pulpo y sus implicaciones ecológicas.

CAPÍTULO 2

DINÁMICA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

PUBLICACIÓN ASOCIADA A ESTE CAPÍTULO:

González-Gómez R, Meiners-Mandujano C, Morillo-Velarde PS, Jiménez-Badillo L & Markaida U. 2020. Reproductive dynamics and population structure of *Octopus insularis* from the Veracruz Reef System Marine Protected Area, Mexico. Fisheries Research 221, 105385 DOI 10.1016/j.fishres.2019.105385

CONGRESO:

Autores: **González-Gómez, R.**, Morillo-Velarde, PS., Meiners-Mandujano, C. & Markaida, U.

Título: First approach to the population structure and reproductive dynamics of *Octopus insularis* in the Veracruz Reef System (Mexico).

Tipo de participación: Póster.

Congreso: Cephalopod International Advisory Council Conference (CIAC) 2018.

Lugar y fecha de celebración: St. Petersburg, Florida, EE. UU., 12-16 noviembre de 2018.

1. Introducción

Las principales pesquerías de pulpo del Atlántico occidental central se localizan en México y Venezuela y tres cuartas partes de las capturas de toda Latinoamérica provienen del sureste del Golfo de México (GoM). Esta pesquería aporta hasta 20×10^3 t anuales con capturas que incluyen principalmente *Octopus maya* Voss & Solís, 1966 y, en menor medida, *O. aff. vulgaris* Cuvier 1797, provenientes del Banco de Campeche (Markaida & Gilly, 2016).

Una pesquería artesanal de menor envergadura, que emplea el gancho como arte de pesca, explota también el pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y, en menor medida, en el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, en el estado de Veracruz, México (suroeste del GoM). Las capturas anuales en esta pesquería se han mantenido en aproximadamente 77 t durante la última década. En Veracruz, esta pesquería tiene una relevancia particular por su importancia socioeconómica en la región y porque se desarrolla en un área natural protegida catalogada como Parque Nacional (Jiménez-Badillo *et al.*, 2008; Jiménez-Badillo, 2013).

Los registros oficiales de la pesca de pulpo en el SAV se remontan a los años 50, aunque en aquel entonces la pesquería carecía de medidas de manejo y sólo era regulada por condiciones climáticas adversas (como los nortes), que impedían faenar a los pescadores (Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa, 2002). Las primeras medidas de manejo oficiales se establecieron cuatro décadas después, cuando el SAV fue declarado Parque Nacional y se prohibió la pesca de todo tipo de moluscos en el mismo (DOF, 1992). Un año más tarde se publicó una Norma Oficial para regular la explotación del pulpo en las aguas de jurisdicción federal del Golfo de México y el mar Caribe. Ésta, con base en la pesquería de pulpo del Banco de Campeche, prohibía el uso de ganchos de pesca y establecía una talla mínima legal de 110 mm de longitud del manto (LM) para *O. vulgaris* y *O. maya*, omitiendo las particularidades de la pesquería del SAV (DOF, 1993). En 1994, dadas las quejas del sector pesquero de Veracruz, que reclamaba que cientos de familias dependían directamente de la pesquería, se modificaron las regulaciones establecidas previamente y se aprobó la pesca artesanal dentro del Área Natural Protegida, acordándose así mismo entre los interesados una veda temporal durante los meses de abril-mayo y agosto-septiembre (DOF, 1994; Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa, 2002). Algunos años más tarde, a petición del sector pesquero, Jiménez-Badillo *et al.* (2008b) realizan un estudio biológico con la especie objetivo de la pesquería

y sugieren la implementación de una veda entre enero y junio y de una talla mínima legal de 140 mm LM o 1,400 g PT para proteger su ciclo reproductivo. Estas recomendaciones fueron valoradas por los tomadores de decisiones y, en años recientes, se implantaron algunas medidas de manejo específicas para el área, incluyendo una veda temporal en enero-febrero y agosto (DOF, 2012), una talla mínima legal de 110 mm LM para los machos y 140 mm LM para las hembras, y el reconocimiento del bastón (también conocido como “gancho”) pulpero como arte de pesca autorizada (DOF, 2016).

El pulpo común del SAV ha sido considerado históricamente como *O. vulgaris*, tanto en la literatura científica como en documentos administrativos, sin embargo, con base en los estudios de Flores-Valle et al. (2018) y de González-Gómez et al. (2018) éste fue recientemente identificado como *O. insularis* Leite & Haimovici, 2008. *Octopus insularis* es la principal especie comercial de pulpo en aguas someras del Atlántico occidental tropical (Leite et al., 2008; Lima et al., 2017; González-Gómez et al., 2018a). En las aguas del noreste brasileño, esta es la especie objetivo de las pesquerías de pulpo, capturándose con potes y con ganchos en apnea y con compresor y aportando varias toneladas cada año (Leite et al., 2008; Lima et al., 2017). Durante los últimos años se han publicado varios trabajos sobre su ecología, aspectos de su biología y su dinámica poblacional, destacándose características biológicas diferentes respecto a *O. vulgaris*, como una menor talla a la madurez y una menor fecundidad (Lima et al., 2014b,a; Lenz et al., 2015). Esto tiene importantes implicaciones para el manejo pesquero por lo que se ha sugerido que los instrumentos de manejo del pulpo sean revisados y modificados (González-Gómez et al., 2018a).

El manejo de las pesquerías y los ecosistemas de los que éstas dependen requiere comprender la dinámica y las estrategias reproductivas de las poblaciones explotadas para poder establecer medidas de regulación efectivas. Además, dada su intrínseca complejidad, es deseable que el manejo de las pesquerías de cefalópodos integre aspectos sociales, económicos y ecológicos (Jiménez-Badillo, 2008; Lima et al., 2014b; Rodhouse et al., 2014). La creciente explotación de los cefalópodos ha resultado en diversos desafíos administrativos para las pesquerías, incluyendo la necesidad de realizar evaluaciones poblacionales en cada temporada para poder modificar las medidas de manejo en consecuencia (Pierce & Guerra, 1994; Rodhouse et al., 2014). En el GoM, la dinámica poblacional de *O. maya* ha sido estudiada por varios autores como consecuencia de su gran importancia comercial (p. ej. Arreguín-Sánchez et al., 2000; Hernández-Sánchez & de Jesús-

Navarrete, 2010; Markaida *et al.*, 2017), sin embargo, la información referente a la biología y la pesquería de *O. insularis* publicada en revistas internacionales es aún muy escasa.

El objetivo de este capítulo fue describir la estructura poblacional y la dinámica reproductiva de *O. insularis* explotado por la pesquería artesanal que opera en el SAV para generar información biológica básica que coadyuve a explotar el recurso de manera sustentable en la región.

2. Material y métodos

2.1 Área de estudio y pesquería

En el suroeste del GoM, *O. insularis* es explotado principalmente en el SAV (ver Fig. 1.1). Este sistema forma parte del complejo de arrecifes del suroeste del GoM (junto con los arrecifes de Lobos-Tuxpan y de los Tuxtlas) que, en conjunto, constituyen un corredor ecológico debido al flujo de especies que se da entre ellos y a la continuidad espacial de los procesos biológicos que ocurren en el área (Tunnell *et al.*, 2007; Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). El SAV incluye 28 arrecifes y seis cayos e islas en un área de 65,516 ha (DOF, 2012, 2017). La pesca de pulpo está permitida en todo el parque con excepción de los arrecifes Blanca y Santiaguillo, dos zonas núcleo que comprenden alrededor de 114 ha (CONAMP, 2017). La pesquería de pulpo en el estado de Veracruz es de tipo artesanal; en ella los pescadores buscan a los pulpos mediante buceo libre en aguas someras (< 5 m) y los extraen de sus madrigueras con la ayuda de un gancho pulpero. La actividad pesquera se concentra en la laguna arrecifal y áreas adyacentes a la cresta arrecifal de los arrecifes del Parque Nacional, y, en menor medida, se da también en los fondos rocosos someros del litoral de todo el estado (Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa, 2002).

2.2 Métodos de muestreo y análisis de datos

Entre noviembre de 2017 y octubre de 2018 (exceptuando los meses de veda en enero, febrero y agosto), se visitaron mensualmente distintos puntos de desembarco y cooperativas en Antón Lizardo (Veracruz, México) con el objetivo de muestrear de forma aleatoria las capturas de *O. insularis* de la pesquería artesanal. La identificación de la especie objetivo se realizó con base en los caracteres diagnósticos definidos en (González-Gómez *et al.*, 2018a). Un total de 1,007

CAPÍTULO 2. DINÁMICA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

ejemplares fueron medidos (longitud dorsal del manto, LM, en milímetros) y pesados (peso total, Pt, en gramos), con una precisión de 1 mm y 0.1 g respectivamente. El sexo de los animales fue determinado mediante la inspección de los órganos reproductores y su madurez clasificada según una escala adaptada de Lima *et al.* (2014a) como I (inmaduro), II (madurando), III (maduro) IV (desovada/senescente) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Escala macroscópica para determinar los estadios de madurez de machos y hembras de *O. insularis*; adaptada de Lima *et al.* (2014a); se indican las equivalencias.

Estadio de madurez	Hembras		Machos	
	<i>Octopus insularis</i>	Lima <i>et al.</i> (2014a)	<i>Octopus insularis</i>	Lima <i>et al.</i> (2014a)
I (inmaduro)	Ovario muy pequeño y blanco, sin signos de granulación; oocitos muy pequeños	I	Saco de Needham pequeño y blanco, sin espermatozoides	I
II (madurando)	Ovario pequeño y blanco, con signos de granulación a través de la membrana; oocitos más grandes	II	Saco de Needham con pocos espermatozoides, aún no formados por completo	II
III (maduro)	Ovario grande y amarillento con oocitos muy visibles	III y IV	Saco de Needham lleno de espermatozoides completos	III
IV (senescente)	Ovario vacío o con unos pocos huevos rosados, cuerpo en mala condición	No incluido	Saco de Needham en mala condición, con pocos espermatozoides	IV

El porcentaje de individuos juveniles (individuos inmaduros < 65 mm LM, *sensu* Bouth *et al.*, 2011) fue determinado para cada mes con el objetivo de inferir posibles picos de reclutamiento durante el periodo de estudio.

La temporada reproductiva fue inferida a partir del análisis combinado de las variaciones mensuales de los estadios de madurez y de las observadas en los porcentajes de individuos juveniles.

La proporción de sexos fue calculada para cada mes y se investigaron posibles desviaciones de la proporción esperada 1:1 mediante prueba χ^2 .

Finalmente, las relaciones talla-peso (LM-PT) fueron ajustadas a un modelo potencial $PT = aLM^b$ tras excluir los puntos aberrantes en los gráficos de dispersión log-log. La talla a la madurez (PT_{50 %} y LM_{50 %}) fue estimada ajustando la distribución de frecuencia acumulada de las tallas de individuos en estadios III y IV, agrupados en clases de 100 g PT y 50 mm LM, al modelo logístico: $P_i = 100/(1 + \exp(\alpha + \beta BS_i))$, donde P_i es el porcentaje acumulado de individuos maduros y senescentes en la clase de talla BS_i (PT_i or LM_i), α y β son constantes de regresión y $PT_{50 \%}$ y $LM_{50 \%} = -\alpha/\beta$. Los parámetros α y β fueron optimizados minimizando el error cuadrático medio de P_i con el algoritmo Newton incluido en la rutina SOLVER de Microsoft Excel®. Todo el análisis de datos se realizó con Microsoft Excel y con PAST (versión 2.17c).

3. Resultados

3.1 Composición de las capturas

Aunque la composición de las capturas no será abordada en detalle en esta tesis, además del pulpo común, *O. insularis*, otras tres especies fueron identificadas en las capturas de la pesquería artesanal. Se registraron 23 ejemplares de *Pinnoctopus* aff. *macropus* (Risso, 1826), cinco de *Octopus* cf. *hummelincki* Adam, 1936 y dos de *Macrotritopus* cf. *defilippi* Vérany, 1851. Entre éstos, las mayores tallas fueron observadas en ejemplares de *Pinnoctopus* aff. *macropus* (máx. 1,245 g PT) que fueron registrados mayormente en el mes de mayo. La información expuesta a continuación hace referencia únicamente a *O. insularis*.

3.2 Maduración

Todos los estadios de madurez (I-IV) estuvieron representados en las capturas, en ambos sexos. La mayoría de las hembras fueron inmaduras (80 %), mientras que el 12 % se encontraba madurando, el 6 % estaban maduras y el 2 % desovadas. El porcentaje de individuos inmaduros dominó en el caso de las hembras en todos los meses excepto en marzo. La mayoría de las hembras maduras fueron observadas entre diciembre y mayo, con un pico en el mes de marzo y un menor número en meses subsiguientes (Fig. 2.1-A).

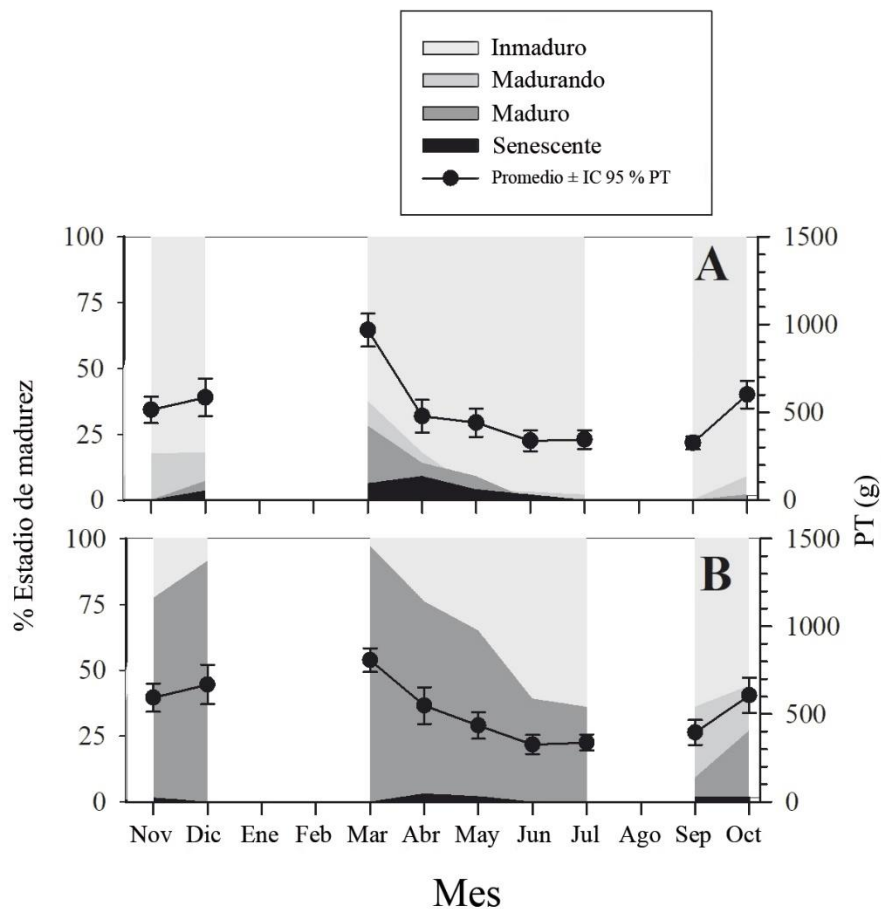


Figura 2.1. Distribución de la frecuencia relativa de los estadios de madurez de hembras (a) y machos (b) de *Octopus insularis* del SAV entre noviembre de 2017 y octubre de 2018. Los puntos negros indican el promedio del peso total (PT) \pm I. C. 95 %. Las áreas en blanco denotan ausencia de datos.

La mayoría de los machos estaban maduros (58 %), seguidos de los inmaduros (22 %), los que estaban madurando (18 %) y los senescentes (1 %). Los machos maduros fueron abundantes en

todos los meses (con un máximo también en marzo), mientras que los ejemplares en maduración e inmaduros aparecieron principalmente en los meses de verano (Fig. 2.1-B). Los individuos en maduración e inmaduros estuvieron presentes principalmente en verano y a principios de otoño en ambos sexos, por otro lado, el mayor peso total medio fue registrado en marzo para ambos sexos, lo que podría ser indicativo del desarrollo reproductivo en este mes.

3.3 Proporción de sexos

En total, se muestrearon 529 machos y 478 hembras. En general, la proporción de sexos no difirió significativamente de la esperada (1:1). Sin embargo, los machos fueron significativamente más abundantes en el mes de diciembre ($\chi^2 = 4.813$, g.l. = 1, $p < 0.05$), lo que podría ser indicativo de una posible migración de las hembras hacia aguas más profundas para desovar.

3.4 Relaciones talla-peso

Las relaciones morfométricas entre la talla (LM) y el peso (PT) (Fig. 2.2) fueron:

Para hembras: $PT = 0.0041 LM^{2.6062}$; $r^2 = 0.91$; $n = 478$.

Para machos: $PT = 0.0031 LM^{2.6718}$; $r^2 = 0.90$; $n = 529$.

No se observaron diferencias significativas al comparar los parámetros a y b entre sexos (a , $T_{2,1003} = 1.18$, $p = 0.238$; b , $T_{2,1003} = 1.24$, $p = 0.213$). Se determinó un crecimiento alométrico negativo ($b < 3$) para ambos sexos (hembras, $T_{2,476} = 11.01$, $p < 0.05$; machos, $T_{2,527} = 8.59$, $p < 0.05$).

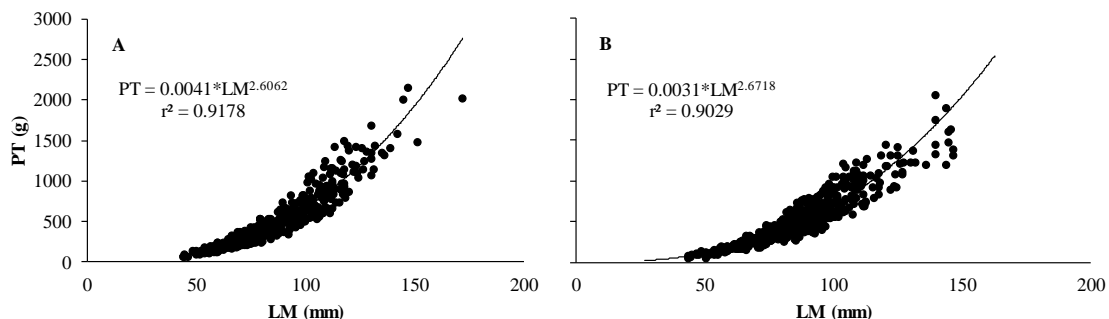


Figura 2.2. Relaciones morfométricas entre el peso total (PT) y la longitud dorsal del manto (LM) para hembras (A) y machos (B) de *Octopus insularis* del Sistema Arrecifal Veracruzano, México.

3.5 Estructura de tallas

Los machos variaron entre 48 y 2,063 g en PT (519.95 ± 29.17 g; promedio \pm 95 % I.C.) y entre 26 y 163 mm LM (85.34 ± 1.77 mm). En hembras, la talla varió entre 63 y 2,028 g PT (514.51 ± 31.53 g) y entre 42 y 172 mm LM (85.52 ± 1.85 mm) (Fig. 2.3). En general, ni el PT ni la LM difirieron significativamente entre sexos (Prueba *U* de Mann-Whitney, $P > 0.05$).

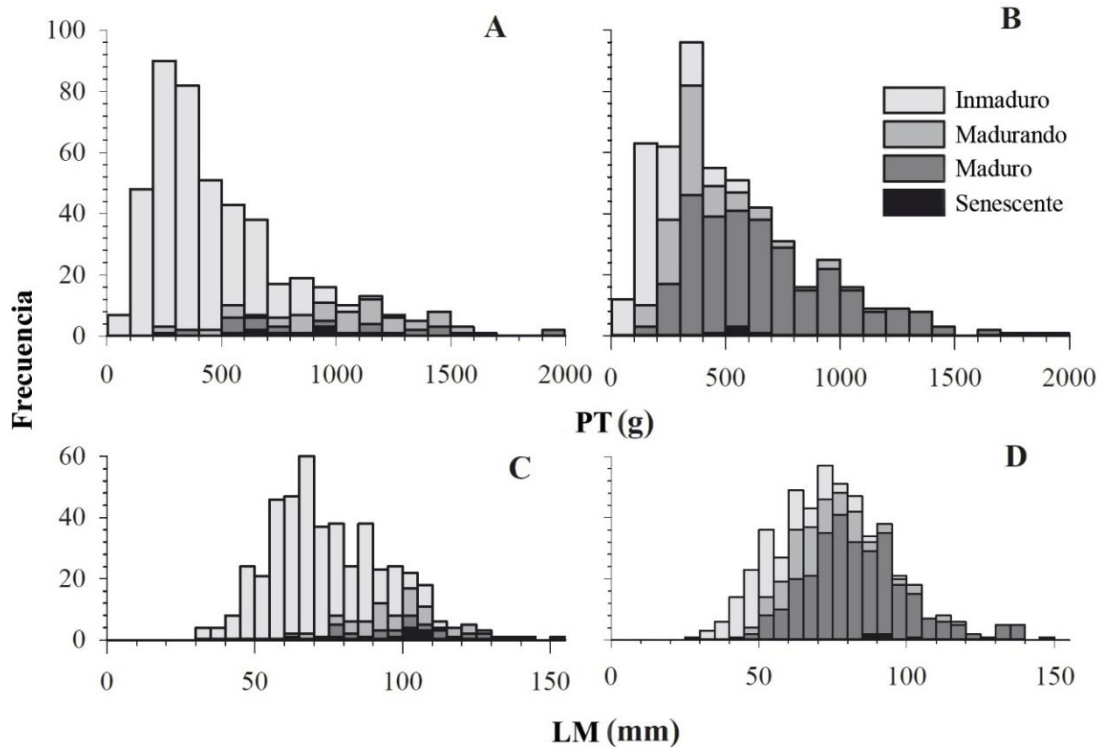


Figura 2.3. Distribución de frecuencias acumuladas de peso total (PT; A, B) y longitud del manto (LM; C, D) de hembras (izquierda) y machos (derecha) de *O. insularis* por estadio de madurez.

3.6 Reclutamiento

Los juveniles representaron el 13 % de los individuos muestreados, incluyendo 61 hembras y 64 machos. Los machos juveniles se registraron sólo entre abril y septiembre, mientras que las hembras juveniles se registraron en todos los meses excepto marzo y octubre. El número de juveniles fue máximo en junio para ambos sexos lo que podría ser indicativo de un pico de reclutamiento anual (Fig. 2.4).

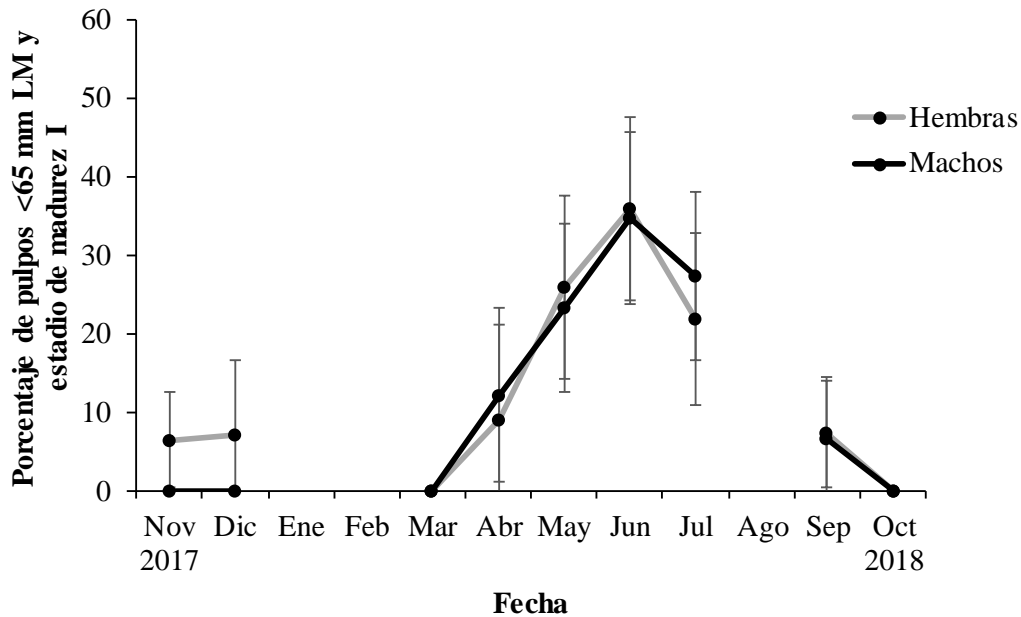


Figura 2.4. Variación mensual en el reclutamiento de *Octopus insularis* (los puntos negros indican el porcentaje de juveniles \pm 95 % I. C. para el porcentaje) entre noviembre de 2017 y octubre de 2018.

3.7 Talla a la madurez

Octopus insularis madura en un intervalo amplio de tallas, con las hembras madurando a mayor talla que los machos (Fig. 2.5). El macho maduro más pequeño pesó 144 g PT mientras que la hembra madura más pequeña pesó 333 g PT (Fig. 2.3). La talla a la madurez fue 870 g (en peso, PT₅₀ %) y 108 mm (en longitud del manto, LM₅₀ %) para hembras y 590 g (PT₅₀ %) y 90 mm (LM₅₀ %) para machos (Fig. 2.6). Considerando que la talla de primera captura fue, en promedio, de 355 g PT para las hembras y 385 g PT para los machos, aproximadamente el 88 % de las hembras y el 73 % de los machos, fueron capturados por debajo de la talla de madurez (PT₅₀ %, Fig. 2.7).

CAPÍTULO 2. DINÁMICA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

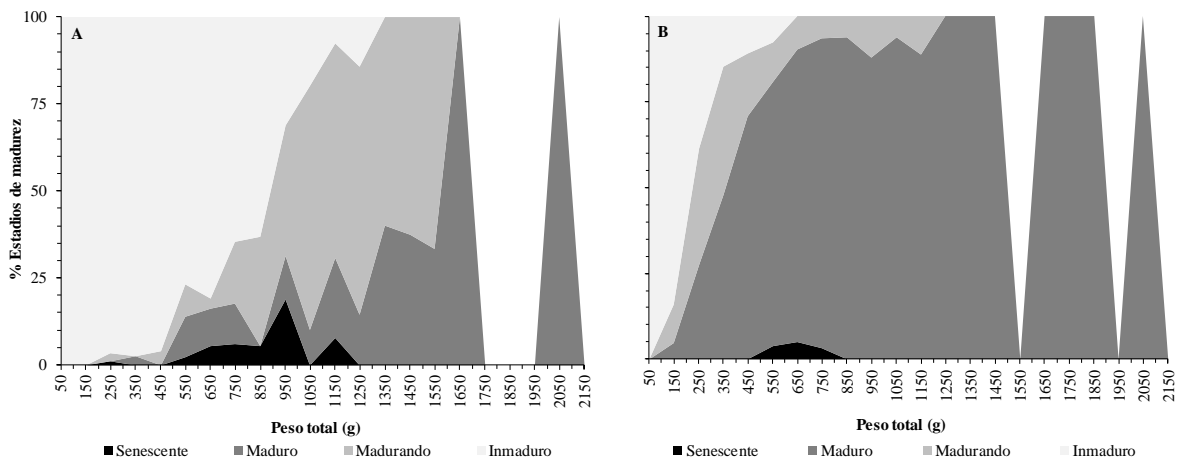


Figura 2.5. Frecuencias acumuladas de los estadios de madurez por clases de 100 g de peso para hembras (A) y machos (B) de *Octopus insularis* del SAV, México. Las áreas en blanco representan ausencia de datos.

CAPÍTULO 2. DINÁMICA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

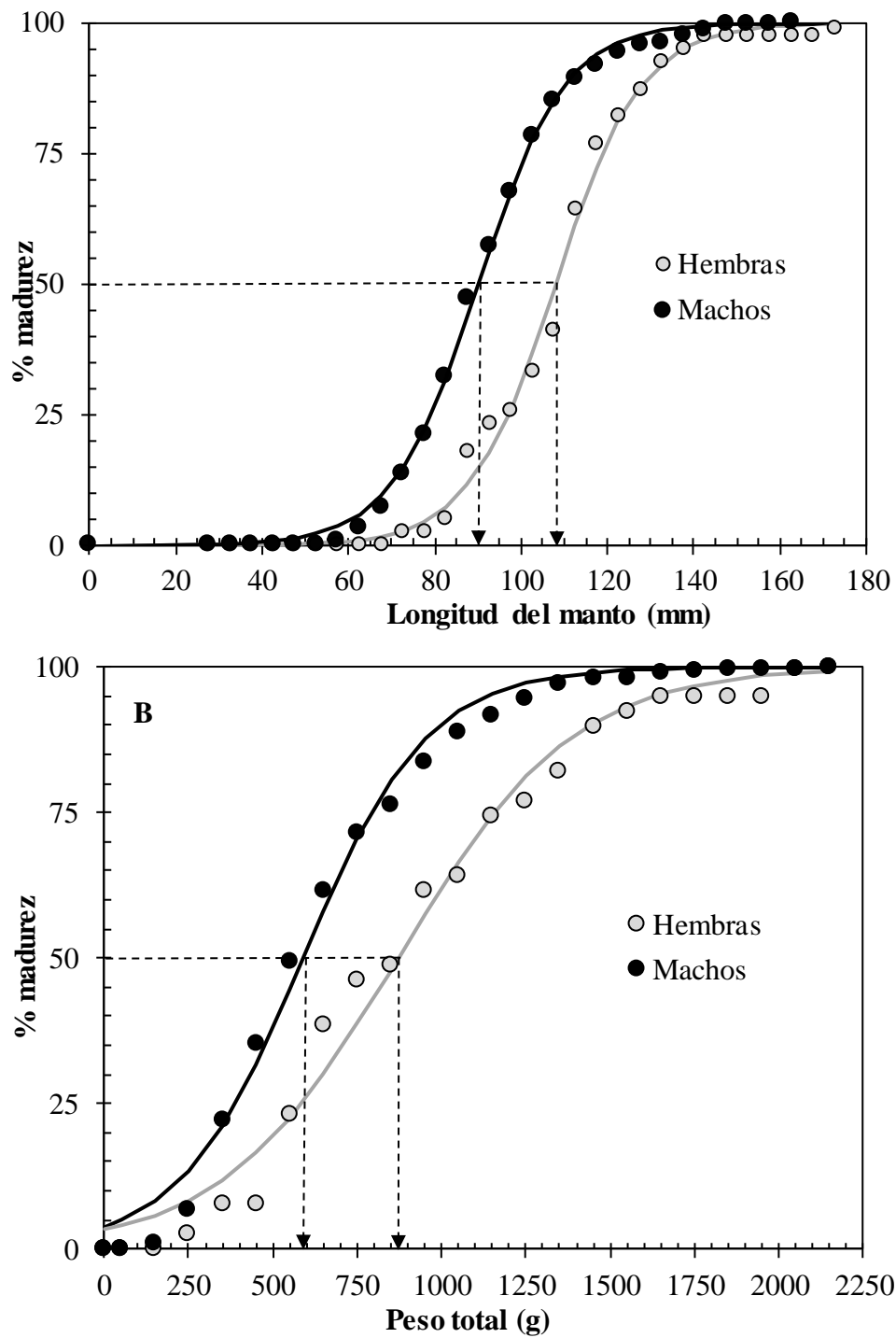


Figura 2.6. Ojivas de madurez correspondientes a la longitud dorsal del manto, LM (A) y el peso total, PT (B) para *O. insularis* por sexo.

CAPÍTULO 2. DINÁMICA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

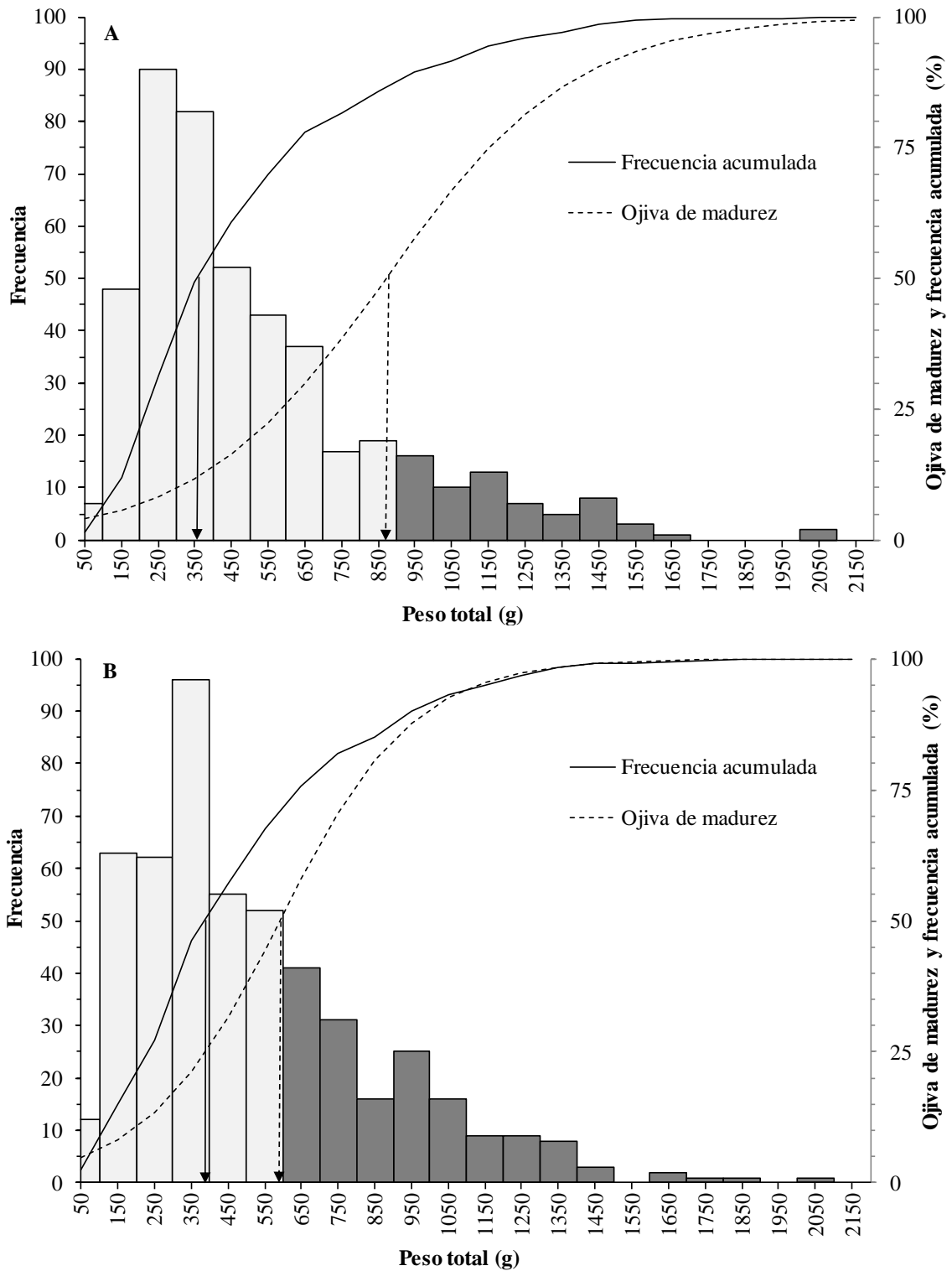


Figura 2.7. Distribución de tallas, talla de primera captura (flecha sólida) y talla a la madurez (flecha punteada) de hembras (A) y machos (B) de *O. insularis*. Las barras color gris claro indican las clases de talla inferiores a la talla a la madurez (PT₅₀ %).

4. Discusión

La población de *O. insularis* del SAV muestra una dinámica reproductiva bien definida y una estructura poblacional estable, con organismos que crecen y maduran durante un ciclo anual. Aunque en pequeñas cantidades, se observaron individuos maduros y desovados/senescentes durante todo el periodo de estudio, lo que indica la existencia de un extenso periodo de actividad reproductiva. Esta característica se ha observado también en la población de *O. insularis* de Brasil, así como en otras especies tropicales como *O. mimus* y *O. maya* (Markaida *et al.*, 2017; Markaida *et al.*, 2018) y se considera una estrategia para superar posibles efectos negativos de factores ambientales como la temperatura, la disponibilidad de alimento o la depredación, dado que un reclutamiento no exitoso podría comprometer a toda la población (Boyle & Rodhouse, 2005).

La mayoría de los ejemplares maduros fueron registrados en marzo, sin embargo, debido a que no pudieron tomarse datos en los meses de enero y febrero como consecuencia del periodo de veda, no fue posible determinar con precisión cuándo se presentó la mayor frecuencia de individuos maduros. Sin embargo, dado que la significativa disminución del peso corporal y el porcentaje de hembras maduras entre marzo y abril están probablemente relacionados con la mortalidad post-puesta (Fernández-Núñez *et al.*, 1996), inferimos que la reproducción y el desove tienen lugar durante los meses de invierno. Además, para pulpos merobentónicos de aguas tropicales, es común encontrar un desfase de entre cinco y seis meses entre los picos de desove y reclutamiento (Raberinary & Benbow, 2012). En concordancia, la máxima abundancia de juveniles (individuos inmaduros < 65 mm LM), registrada en junio y julio (ver Fig. 2.4), podría estar correlacionada con un periodo de desove entre diciembre y febrero. Estos resultados difieren de los de Lima *et al.* (2014b) para *O. insularis* en Brasil, quienes reportan varios picos de madurez durante un ciclo anual, de unos tres meses de duración y apareciendo en intervalos de entre siete y 10 meses. Sin embargo, dada la mayor estabilidad y la menor estacionalidad de las regiones tropicales en comparación a las templadas, es esperable que las poblaciones sean más estables en latitudes menores (Vázquez & Stevens, 2004).

La existencia de un acusado pico de desove durante un ciclo anual ha sido reportado también para *O. vulgaris* y relacionado con la presencia de un fuerte proceso estacional de afloramiento costero (Otero *et al.*, 2007). La concordancia entre el momento de la eclosión y la existencia de condiciones óptimas para el crecimiento es un factor crítico para el éxito del

reclutamiento (Boyle & Rodhouse, 2005). En este sentido, la mezcla de masas de agua y el subsecuente incremento de nutrientes y zooplancton se han relacionado con una mayor abundancia de paralarvas (Roura *et al.*, 2016, 2019). De acuerdo con Salas Pérez *et al.* (2012), la circulación en el SAV tiene una importante estacionalidad; las corrientes están fuertemente influidas por los frentes fríos provenientes del norte (los “nortes”) durante el otoño y el invierno y por los vientos del sur durante el verano. Como resultado de estas condiciones, entre septiembre y marzo, la columna de agua es verticalmente homogénea, con temperaturas bajas (< 20.5 °C) hasta más de 40 m de profundidad, mientras que entre mayo y agosto está fuertemente estratificada, con aguas muy cálidas en los primeros 20 m (> 28 °C), descendiendo hasta ~ 22 °C a 40 m de profundidad (Mateos-Jasso *et al.*, 2012); por tanto, la mezcla de la columna de agua a finales del invierno podría favorecer el desarrollo de las paralarvas de *O. insularis* en el SAV.

La relación entre un descenso de las temperaturas y una mejor condición reproductiva ha sido reportada también para *O. maya*, una especie cercana, presente también en el GoM. Angeles-Gonzalez *et al.* (2017) determinaron que el rendimiento reproductivo óptimo de esta especie estaba relacionado con la temporada de “nortes”, en la que la temperatura superficial del mar cae por debajo de los 27 °C. Estas observaciones también se han visto apoyadas por experimentos de laboratorio que determinaron que en *O. maya*, el desove se ve inhibido a 31 °C mientras que temperaturas por debajo de 27 °C favorecen la fertilización, el desarrollo embrionario y la supervivencia de los juveniles (Juárez *et al.*, 2015). Dada la escasa distancia genética entre *O. maya* y *O. insularis* (González-Gómez *et al.*, 2018a), y la cercanía de su distribución dentro del GoM, parece lógico suponer que el desove durante los meses de invierno también podría favorecer el rendimiento reproductivo de las hembras de *O. insularis* en el SAV.

En este estudio, sólo el 5.8 % de las hembras estaban maduras ($n = 29$), mientras que el 2 % habían desovado ($n = 10$). Lima *et al.* (2014b) obtuvieron resultados similares para esta especie en Brasil, analizando animales capturados mediante buceo libre y con potes a profundidades inferiores a 15 m (5 % de las hembras maduras y sólo una hembra desovada). Esto apoya la hipótesis de que las hembras maduras realizan migraciones fuera de las áreas de pesca para desovar, previsiblemente hacia aguas más profundas. Estas migraciones reproductivas han sido reportadas también en otras especies del género *Octopus*. Raberinary & Benbow (2012) estudiaron los patrones reproductivos de *O. cyanea* en Madagascar y observaron que las hembras maduras y

desovadas estaban prácticamente ausentes en las áreas de pesca. De forma similar, Oosthuizen & Smale (2003) refieren que en Sudáfrica, las hembras de *O. vulgaris* en fase de maduración migran hacia aguas más profundas en las que completan la maduración, desovan y cuidan de la puesta. Por otro lado, Guerra *et al.* (2015) encontraron que en el noroeste de España, las hembras de *O. vulgaris* muestran una notable preferencia para desovar en áreas con fondos duros a profundidades de unos 20 m. Se han propuesto diversas explicaciones para este comportamiento, incluyendo la búsqueda de refugios apropiados por parte de las hembras (Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005) y la existencia de ambientes más estables en hábitats más profundos (Roberts *et al.*, 2015; Thomas *et al.*, 2015).

Los pescadores artesanales del SAV capturan los pulpos mediante buceo libre con ayuda de un gancho pulpero, lo que suele limitar la pesca a zonas arrecifales someras (aprox. 3 m de profundidad) (González-Gómez *et al.*, 2018a). Recientemente, Ortiz-Lozano *et al.* (2018) reportaron la existencia de 18 arrecifes sumergidos tanto dentro, como fuera del Parque Nacional, que representan un área de unas 595 ha y un perímetro de 50.8 km. La profundidad mínima en la mayoría de estos arrecifes es > 10 m (Ortiz-Lozano *et al.*, 2018), quedando así fuera del alcance de la mayoría de los pescadores. Por tanto, la migración de hembras maduras desde aguas someras hacia los arrecifes sumergidos podría ser clave para garantizar su éxito reproductivo y el reclutamiento de juveniles hacia zonas someras del sistema arrecifal (Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa, 2002; Raberinary & Benbow, 2012; Benbow *et al.*, 2014). Aunque para confirmar esta hipótesis serían necesarios muestreos adicionales para determinar la presencia de hembras maduras en aguas profundas durante el periodo reproductivo, es frecuente que éstas se capturen ilegalmente (mediante buceo con equipo autónomo) a profundidades de unos 30 m durante los meses de invierno (R. González Gómez, obs. pers.). Además, en la pesquería de potes brasileña se han encontrado hembras maduras y desovadas a profundidades de entre 19 y 45 m (Lima *et al.*, 2014b). De confirmarse estas hipótesis, podría llegarse a dos conclusiones: en primer lugar, dentro del SAV, las hembras maduras estarían regulando el reclutamiento hacia aguas someras desde zonas más profundas y, en segundo lugar, el gancho pulpero debe seguir siendo el único arte de pesca permitido pues el empleo de otros métodos de captura en aguas más profundas, como los potes o el buceo con equipo autónomo, podría ejercer presión adicional innecesaria a la población de *O. insularis* del SAV al capturarse hembras maduras y en proceso de cuidado de la puesta.

Nuestros análisis mostraron que la talla a la madurez fue 590 g PT_{50%} (90 mm LM_{50%}) para machos y 870 g (108 mm) para hembras. Por tanto, los machos maduran antes que las hembras, previsiblemente para competir por la cópula con las hembras, antes incluso de que éstas hayan madurado (Lima *et al.*, 2014a). Aunque estos valores podrían estar ligeramente subestimados debido a la ausencia de datos en parte del ciclo reproductivo (el periodo de veda en enero y febrero), la observación de varias hembras en cautiverio ha confirmado valores similares (~ 820 g) en días previos al desove (Piedad. S. Morillo-Velarde, obs. pers.), lo cual confirma nuestras estimaciones. Jiménez-Badillo *et al.* (2008b) reportaron que en el SAV, los machos de *O. vulgaris* maduran a 700 g PT y 110 mm LM mientras que las hembras lo hacen a 1,400 g PT y 140 mm LM; aunque posiblemente la especie estudiada por estos autores fuese también *O. insularis*, sus estimaciones de la talla a la madurez difieren mucho de las aquí presentadas. Una posible explicación para este hecho podría ser el haber empleado diferentes aproximaciones metodológicas de cálculo, sin embargo, dado que la talla a la madurez de *O. maya* ha sido estimada en 1,024 g PT (124 mm LM) para hembras y 484 g PT (91 mm LM) para machos (Markaida *et al.*, 2017), y dado que esta especie alcanza tallas mucho mayores (p. ej. hasta 5,760 g, Van Heukelem, 1976), consideramos que para una especie de tamaño medio como *O. insularis*, las estimaciones aquí presentadas son verosímiles y apropiadas. En cambio, nuestras estimaciones prácticamente duplican las reportadas para la especie en Brasil (PT_{50%}: 215.2 g en machos y 493.7 g en hembras, Lima *et al.*, 2014b). Sin embargo, estos autores consideraron individuos en maduración (estadio II) para sus estimaciones y no incluyeron a las hembras desovadas, sesgando con ello hacia tamaños menores los valores de PT_{50%}. Por otro lado, la talla a la madurez de las hembras de *O. vulgaris* es de alrededor de 2 kg PT (Silva *et al.*, 2002; Otero *et al.*, 2007). Por tanto, nuestros resultados apoyan los de Lima *et al.* (2014b) en cuanto a que *O. insularis* madura a tallas considerablemente menores que *O. vulgaris*, resaltando la importancia de establecer medidas de manejo diferentes para ambas especies.

En general, no se encontraron diferencias en la proporción esperada de sexos 1:1. Esta observación es común también en otras especies de pulpo, especialmente en aquellas que son capturadas con artes de pesca no selectivas por sexo tales como arpones o ganchos (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011; Raberinary & Benbow, 2012) o en aquellas cuyo ciclo de vida se desarrolla por completo en las zonas de pesca (Markaida *et al.*, 2017). No obstante, los machos fueron significativamente más abundantes en las capturas de diciembre. El sesgo hacia los machos en la

proporción de sexos durante la época reproductiva es común cuando los organismos son capturados con líneas cebadas, pues las hembras no se alimentan durante este periodo (Roper *et al.*, 1984; Boyle, 1990; Narvarte *et al.*, 2013). Sin embargo, teniendo en cuenta que, en el SAV, *O. insularis* es capturado con ganchos, la migración de hembras hacia aguas más profundas para desovar, parece una explicación más plausible para esta observación.

Nuestros resultados apoyan estudios previos que indican que las grandes hembras maduras raramente frecuentan las zonas de pesca intermareales y submareales someras (Raberinary & Benbow, 2012). En el caso particular del SAV, no sería necesario modificar las vedas para proteger la reproducción ya que las hembras maduras permanecerían fuera del alcance de los pescadores. Además, es sabido que los beneficios de extender los periodos de veda se disipan rápidamente una vez que ésta termina, pues durante los primeros días de pesca tras su levantamiento se registran niveles de esfuerzo pesquero extremadamente elevados (Benbow *et al.*, 2014). Los individuos juveniles, sin embargo, se encuentran totalmente expuestos, ya que son fácilmente descubiertos por los pescadores en aguas someras y claras. Las áreas arrecifales someras también constituyen el hábitat preferido por los juveniles de *O. insularis* en Brasil (Bouth *et al.*, 2011), donde la disponibilidad de alimento y refugio favorecen su agregación (Leite *et al.*, 2009). Así, la elevada diversidad y abundancia de crustáceos encontrados entre el cascajo de las aguas someras de los arrecifes tropicales (González-Gómez *et al.*, 2018b; Rosas-Luis *et al.*, 2019) podría explicar la abundancia de juveniles en las áreas de pesca, donde la estructura arrecifal también ofrece una protección efectiva frente a los depredadores.

En conclusión, reconocer al pulpo común del SAV como *O. insularis* evidenció la necesidad de evaluar la dinámica poblacional de la especie (González-Gómez *et al.*, 2018a). De acuerdo con nuestros resultados, las tallas mínimas legales actuales para las especies de pulpo capturadas en aguas del Golfo de México y mar Caribe (110 mm LM o 450 g PT, DOF 2019) deberían ser actualizadas y ajustadas en las regulaciones oficiales para considerar también a *O. insularis*; habida cuenta de la escasa presencia de hembras maduras en las capturas, pensar en una LM legal sin distinción de sexos (p. ej. 90 mm LM), podría ser más apropiada para esta población. En cualquier caso, nuestros resultados evidencian que, aunque se considerasen estos valores, la mayoría de las capturas habrían sido ilegales. Como se muestra en la fig. 2.7, el 88 % de las hembras y el 73 % de los machos se pescaron por debajo de la talla de madurez (PT₅₀ %) en el curso de un

año. En el caso de especies con ciclos de vida cortos, como es el caso de muchos pulpos, el solapamiento generacional es muy limitado o inexistente, lo que supone que el tamaño de la población en cualquier punto del ciclo de vida de la especie depende por completo del éxito del reclutamiento anual (Boyle & Rodhouse, 2005). En este sentido, la sustentabilidad de la pesquería del SAV podría verse comprometida, considerando además que las áreas de pesca del parque son relativamente pequeñas y que la actividad diaria de los pescadores es intensa (CONAMP, 2017). Como indican Rodhouse *et al.* (2014), los stocks de cefalópodos son vistos normalmente como resilientes, recuperándose rápidamente tras su explotación, sin embargo, una combinación de factores ambientales desfavorables y una sobreexplotación continua pueden causar el colapso de la pesquería. Por tanto, la tarea más urgente en la pesquería del SAV es acordar con los sectores interesados la implementación de medidas regulatorias adecuadas al stock con la base científica más actualizada para permitir una explotación sostenible del recurso.

CAPÍTULO 3

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *O. INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

PUBLICACIÓN ASOCIADA A ESTE CAPÍTULO:

González-Gómez R, Meiners-Mandujano C, Markaida U & Jiménez-Badillo L. Unveiling the distribution of *Octopus insularis* in the tropical western Atlantic with the combined use of Maxent and the iNaturalist database. En preparación.

CONGRESO:

Autores: **González-Gómez, R.**, Meiners-Mandujano, C., Markaida, U. & Jiménez-Badillo, L.

Título: Exploring octopus species complexes in the southwestern Gulf of Mexico.

Tipo de participación: Ponencia oral.

Congreso: ICYMARE 2020.

Lugar y fecha de celebración: Bremen, Alemania, 26 y 27 de agosto de 2020.

INTRODUCCIÓN

Todas las especies animales ocupan una región geográfica más o menos definida, que denominamos área de distribución, la cual es producto de una compleja combinación de procesos que comienza con la aparición de la especie en el proceso evolutivo y sus desplazamientos por el espacio geográfico a lo largo del tiempo (Argáez *et al.*, 2005). Desde un punto de vista ecológico y pesquero, el conocimiento de la distribución espacial de una especie y su relación con el ambiente es un requerimiento esencial para la conservación de su hábitat y su explotación sustentable pues permite evaluar y administrar correctamente su pesquería al establecer medidas de manejo adecuadas tales como zonas cerradas a la pesca (Rodhouse *et al.*, 2014; Lauria *et al.*, 2016).

De acuerdo con Soberón *et al.* (2017), el área de distribución de una determinada especie está determinada causalmente por sus tolerancias ambientales (su nicho fundamental), la presencia o ausencia de otras especies (p. ej. competidoras, depredadoras, etc.) y sus posibilidades de dispersión en periodos de tiempo y desde áreas originales relevantes; es decir, un área de distribución depende de muchos factores, además del nicho fundamental de la especie. El conocido como diagrama BAM (Fig. 3.1, Soberon & Peterson, 2005; Peterson, 2009) expresa la idea anterior de forma muy ilustrativa. De acuerdo con Peterson *et al.* (2011), el diagrama BAM, que es una representación abstracta del espacio geográfico (“G”), muestra que una especie tiene altas probabilidades de ser encontrada en aquellos lugares en los que simultáneamente: 1) existan condiciones bióticas favorables para su supervivencia (el área en la que la especie de interés puede excluir a sus competidores o coexistir con ellos, región “B”); 2) existan las condiciones abióticas y recursos necesarios para su subsistencia (región “A”), esto es, la expresión geográfica del nicho fundamental y 3) haya sido posible la dispersión de la especie desde la región de su origen histórico (región “M”). La zona de interacción entre las tres regiones anteriores se denomina área de distribución ocupada, “ G_0 ” y es la fracción de la región geográfica accesible para la especie en la que las condiciones abióticas y bióticas permiten que ésta mantenga una población viable, con una tasa de crecimiento poblacional total positiva; por tanto, G_0 representa el nicho realizado de la especie (N_R). La zona “ G_I ” representa una región con condiciones bióticas y abióticas favorables pero que se ha mantenido fuera de las capacidades de dispersión de la especie, es decir es un área en la que la especie podría prosperar si consiguiese llegar; así, G_I representa el área de ocupación potencial.

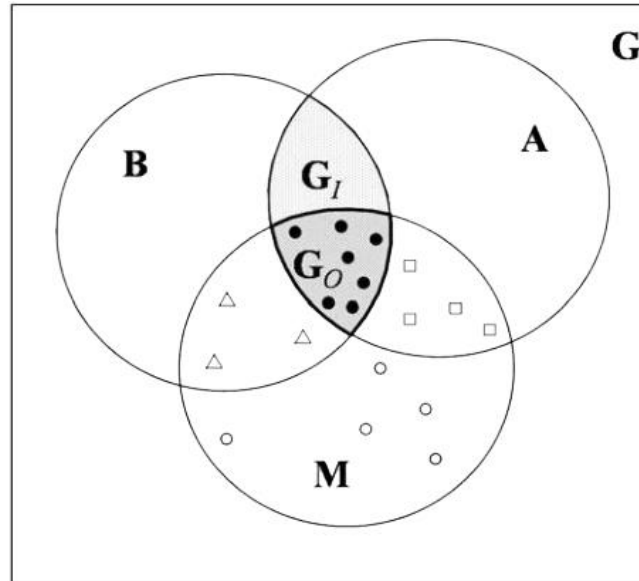


Figura 3.1. El diagrama BAM es una representación del espacio geográfico “G” en el que se ilustra la relación entre las regiones con condiciones favorables de tipo biótico “B”, abiótico “A” y de movilidad “M”. G_O representa el área de distribución ocupada por la especie y G_I el área de ocupación potencial. Los símbolos representan poblaciones ficticias: los círculos rellenos son poblaciones fuente; los triángulos vacíos son poblaciones sumidero con tasas de crecimiento negativas por exclusión competitiva; los cuadrados vacíos son poblaciones sumidero con tasas de crecimiento negativas por falta de condiciones ambientales propicias; los círculos vacíos son combinaciones de los dos anteriores. Modificado de Soberón (2010).

La forma más certera de determinar la distribución geográfica de una especie es constatar su presencia en el medio a través de muestreos o censos; no obstante, el muestreo de organismos en áreas muy extensas es una tarea compleja que requiere abundantes recursos y periodos de tiempo prolongados, especialmente en ambientes acuáticos, ya que supone un elevado coste económico y demanda mucho tiempo. Una alternativa eficaz para evitar estos inconvenientes es la utilización de mapas de idoneidad de hábitat (MIH), conocidos también como mapas de distribución potencial porque permiten hacer inferencias sobre la distribución potencial de una determinada especie en áreas muy amplias con base en las características ambientales del hábitat (Kearney & Porter, 2009; Sillero, 2011). Los MIH son muy útiles para inferir la presencia o la ausencia de una determinada especie en áreas que han sido escasamente muestreadas o que no han sido muestreadas en absoluto.

Esto permite: a) dirigir el esfuerzo de muestreo en campo hacia áreas en las que es más probable que la especie esté presente; b) evaluar la información disponible sobre la especie en relación a la alteración de su hábitat e c) identificar lugares con alta prioridad para la conservación (Thorne *et al.*, 2012).

El desarrollo de los MIH requiere de la construcción previa de un modelo de nicho ecológico (MNE, Peterson *et al.*, 2011) y su posterior proyección sobre un área geográfica determinada. La relación entre la modelación de nichos ecológicos (MNE) y la inferencia de la distribución de las especies con base en los mapas de idoneidad del hábitat, se basa en la llamada “dualidad de Hutchinson”, una hipótesis propuesta por Hutchinson (1957) sobre la correspondencia entre el espacio geográfico (definido y tridimensional) y el espacio ambiental (también llamado ecológico o de nicho, que es abstracto y multidimensional): ambos pueden relacionarse empleando software específico cuando se impone una retícula de resolución dada, con una proyección determinada, sobre la región de interés, y se obtienen los valores de las variables usadas para el espacio de nicho mediante coberturas ambientales en formato ráster (Soberón *et al.*, 2017). Así, los algoritmos correlativos del software combinan los registros de presencia de la especie objeto de estudio con las capas ambientales seleccionadas (equivalentes a la región A del diagrama BAM) y generan una matriz de datos en el espacio ambiental (modelo de nicho) que es posteriormente proyectada al espacio geográfico (mapa de distribución potencial) como consecuencia de la dualidad de Hutchinson (fig. 3.2; Guisan & Zimmermann, 2000).

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

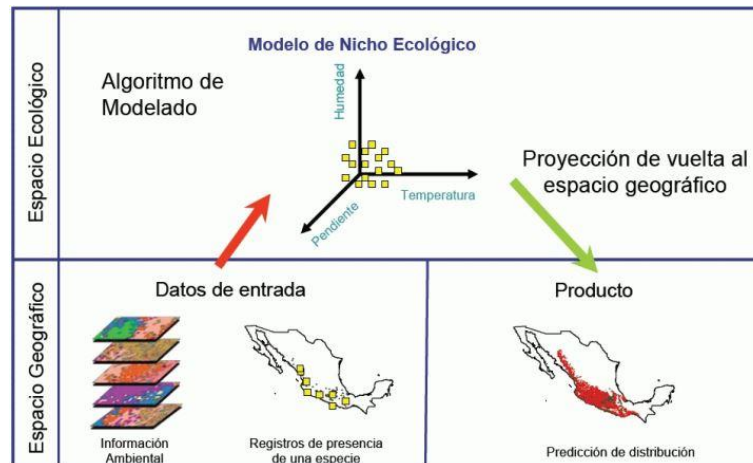


Figura 3.2. Interrelación entre el espacio geográfico y el espacio ambiental, o ecológico (dualidad de Hutchinson). Partiendo de una serie de capas ambientales y registros de presencia de una especie en el espacio geográfico, se realiza un modelo de nicho ecológico en el espacio ambiental empleando algoritmos específicos y éste es proyectado de nuevo sobre el espacio geográfico generando un mapa de distribución potencial. Figura original de E. Martínez-Meyer y A. T. Peterson.

El modelado de máxima entropía (MaxEnt) es una técnica de modelado basada en registros de presencia únicamente que ha sido empleada recientemente en múltiples estudios ecológicos sobre organismos marinos, incluyendo peces (Hacohen-Domené *et al.*, 2017), mamíferos (Thorne *et al.*, 2012) y cefalópodos (Alabia *et al.*, 2015b), ofreciendo además un mayor rendimiento predictivo respecto a otros métodos de modelado de distribución de especies como BIOCLIM y GARP (Elith *et al.*, 2006; Hernandez *et al.*, 2006). El éxito de MaxEnt radica en su procedimiento de regularización, que contrarresta la tendencia a sobre ajustar los modelos cuando se usan pocos datos de presencia (Phillips *et al.*, 2006). Esto permite a MaxEnt compensar la escasez de datos de presencia y realizar predicciones con un alto nivel de precisión incluso en estas condiciones (Hernandez *et al.*, 2006). MaxEnt ofrece además ciertas ventajas sobre otras técnicas de modelación convencionales; en primer lugar, como técnica basada únicamente en registros de presencia, MaxEnt permite modelar la distribución de especies aunque no haya datos de ausencia de la especie en cuestión, lo que resulta muy útil al estudiar especies con amplios rangos de distribución o difíciles de observar, así como para regiones en las que no se realicen muestreos sistemáticos (Elith *et al.*, 2011). Dado que los registros de presencia a menudo proceden de diversas fuentes, MaxEnt puede ser usado para generar modelos robustos usando datos de múltiples

plataformas, tales como el Servicio de información sobre diversidad biológica mundial (GBIF), o el Sistema de información sobre biodiversidad oceánica (OBIS) (Lima *et al.*, 2020). Finalmente, MaxEnt acepta variables tanto continuas como categóricas y proporciona un mapa de distribución predicha continuo, lo que permite visualizar y contrastar los resultados a una escala muy fina dentro del área de estudio (Phillips & Dudík, 2008).

La especie *Octopus insularis* ha sido reconocida recientemente como la sustentante de la pesquería artesanal del suroeste del GoM (Flores-Valle *et al.*, 2018; González-Gómez *et al.*, 2018a). A raíz de ello, se han realizado estudios de biología poblacional que han sugerido que las medidas de manejo vigentes actualmente en el área podrían no ser las más adecuadas para garantizar el mantenimiento del stock a largo plazo (González-Gómez *et al.*, 2020). No obstante, el manejo de esta pesquería ha sido considerado hasta ahora desde un punto de vista regional, sin evaluarse la situación del recurso a una escala mayor, algo que sería deseable teniendo en cuenta la biología de la especie, pues la fase de paralarva propia de ésta sugiere un potencial dispersivo importante, que podría permitir la interconexión entre poblaciones muy distantes (Lima *et al.*, 2017; Castillo-Estrada *et al.*, 2020).

La información disponible sobre la distribución conocida de *Octopus insularis* constituye un buen ejemplo de la potencial utilidad del software MaxEnt para estudios ecológicos a nivel de meso- y macroescala (*sensu* Durán *et al.*, 2002). Desde su descripción en el año 2008 en aguas brasileñas, los límites de la distribución geográfica conocida de *O. insularis* han aumentado enormemente como consecuencia de la realización de nuevos estudios. Hasta la fecha, con base en evidencias genéticas y/o morfológicas, la presencia de organismos adultos ha sido reportada en Brasil (Leite *et al.*, 2008; Sales *et al.*, 2013), las islas oceánicas Ascensión y Santa Helena (Amor *et al.*, 2017), Isla Mujeres, Puerto Rico y Dominica (Lima *et al.*, 2017) y el suroeste del Golfo de México (Flores-Valle *et al.*, 2018; González-Gómez *et al.*, 2018). La rápida extensión de la distribución geográfica de la especie ligada a un aumento en el esfuerzo de muestreo sugiere que ésta aún no se conoce con exactitud. Es en casos como éste en los que el uso de MaxEnt podría facilitar el establecimiento de los límites de la distribución geográfica de la especie.

Hasta la fecha se han descrito más de 33 especies y subespecies de pulpos en el Atlántico occidental, siendo muchas denominaciones descartadas posteriormente como consecuencia de incongruencias taxonómicas (Voss & Toll, 1998). La primera en describirse, *Octopus americanus*,

carece de holotipo, es de localidad y profundidad incierta, y tiene múltiples sinónimos asimismo de profundidades desconocidas (Voss & Toll, 1998). Como consecuencia de estos factores, Norman & Hochberg (2005) consideran el estatus de este taxón como *nomen dubium*, reconociendo sin embargo que dicho nombre debería emplearse en el caso de que los taxa considerados como *O. vulgaris* en el Atlántico occidental (*O. vulgaris* tipo I y tipo II, *sensu* Norman et al., 2016) fuesen diferenciados de *O. vulgaris s.s.* Según Sauer et al. (2019), *Octopus vulgaris* tipo I y tipo II soportan pesquerías en Yucatán y Venezuela a profundidades >10 m, por lo que es poco probable que aquellas observaciones alusivas a *O. vulgaris* a profundidades más someras sean correctas. Estos tipos son morfológicamente semejantes a *O. insularis* (González-Gómez et al., 2018a), por lo que la profundidad de observación es un criterio que cuenta con cierto peso. Recientemente, Avendaño et al. (2020) describieron el taxón presente en Yucatán y rescataron el nombre *Octopus americanus* concluyendo que la especie se distribuye desde el norte de Argentina hasta la costa noroeste de EE. UU. A raíz de este trabajo se sabe que al menos tres especies, con distintas características biológicas, coexisten en el GoM y mar Caribe: *O. maya*, *O. insularis* y *O. americanus*; esto resalta la necesidad de aumentar el conocimiento sobre la distribución de cada taxón, para poder regular eficazmente cada pesquería (Roper, 1983).

A pesar de sus bondades, MaxEnt simplemente puede ofrecernos mapas de idoneidad de hábitat con los cuales pueden hacerse predicciones sobre la presencia potencial de una especie determinada en un lugar concreto. En este sentido, si se quiere conocer la distribución geográfica real de la especie, es necesario, además, validar las predicciones hechas por el programa. Una opción para lograr este objetivo son las herramientas basadas en los programas de ciencia ciudadana (PCC) en los que distintos voluntarios participan en las evaluaciones ambientales (Gura, 2013; Hecker *et al.*, 2018). Los PCC han demostrado ser muy útiles para recabar información a gran escala relacionada con la distribución de especies y la abundancia poblacional, caracteres fenológicos y variables ecosistémicas tales como la productividad primaria y secundaria (Chandler *et al.*, 2017). La Plataforma Virtual Naturalista (<https://www.naturalista.mx/home>; parte de la plataforma internacional iNaturalist), opera sobre la base de la ciencia ciudadana: miles de personas suben sus observaciones diariamente a la plataforma desde todo el mundo, lo que permite generar una enorme base de datos con cobertura mundial, algo que sería imposible realizar por un pequeño grupo de investigadores. Dado que los pulpos viven bajo el agua, el registro de su presencia en un

área determinada sólo es posible a partir de su identificación en los desembarcos (información dependiente de la pesquería) o a través de su observación directa bajo el agua, lo que resulta notoriamente difícil, dada su capacidad de mimetismo. En este sentido, las fotografías subidas por los usuarios a la plataforma aportan información muy valiosa para evaluar la efectividad de las predicciones hechas por MaxEnt, puesto que, al ser observaciones en el medio natural, independientes de la pesquería, se evita el sesgo asociado al uso de artes de pesca particulares.

Los objetivos de este capítulo consistieron en modelar el nicho ecológico para *O. insularis* y discriminar las variables ambientales más influyentes en su distribución y con ello generar un mapa de idoneidad ambiental, empleando el programa Maxent a partir de registros de presencia provenientes de la literatura para identificar áreas potenciales de distribución para la especie, desconocidas hasta la fecha; además, las predicciones de la modelación serán evaluadas mediante el estudio de registros fotográficos independientes de la pesquería e incluidos en la plataforma Naturalista, para determinar la distribución real del recurso y discutir con base en ella las implicaciones para el manejo del recurso a escala local. Con este estudio pretendemos evidenciar también la utilidad de los programas de ciencia ciudadana como un recurso valioso para estudios ecológicos, así como fomentar su uso, pues en muchas regiones constituyen la única fuente de información disponible y verificable retrospectivamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de distribución conocida de *O. insularis* publicada hasta la fecha comprende las aguas del océano Atlántico entre los 20° de latitud sur y los 33° de latitud norte aproximadamente (fig. 3.3). Dada la enorme extensión de esta área, en el presente capítulo se hará énfasis en el área del Gran Caribe (conjunto de territorios bañados por las aguas del mar Caribe, el Golfo de México y las Bermudas). La selección del área de estudio se realizó con base en el hecho de que en el Gran Caribe y áreas adyacentes se manifiestan diversos procesos hidrodinámicos que permiten la conexión oceanográfica entre áreas relativamente lejanas, a nivel de meso- y macroescala (Richardson, 2005), lo que podría estar relacionado con los patrones de distribución espacial de la especie objeto de estudio.

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

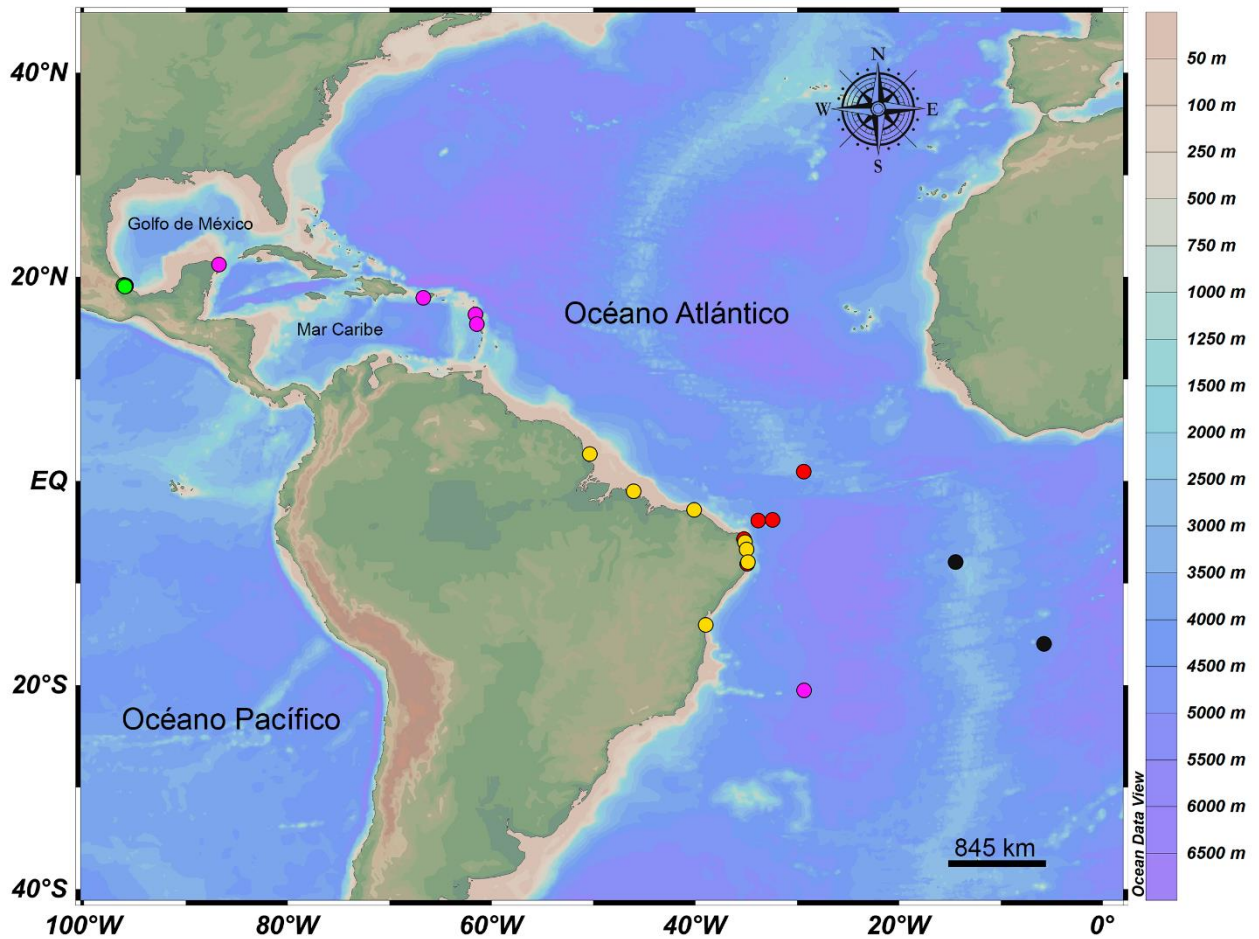


Figura 3.3. Distribución conocida de *Octopus insularis*. Leyenda: puntos amarillos, Leite *et al.* (2008b); puntos rojos, Sales *et al.* (2013); puntos negros, Amor *et al.* (2017); puntos rosas, Lima *et al.* (2017); puntos verdes, González-Gómez *et al.* (2018a).

El Caribe es un mar semicerrado que limita al este y al norte por una cadena de islas cercanas entre sí que actúan como un tamiz para el flujo de agua proveniente del Océano Atlántico. Las islas comprendidas entre Guadalupe y Granada constituyen las Antillas Menores, mientras que las islas situadas al norte, de mayor tamaño (Cuba, Jamaica, La Española y Puerto Rico), son conocidas como las Antillas Mayores. La corriente de las Guayanas (rama sur de la corriente ecuatorial atlántica) pasa entre las Antillas Menores con dirección oeste y forma la principal corriente de la zona, la Corriente del Caribe. Ésta abandona la cuenca caribeña por el noroeste, a través del canal de Yucatán y fluye hacia el Golfo de México formando la Corriente de Lazo, que renueva las aguas del GoM, para finalmente abandonarlo a través del estrecho de Florida y formar

la Corriente del Golfo (fig. 3.4, Duncan *et al.*, 1982). A su vez, las fluctuaciones de la Corriente de Lazo forman eddies anticiclónicas que se desplazan hacia el oeste y eventualmente se disipan cerca de la plataforma continental (Alvera-Azcárate *et al.*, 2009).

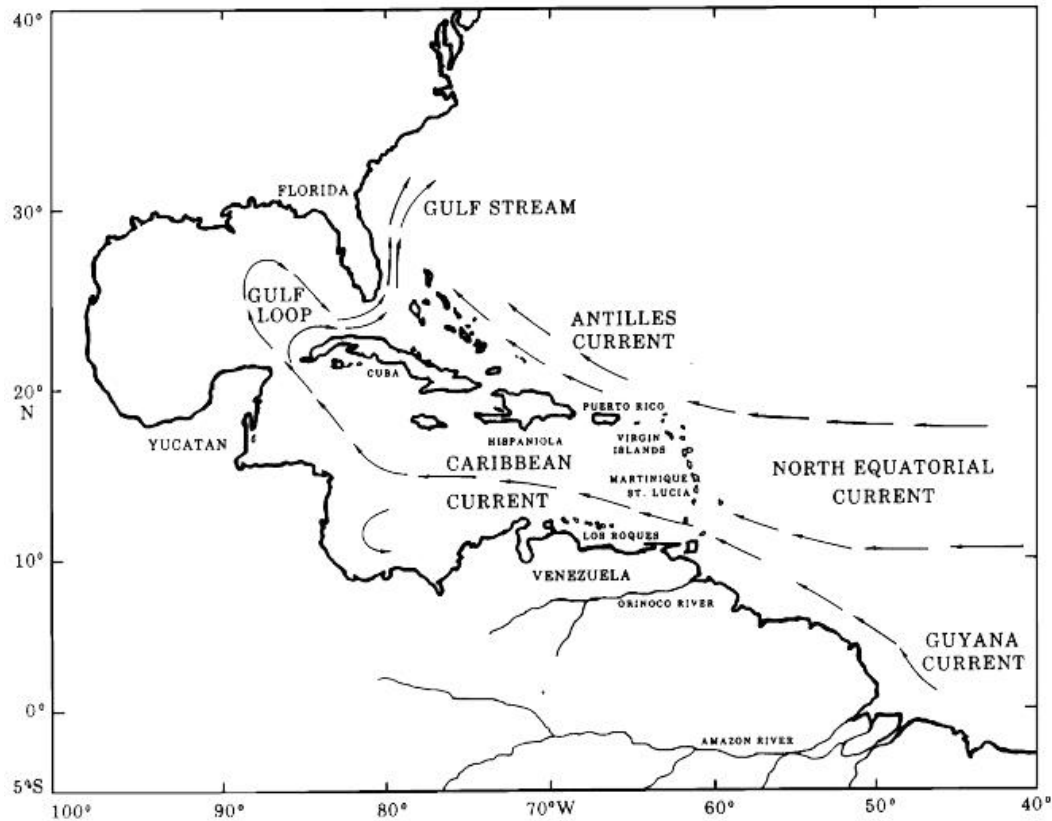


Figura 3.4. Circulación marina superficial en el Gran Caribe. Tomado de Duncan *et al.* (1982).

En esta área se desarrollan diferentes pesquerías de cefalópodos, de tipo artesanal y semi-industrial, que operan a lo largo de la costa oriental americana, incluyendo las pesquerías de *Octopus americanus* en Venezuela y México, y *O. maya* y *O. insularis* en México (Sauer *et al.*, 2019).

Datos de presencia de *O. insularis*

Los datos de presencia de *O. insularis* (tabla 3.1) se obtuvieron a partir de registros de presencia y colecta incluidos en la literatura en los que la identificación de la especie se hubiese realizado con base en características morfológicas específicas o bien con base en análisis genéticos. Se siguió dicho criterio habida cuenta de los múltiples sesgos de identificación en que se ha

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

incurrido durante décadas al trabajar con especies del género *Octopus* identificándolas con base en generalidades morfológicas y/o ecológicas (ver Lima *et al.*, 2017; González-Gómez *et al.*, 2018a; Avendaño *et al.*, 2020).

Tabla 3.1. Registros de presencia de *Octopus insularis* empleados para el modelo de nicho ecológico y el mapa de distribución potencial. Nota: SAV, Sistema Arrecifal Veracruzano; Mx, México; Br, Brasil.

Localidad	Latitud	Longitud	Referencia
Río Grande del Norte, Br	-5.700	-35.192	Leite <i>et al.</i> (2008)
Pernambuco, Br	-8.098	-34.881	
Atolón Rocas, Br	-3.858	-33.801	
Archipiélago Fernando de Noronha, Br	-3.813	-32.393	
Archipiélago de San Pedro y San Pablo, Br	0.917	-29.346	
Amapá, Br	2.659	-50.336	Sales <i>et al.</i> (2013)
Pará-Maranhao, Br	-1.002	-46.016	
Ceará, Br	-2.816	-40.097	
Río Grande del Norte, Br	-5.985	-35.112	
Paraíba, Br	-6.682	-34.931	
Pernambuco, Br	-7.928	-34.814	
Bahía, Br	-14.076	-38.953	Amor <i>et al.</i> (2017)
Ascensión	-7.934	-14.420	
Santa Helena	-15.940	-5.742	
Isla Mujeres, Mx	21.207	-86.722	Lima <i>et al.</i> (2017)
Puerto Rico	17.960	-66.674	
Guadalupe	16.338	-61.545	
Dominica	15.380	-61.412	
Trinidad y Martín Vaz	-20.506	-29.313	
Anegada de Adentro, SAV, Mx	19.224	-96.055	González-Gómez <i>et al.</i> (2018)
Isla Verde, SAV, Mx	19.204	-96.066	
Pájaros, SAV, Mx	19.187	-96.087	

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

Ingenieros, SAV, Mx	19.152	-96.093	
Anegada de Afuera, SAV, Mx	19.166	-95.867	
Cabezo, SAV, Mx	19.086	-95.862	
Isla de Enmedio, SAV, Mx	19.107	-95.935	
Chopas, SAV, Mx	19.084	-95.959	

Muchos de los registros de presencia incluidos en la literatura carecían de coordenadas, indicándose sólo el nombre del estado o isla más cercana; en estos casos, las coordenadas fueron aproximadas empleando Google Earth a partir de la información disponible y considerando la ecología de la especie (p. ej. aguas someras en arrecifes de coral e islas oceánicas, Leite *et al.*, 2008). La información recopilada fue recogida en una base de datos en formato .csv, necesaria para la generación del modelo de nicho ecológico y el mapa de distribución potencial.

Predictores ambientales

Se descargaron de las bases de datos de la NASA (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/>) y de MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013) datos correspondientes a una variable topográfica (batimetría, BAT); dos variables físicas: temperatura superficial del mar (SST) y radiación fotosintéticamente disponible (PAR); y tres variables químicas: salinidad superficial del mar (SSS), materia orgánica particulada (POC) y concentración de clorofila a (CHL). La información ambiental fue descargada en formato ráster (GeoTiff) y ajustada a una resolución espacial común de 2.5 minutos de arco (~ 5 km por pixel) en ArcGIS. Estudios recientes han demostrado que: a) el uso de variables altamente correlacionadas entre sí puede aumentar significativamente el tiempo necesario para generar los modelos y dificultar en gran medida la interpretación de los resultados (Elith & Leathwick, 2009); b) la eliminación de variables con escasa contribución al modelo (parsimonia), puede resultar en una mayor habilidad predictiva (Yiwen *et al.*, 2016). En consecuencia, el conjunto de variables fue sometido a un análisis de correlación en ArcGIS empleando las herramientas contenidas en ArcToolbox. Se estableció un umbral de 0.75 en el coeficiente de correlación de Pearson (Senula *et al.*, 2019), se determinó una alta correlación entre CHA-POC (0.767) y entre PAR-SST (0.914); dado que POC y PAR mostraron a su vez una mayor correlación con el resto de las variables, fueron eliminadas de la modelación, permitiéndonos



retener los predictores ambientales más informativos (Senula *et al.*, 2019). Finalmente, con el fin de satisfacer los requerimientos del software MaxEnt, las variables fueron convertidas a formato ASCII.

El modelo de nicho ecológico

En este estudio se modeló el nicho fundamental (*sensu* Hutchinson, 1957) de *O. insularis* en el Océano Atlántico empleando el software MaxEnt (v. 3.4.1) (Phillips *et al.*, 2006). El algoritmo de máxima entropía MaxEnt permite al usuario predecir la distribución potencial de una especie al correlacionar datos de presencia de la misma y un conjunto de variables ambientales (BAT, SST, SST y [CHL] en este caso). Para ello, Maxent estima la distribución (rango geográfico) de la especie determinando la distribución que tiene la máxima entropía (es decir, la más cercana a la uniformidad geográfica) sujeta a restricciones derivadas de las condiciones ambientales existentes en los lugares de presencia de la especie (Phillips *et al.*, 2017). De esta manera, el algoritmo calcula la probabilidad de presencia de la especie, condicionada a las variables ambientales empleadas y un esfuerzo de muestreo similar al empleado para obtener los datos de ocurrencia usados para generar el modelo (Phillips & Dudík, 2008; Phillips *et al.*, 2017). La salida de Maxent, es decir, la proyección del modelo en el espacio geográfico, determina la idoneidad del hábitat para la especie entre 0 (mínima) y 1 (máxima) (Phillips, 2017).

La modelación se llevó a cabo empleando los ajustes predeterminados de MaxEnt para el número de “background points” (puntos muestreados aleatoriamente en el espacio geográfico y tratados como pseudoausencias, 10,000) y número máximo de 500 iteraciones, con la excepción del parámetro de regularización, que se estableció en 0.5 para reducir el sobreajuste en la modelación (Alabía *et al.*, 2015a). Los datos de presencia fueron divididos aleatoriamente en dos grupos: el 70% de ellos fueron empleados en el ajuste del modelo y el 30% se usaron como puntos de prueba, para calcular el área bajo la curva (AUC) empleando un procedimiento de remuestreo por “bootstrap” con 10 réplicas para generar medidas estadísticas robustas del rendimiento del modelo (Hijmans, 2012). El AUC representa la probabilidad de que una observación aleatoria positiva y otra negativa sean correctamente clasificadas como tales. En los modelos que emplean únicamente datos de presencia, la técnica se aplica para distinguir presencia de ocurrencia aleatoria, en lugar de presencia-ausencia, y puede ser usada como indicativo de significancia estadística

(Phillips *et al.*, 2006). Valores de AUC < 0.50 indican que las predicciones del modelo no superan la aleatoriedad, valores > 0.75 indican una utilidad potencial (Elith, 2006), mientras que valores > 0.90 indican una excelente capacidad predictiva (Phillips *et al.*, 2006). La contribución de cada una de las variables al modelo fue examinada usando la prueba Jackknife, que evalúa el efecto de excluir las variables de forma secuencial, creando modelos con las variables restantes, así como el efecto de construir el modelo empleando una única variable cada vez (Phillips *et al.*, 2006). Las predicciones del modelo sobre los rangos ambientales favorables para *O. insularis* fueron examinados a partir de las curvas de respuesta generadas para cada una de las variables ambientales consideradas.

Adicionalmente, con el objetivo de visualizar el nicho ecológico de *O. insularis*, se empleó la representación gráfica del elipsoide de volumen mínimo (EVM) puesto que las formas convexas han sido propuestas como buenos modelos para la representación del nicho ecológico (Jiménez *et al.*, 2019), dado que es razonable suponer que, si una especie es capaz de soportar los extremos de una variable, debería tolerar en mejor medida los valores intermedios (Drake, 2015). Con el objetivo de reducir la dimensionalidad del espacio ambiental y poder representarlo en tres ejes se realizó un análisis de componentes principales en ArcMap (Osorio-Olvera *et al.*, 2020); éste determinó que las variables SSS, SST y BAT explicaban cerca del 100% de la varianza total, por lo que fueron seleccionadas para generar el modelo EVM.

El mapa de distribución potencial

Empleando el archivo “.asc” generado como resultado del análisis del software MaxEnt, se utilizó ArcGIS para crear el mapa de idoneidad de hábitat para *O. insularis*. Se generó un mapa general, incluyendo toda el área de distribución conocida para la especie, y un segundo mapa, dedicado a la zona del Gran Caribe.

Validación del mapa de distribución potencial



Según Hanlon (1988), el patrón corporal de los cefalópodos consta de componentes cromáticos, de textura y de postura, que se combinan para producir el aspecto general del individuo. En el caso de *O. insularis*, la presencia de una retícula roja y blanca en la cara inferior de los brazos y una barra oscura transversal en la zona del ojo constituye un patrón corporal diagnóstico para la

especie, fácilmente reconocible cuando el animal se encuentra resguardado (Leite & Mather, 2008; González-Gómez *et al.*, 2018a). Teniendo esto en consideración, se empleó la plataforma virtual Naturalista (<https://www.naturalista.mx/observations>), para realizar una búsqueda de registros de *O. insularis* en las zonas predichas por MaxEnt como áreas con una alta idoneidad de hábitat para la especie utilizando las palabras clave: “Orden Octopoda”, “Familia Octopodidae” y “Género *Octopus*”. Las fotografías encontradas siguiendo esos parámetros de búsqueda fueron analizadas y las observaciones clasificadas de forma incorrecta fueron corregidas con base en el reconocimiento de los patrones de coloración antes mencionados.

Tras la reclasificación de las identificaciones incorrectas o imprecisas, se generó una base de datos con las coordenadas de los registros de presencia de la especie en la zona de estudio y se generó un mapa de distribución observada empleando los programas MapViewer y Ocean Data View. Con el objetivo de determinar el esfuerzo de muestreo en el área de estudio, el mapa de distribución observada fue dividido en 5 zonas: 1. Norte del GoM y península de Florida; 2. Sur del GoM y península de Yucatán; 3. Antillas Mayores; 4. Sur del mar Caribe; y 5. Antillas Menores; señalándose en cada una de ellas el número de observaciones clasificadas en la plataforma Naturalista al menos a nivel de “Género *Octopus*”, así como el número de observaciones correspondientes a *O. insularis*.

RESULTADOS

El modelo de nicho ecológico

El modelo Maxent para *O. insularis* presentó muy buen ajuste, con un valor AUC de 0.989 ± 0.002 (media \pm error estándar de 10 simulaciones). El principal predictor ambiental de la idoneidad del hábitat para *O. insularis* fue la batimetría, explicando el 85.3 % de la variabilidad del modelo; en segundo lugar, la SST contribuyó con un 9.4 % a la variabilidad del modelo; la tercera variable en importancia fue la SSS, que contribuyó con un 4.4 % y finalmente, la [Chl-a] contribuyó con un 0.9 %.

De acuerdo a las predicciones del modelo, el índice de idoneidad de hábitat para *O. insularis* es mayor en aguas someras (0-5 m) y cálidas (29-31 °C), de salinidad relativamente elevada (37-38 PSU) y con concentraciones de clorofila relativamente altas (3-4 mg*m⁻³) (Fig. 3.5).

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

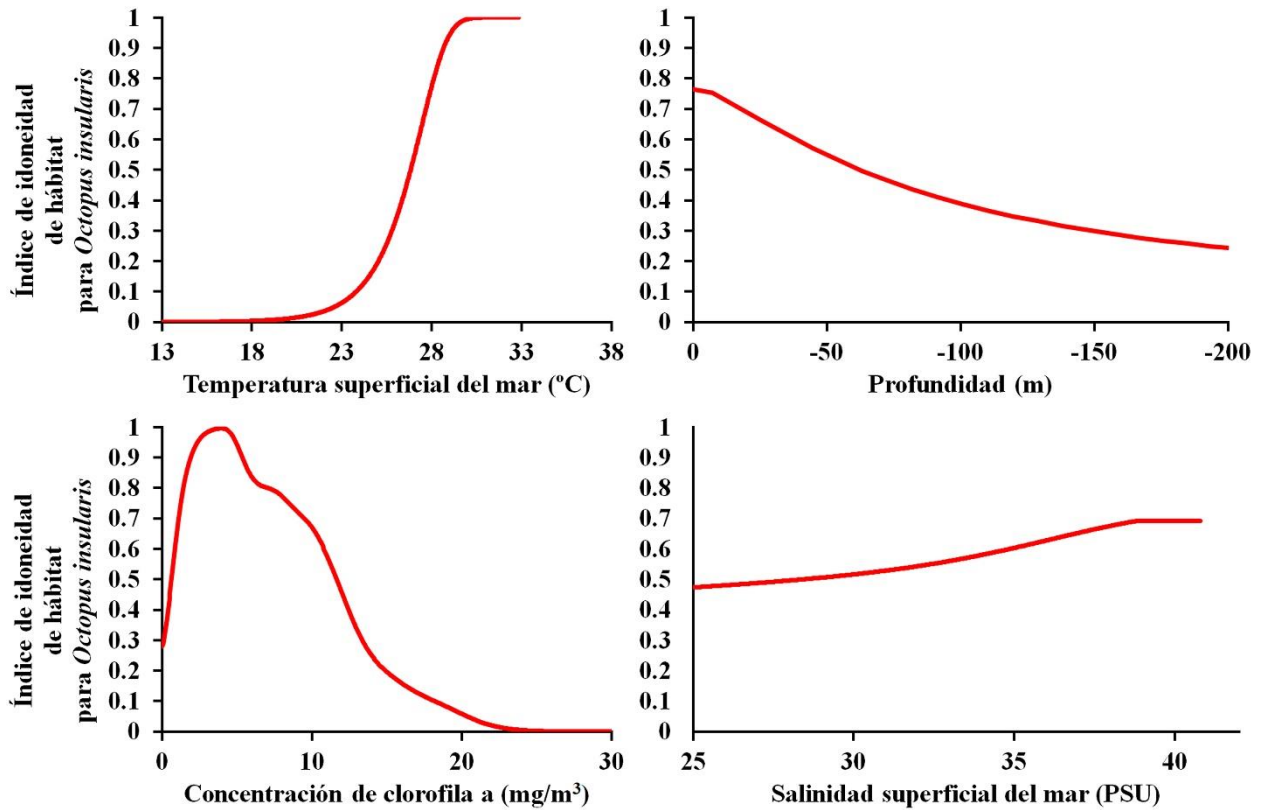


Figura 3.5. Curvas de respuesta ecológica para *O. insularis*. Las curvas de respuesta están basadas en el modelo de nicho ecológico y muestran qué rangos de las variables ambientales favorecen en mayor medida la distribución potencial de la especie. El eje X de las gráficas representa los rangos de las variables ambientales mientras que el eje Y representa la idoneidad de hábitat para la especie.

El modelo de nicho ecológico, representado en tres dimensiones a través del modelo de elipsoide de volumen mínimo (fig. 3.6), reflejó que el nicho fundamental de *O. insularis* comprende aquellos hábitats someros y caracterizados por una salinidad y una temperatura relativamente altas.

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

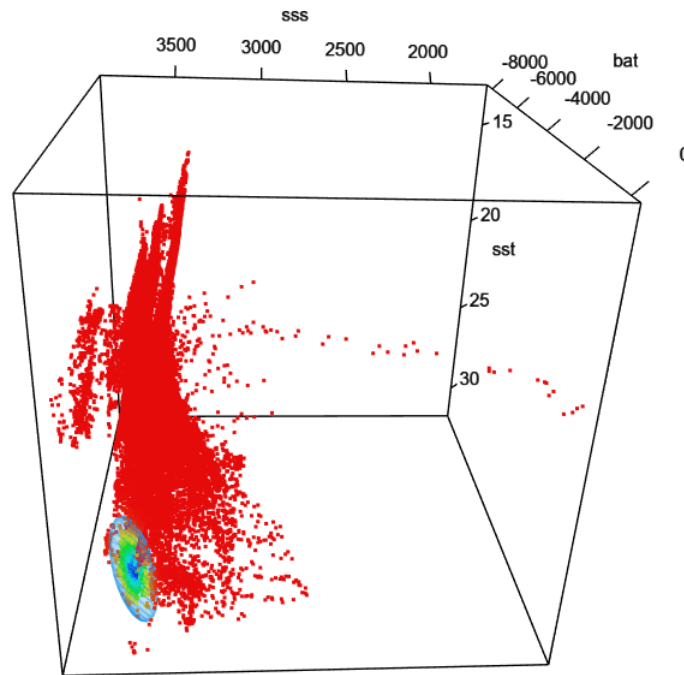


Figura 3.6. Modelo tridimensional del nicho ecológico de *O. insularis*. Los puntos rojos representan combinaciones de las variables ambientales empleadas en el modelo, correspondientes a cada uno de los píxeles presentes en el área de estudio. El elipsoide de volumen mínimo representa el nicho fundamental de *O. insularis* y contiene aquellas combinaciones de las variables ambientales propias de los píxeles con registros de presencia de la especie.

Proyección del modelo de nicho ecológico al espacio geográfico: mapa de idoneidad de hábitat

El MIH indicó que *O. insularis* podría encontrar un hábitat deseable en las aguas someras de prácticamente todo el Atlántico occidental tropical y subtropical, desde Bahía (Brasil), hasta Carolina del Norte, excluyendo el norte y noroeste del GoM (fig. 3.7).

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

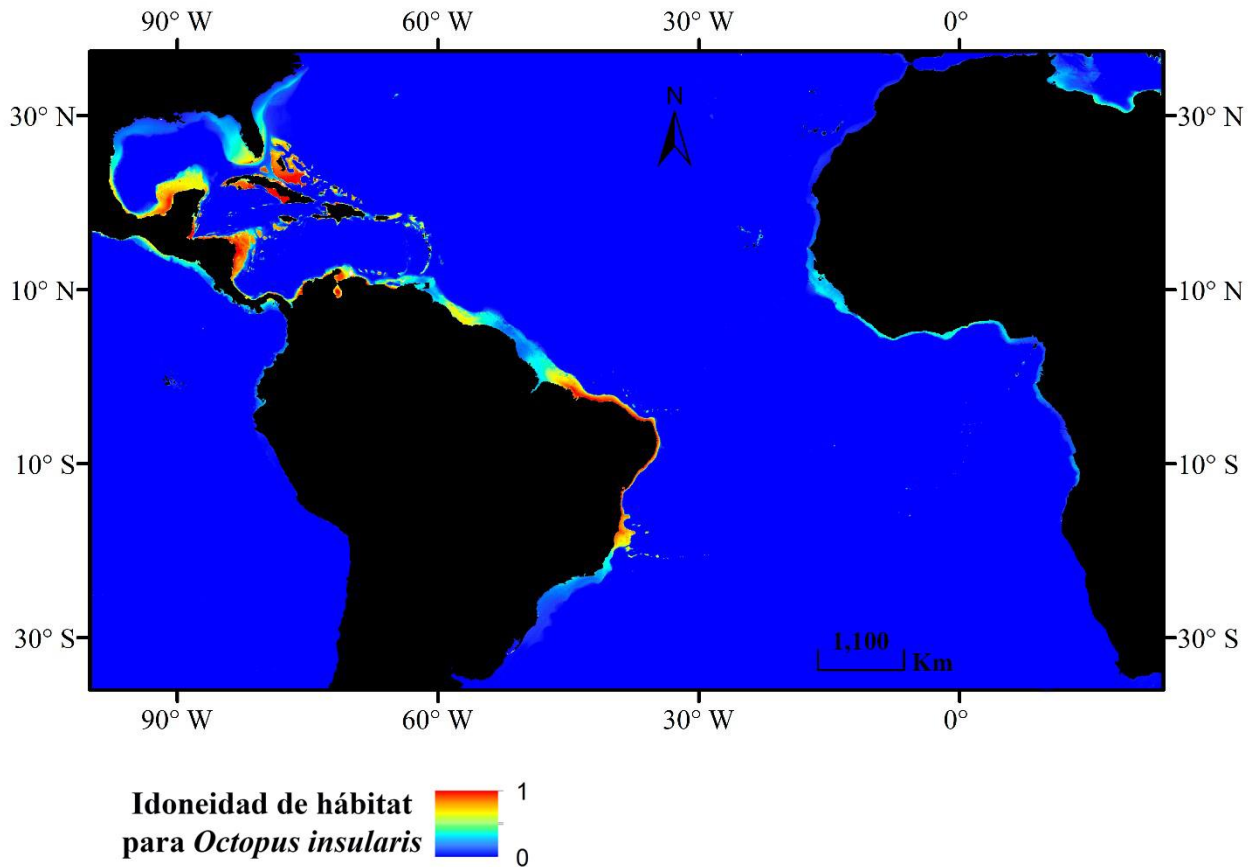


Figura 3.7. Mapa de idoneidad de hábitat para *O. insularis* en el océano Atlántico, generada por Maxent. La escala de colores indica idoneidad de hábitat para la especie, entre azul (0) y rojo (1).

Particularmente, en la zona del Golfo de México, el mapa refleja la existencia de hábitats idóneos para la especie en las costas de los estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán, incluyendo los arrecifes del Banco de Campeche, así como en la zona sur de península de Florida. Por otra parte, en el mar Caribe, constituyen hábitats idóneos para la especie el arrecife Mesoamericano, la plataforma hondureña y nicaragüense, las aguas someras de Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, las Antillas Mayores y Menores, las Islas Caimán, las Bahamas y las Islas Turcas y Caicos (fig. 3.8).

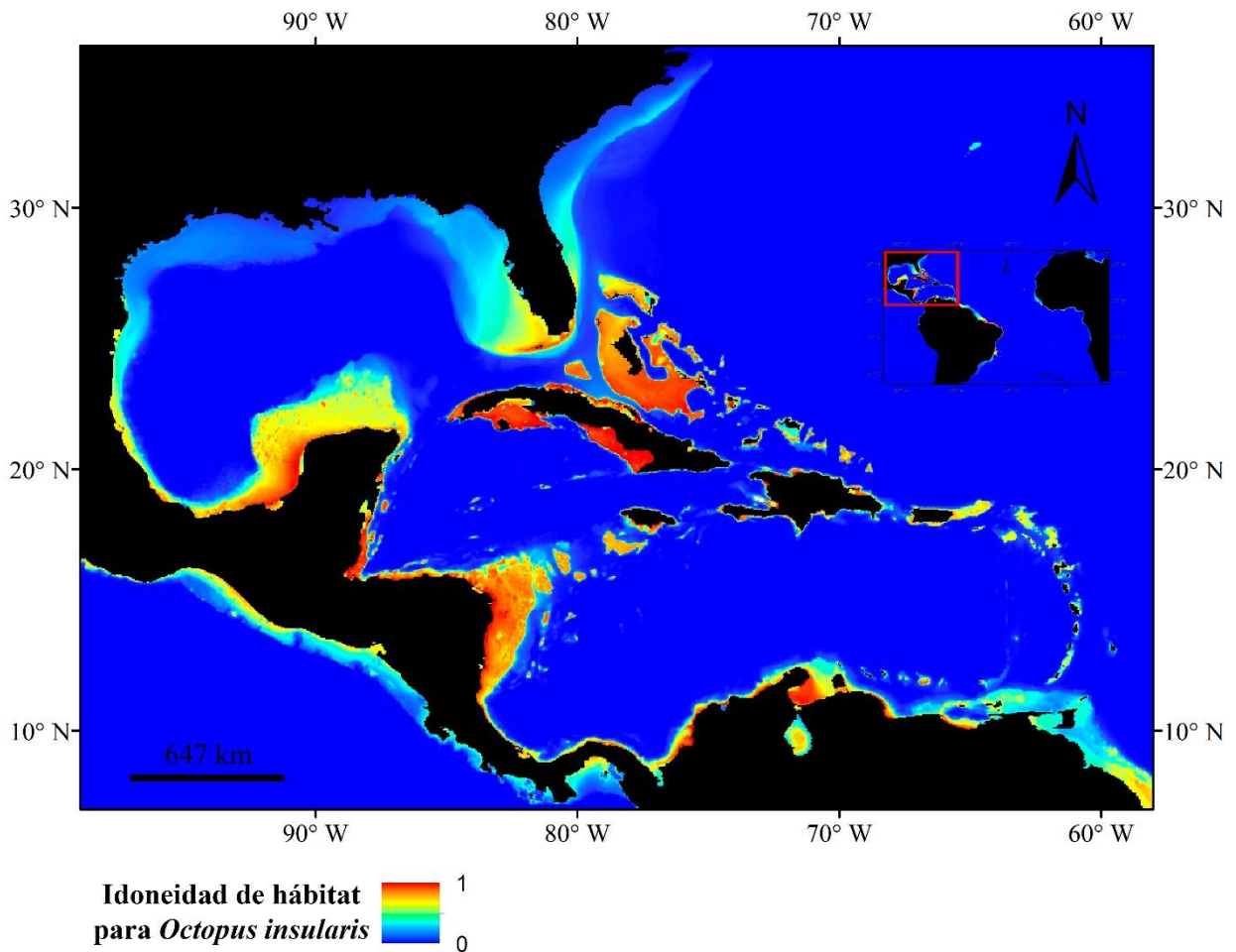


Figura 3.8. Acercamiento al área del Gran Caribe del mapa de idoneidad de hábitat generado por Maxent para *O. insularis* en el Atlántico occidental. La escala de colores indica idoneidad de hábitat para la especie, entre azul (0) y rojo (1).

Búsqueda de observaciones de *O. insularis* en Naturalista

La búsqueda de registros fotográficos en la plataforma Naturalista en las áreas que MaxEnt caracterizó como idóneas para la especie, permitió reclasificar como *O. insularis* numerosos registros que se encontraban mal identificados, o identificados a niveles taxonómicos basales. Se encontró un total de 105 observaciones mal identificadas o identificadas con escasa resolución taxonómica: 51 de ellas como “*O. vulgaris*”, 23 como “Género *Octopus*”, 13 como “*O. briareus*”, 10 como “Orden Octopoda”, 6 como “Clase Cephalopoda”, 1 como “Familia Octopodidae” y 1 como “*O. maya*”. La reclasificación realizada en la plataforma, permitió reconocer a la especie en

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

múltiples áreas en las que la especie no había sido reportada previamente, incluyendo Cuba, Bahamas, las Islas Turcas y Caicos, la República Dominicana, Belice, Honduras, Costa Rica, Panamá, el arrecife Alacranes, Florida y las Bermudas. La mayoría de los registros reclasificados se ubicaron en Veracruz (suroeste del Golfo de México), Isla Mujeres, las Islas Caimán, las Bermudas, Bahamas y las Antillas Menores (fig. 3.9). El mayor esfuerzo de muestreo fue detectado en la zona del sur del GoM y península de Yucatán, con 134 observaciones sobre el G° *Octopus*, 46 de ellas correspondientes a *O. insularis*. En segundo lugar, en la zona norte del GoM y península de Florida se detectaron 100 observaciones, de las cuales únicamente una correspondió a *O. insularis*. El tercer lugar en relación al esfuerzo de muestreo correspondió a la zona de las Antillas Mayores, donde se detectó además el mayor número de registros correspondientes a *O. insularis*, con 58 de un total de 81. El menor esfuerzo de muestreo fue registrado en las Antillas menores, con 46 observaciones, de las cuales 31 correspondieron a *O. insularis*.

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

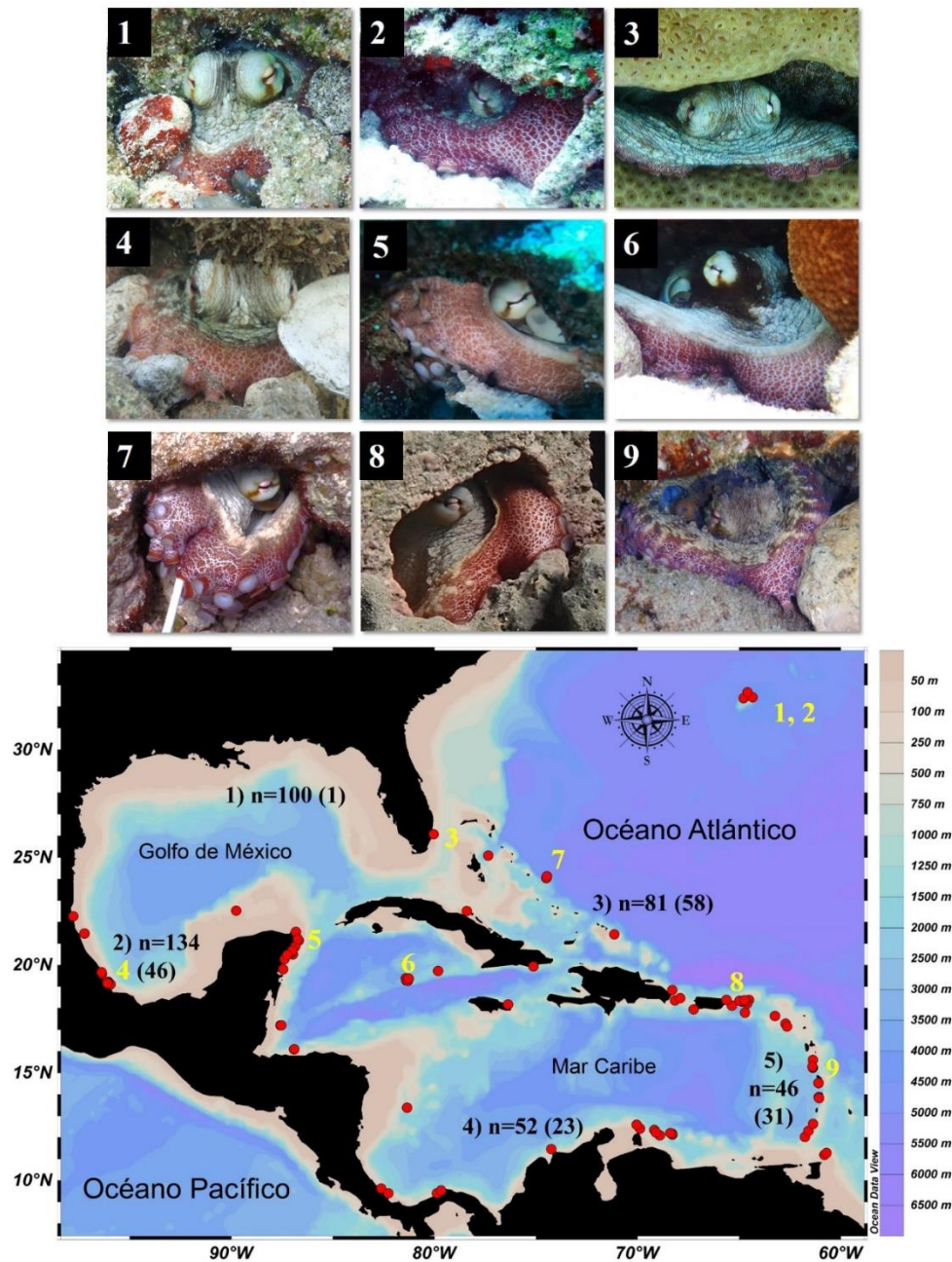


Figura 3.9. Distribución observada de *O. insularis* en el Gran Caribe. Los puntos rojos indican las localidades en las que se identificó a *O. insularis* a partir de las fotografías de la plataforma Naturalista, de las cuales se incluyen nueve a modo ilustrativo (identificadas con números amarillos en el mapa). Nota: Para dimensionar la magnitud del esfuerzo de muestreo, el área de estudio se dividió en 5 zonas (1. Norte del GoM y península de Florida; 2. Sur del GoM y península de Yucatán; 3. Antillas Mayores; 4. Sur del mar Caribe; y 5. Antillas Menores), señalándose en cada una de ellas: n = n° de observaciones clasificadas al menos a nivel de “Género *Octopus*” (n° de observaciones correspondientes a *O. insularis*).

DISCUSIÓN

Este estudio proporciona información valiosa sobre la ecología espacial de *O. insularis* en el Atlántico occidental; específicamente, en este trabajo se desarrolló un modelo de nicho ecológico que permitió estimar la distribución potencial de *O. insularis* en el área del Gran Caribe con base en su relación con determinadas variables abióticas y la predicción así obtenida se usó para determinar la distribución observada de la especie a partir de registros de presencia obtenidos de la plataforma Naturalista.

De acuerdo con el modelo propuesto de nicho ecológico (MNE), el principal predictor ambiental de la distribución de *O. insularis* en la zona de estudio fue la batimetría, con marcada preferencia por aguas someras (0-5 m). La importancia de la batimetría como factor predictor de la distribución de organismos marinos ha sido resaltada recientemente por Bradie & Leung (2017), quienes evaluaron la contribución de 400 variables ambientales en más de 2000 MNE concluyendo que la batimetría era el factor más influyente. Según Pierce et al. (2008), mientras que las condiciones oceanográficas son particularmente significativas para las especies pelágicas de gran movilidad, como los calamares omastréfidos, las especies demersales y bentónicas, como *O. insularis*, con rangos de movilidad más reducidos, son más dependientes de otras características físicas del hábitat, como el sustrato o la batimetría. En este contexto, es menester hacer énfasis en que la batimetría no determina la distribución de la especie por sí sola, sino que actúa además como proxy para otros factores bióticos y abióticos como la disponibilidad de alimento o refugio (Dolan et al., 2008). De acuerdo con González-Gómez et al. (2018b), los arrecifes coralinos someros se caracterizan por una alta diversidad y abundancia de crustáceos decápodos asociada a la elevada complejidad estructural de estos ecosistemas; por tanto, en las zonas someras del área del estudio, *O. insularis* podría beneficiarse de la presencia de refugios y la abundancia de presas, principalmente crustáceos decápodos, algo que ha sido ya constatado en el SAV (Rosas-Luis et al., 2019).

La segunda variable en importancia en el MNE fue la temperatura superficial del mar (SST), siendo el intervalo de 29-31 °C el preferido por la especie. Esto confirma la sensibilidad fisiológica de los cefalópodos a los cambios de temperatura, lo que afecta a la duración de su desarrollo embrionario y sus tasas de crecimiento (Boyle & Rodhouse, 2005). La influencia de la SST en la

distribución de los cefalópodos ha sido demostrada previamente por varios autores evidenciando una clara relación entre masas de agua con intervalos determinados de temperatura (p. ej. entre 15 y 19 °C) y grandes concentraciones de individuos reproductores (Alabia et al., 2015a, 2016). Nuestros resultados apoyan la hipótesis planteada por Lima et al. (2017) sobre la existencia de una separación de nichos en relación a la profundidad y la temperatura entre *O. insularis* y *O. americanus*, en la que una ventaja adaptativa favorece la presencia de la primera especie en aguas cálidas y someras mientras que restringe la presencia de la segunda a aguas más frías y profundas. Esto explicaría la ausencia de *O. insularis* en la zona norte de la península de Yucatán, donde existe un importante afloramiento de aguas profundas caracterizadas por una temperatura de 16-20 °C (Merino 1997), unos 10 grados centígrados por debajo de la preferencia térmica de la especie, y donde sí existe una importante pesquería dirigida a *O. maya* y *O. americanus* (Sauer et al., 2019; Avendaño et al., 2020).

La salinidad superficial del mar (SSS) ocupó el tercer puesto en importancia en el MNE, con valores de 37-38 PSU destacando como el intervalo óptimo para la especie. Las especies costeras pueden verse afectadas por variaciones de la calidad del agua y la salinidad relacionadas con las lluvias y las descargas fluviales (Pierce et al., 2008). Recientemente, Amado et al. (2015) demostraron con base en experimentos osmóticos que *O. insularis* tiene una mayor tolerancia a salinidades elevadas con respecto a otras especies simpátricas, como *O. americanus*, lo que le permitiría ocupar ambientes con salinidad elevada. Esta observación es consistente con la presencia de *O. insularis* en las aguas someras de las zonas arrecifales, como el SAV, donde las altas tasas de evaporación pueden asociarse a valores elevados de salinidad (Salas-Monreal et al., 2009).

El último puesto en importancia lo ocupó la [Chl-a], reflejando valores óptimos para la especie de entre 3-4 mg*m⁻³. Según Martínez-López & Zavala-Hidalgo (2009), considerando su contenido en clorofila a, las aguas superficiales del GoM pueden dividirse en dos regiones: aguas oligotróficas profundas en la parte central, y aguas costeras eutróficas, con [Chl-a] > 2 mg*m⁻³. En relación a las aguas costeras, Avendaño et al. (2019) exponen que específicamente en el SAV, donde se desarrolla una importante pesquería de *O. insularis* (González-Gómez et al., 2020), pueden alcanzarse concentraciones máximas de Chl-a de 4 mg*m⁻³ como consecuencia de las descargas fluviales y del drenaje de las ciudades, que generan una elevada productividad biológica. Considerando que la [Chl-a] ha sido empleada como indicador proximal de la distribución de

crustáceos decápodos y pequeños peces pelágicos (Dugan et al., 1994; Gomez et al., 2012; Silva et al., 2019) y que éstos constituyen los principales elementos de la dieta de *O. insularis* (Rosas-Luis et al., 2019), puede inferirse entonces, que concentraciones elevadas de Chl-a favorecerán la abundancia de presas y ésta, a su vez, la de *O. insularis*. Esta relación, entre la [Chl-a] y la abundancia de presas ha sido empleada también para predecir la distribución potencial de otros cefalópodos como el calamar *Ommastrephes bartramii* (Alabia et al., 2015b) o el pulpo *O. vulgaris* (Hermosilla et al., 2011).

El mapa de idoneidad de hábitat (MIH) mostró como hábitats favorables para la especie (índice de idoneidad de hábitat > 0.6) las aguas someras de todo el mar Caribe, gran parte de la plataforma continental de la Península de Yucatán, el sur-oeste del GoM, desde Tabasco a Tamaulipas, las aguas que circundan a la Península de Florida, las Bahamas, las Islas Turcas y Caicos, las aguas de la plataforma continental de Estados Unidos frente a los estados de Georgia, Carolina del Sur y del Norte y las Bermudas. Recientemente, Lima *et al.* (2020) investigaron los posibles futuros cambios en la distribución geográfica de *O. insularis* en el Atlántico en relación al cambio climático empleando el MaxEnt como herramienta de modelación y reportaron una distribución similar para la especie en la actualidad. Sin embargo, estos autores no validaron las predicciones hechas por MaxEnt sobre la distribución potencial de la especie, por lo que los resultados presentados son considerados hipótesis y no información contrastada que ofrezca una respuesta definitiva a esta cuestión. Hasta la fecha, la distribución conocida de *O. insularis* en el Atlántico noroeste tropical incluye únicamente Isla Mujeres, Puerto Rico y Dominica, en el Caribe (Lima et al., 2017) y el SAV, en el GoM (Flores-Valle et al., 2018; González-Gómez et al., 2018a), por lo que estas predicciones obtenidas con nuestro MIH aumentan considerablemente la distribución estimada actual de la especie en el área.

El MIH generado en este estudio constituye una importante contribución en el campo de la biogeografía de esta especie; no obstante, a la hora de interpretarlo, es importante tener presentes las asunciones iniciales del modelo subyacente, así como los parámetros empleados en el mismo, para poder evaluar sus fortalezas y limitaciones. Dado que la correlación entre la distribución de *O. insularis* y los factores ambientales se obtuvo únicamente a través de datos de presencia, el MNE presentado en este trabajo representa el nicho realizado de *O. insularis*, ya que la presencia de la especie en un lugar determinado indica, de forma implícita, que las condiciones bióticas,

abióticas e históricas de ese lugar posibilitan su existencia en el mismo (Soberón, 2010; Soberón & Arroyo-Peña, 2017). La interpretación cambia, sin embargo, al considerar el MIH (la proyección del MNE sobre un espacio geográfico de un área mayor que aquella que abarca los registros de presencia para estimar los hábitats idóneos para la especie) generado por el software Maxent. En este caso, la correlación existente entre las variables ambientales y los registros de presencia de la especie es extrapolada a toda el área del estudio sin considerar los factores históricos ni la información relacionada con su capacidad de dispersión o las interacciones interespecíficas; en consecuencia, no puede asumirse que los mapas de idoneidad de hábitat representen el nicho realizado de la especie (aunque el modelo en el cual se basan sí lo haga), sino más bien su nicho fundamental (Peterson et al., 2011); dicho de otra manera, lo que representan es la idoneidad del hábitat para la especie estudiada con base en las variables ambientales consideradas en el modelo de nicho ecológico, algo que en ocasiones se interpreta como un indicador proximal de la distribución potencial de la especie estudiada sujeto a las limitaciones inherentes al modelo (Senula et al., 2019). Considerando lo anterior, la presencia real de *O. insularis* en una zona determinada dependerá, además, de la idoneidad de variables concurrentes no consideradas en nuestro modelo, así como de interacciones bióticas favorables para la especie y de los factores históricos relacionados con su evolución. La figura 3.9 permite ilustrar la importancia de considerar los factores históricos al interpretar los MIH; observando la figura es posible advertir que el modelo evalúa la costa oeste de Centroamérica como un área favorable para la especie, en cuanto a condiciones ambientales se refiere, sin embargo, fue precisamente la formación del Istmo de Panamá hace unos 3 millones de años lo que permitió la evolución y diferenciación de *O. insularis* como especie en el Atlántico a partir del último común antecesor que compartió con su especie hermana en el Pacífico, *O. mimus* (Lima et al., 2020); esto explica por qué la especie no está presente en la costa oeste de América, a pesar de que ésta presente condiciones ambientales propicias para la misma en ciertas áreas.

Es importante hacer notar que hay muchos procesos ecológicos y evolutivos que influyen en la distribución y abundancia de una especie. En primer lugar, hay que considerar las interacciones entre el hábitat y los rasgos funcionales del organismo, pues éste tratará de obtener las condiciones y recursos necesarios para mantener la homeostasis, desarrollarse y reproducirse (Kearney & Porter, 2009). Por ejemplo, *O. insularis* explorará su entorno para encontrar ambientes

en los que pueda mantener la temperatura corporal apropiada para capturar y digerir sus presas (p. ej. aguas someras y cálidas) y, eventualmente, reproducirse e incubar sus huevos. Aquellos lugares en los que las interacciones organismo-ambiente permitan que *O. insularis* complete su ciclo vital manteniendo un crecimiento poblacional positivo (nacimientos > muertes), constituirán un hábitat favorable para la especie que incluirá las condiciones propias de su nicho fundamental. Adicionalmente, las interacciones entre *O. insularis* y otras especies (p. ej. competencia, depredación, etc.), actuarán como limitantes de las condiciones ambientales en las que su supervivencia y reproducción es posible. Si a pesar de la existencia de estas interacciones bióticas, *O. insularis* puede mantener un crecimiento poblacional positivo, se considera que el hábitat reúne las condiciones propias del nicho realizado de la especie (Peterson et al., 2011). En relación a esto es necesario mencionar que el MIH muestra la plataforma de Yucatán y específicamente el Banco de Campeche, como una zona muy propicia para *O. insularis*. Es sabido, sin embargo, que la única especie presente en la pesquería costera que se desarrolla en la zona es *O. maya* (Solís-Ramírez, 1999; Markaida et al., 2017). Siendo la batimetría la variable ambiental más influyente en la distribución estimada de *O. insularis*, es significativo que los registros de la especie se concentren en áreas someras próximas a zonas de mayor profundidad, como los arrecifes del SAV, lo cual tal vez refleje la necesidad de las hembras de migrar verticalmente para desovar (González-Gómez et al., 2020) y explique la ausencia de observaciones sobre plataformas extensas como la de Yucatán o la escasez de observaciones en la de Florida, pese a un gran esfuerzo de muestreo.

Nuestros resultados demuestran que la plataforma de ciencia ciudadana Naturalista puede hacer contribuciones sustanciales en el monitoreo de la distribución de cefalópodos en el Atlántico occidental. Su principal ventaja es la gran cobertura que puede ofrecer en lo que a distribución espacial de los registros se refiere, pues cualquier miembro del público general puede subir información a la plataforma desde su teléfono móvil o computadora, en cualquier momento y desde cualquier parte del planeta con conexión a internet (Fulton et al., 2019). Su utilidad, sin embargo, no está exenta de limitaciones, siendo la principal la laxitud inicial en la identificación de las especies reportadas como consecuencia de la escasa o nula formación taxonómica de muchos de los observadores que colectan los datos. Como indican Melo-Merino et al. (2020), las identificaciones incorrectas son comunes en las bases de datos de biodiversidad; en la plataforma Naturalista, por ejemplo, incluso en las observaciones catalogadas con “grado de investigación”

(Ueda, 2021), el más alto, la identificación taxonómica de los organismos es errónea en muchas ocasiones. En el caso que nos ocupa, 51 observaciones de *O. insularis* habían sido erróneamente identificadas como *O. vulgaris* en la zona de estudio; 13 individuos fueron confundidos con *O. briareus* y uno con *O. maya*. Esto evidencia la necesidad de que las identificaciones sean validadas por taxónomos expertos en el grupo en cuestión, especialmente las que tienen grado de investigación, pues éstas son además importadas semanalmente de forma automática por la “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF) y empleadas por científicos de todo el mundo para realizar estudios sobre ecología y biogeografía (Pender et al., 2019). En este contexto, nuestro esfuerzo por clasificar correctamente las observaciones de Naturalista ha contribuido significativamente a que otros investigadores puedan obtener resultados robustos y fiables. Es posible que, en cierta medida, los errores a los que se ha aludido se deban a los nombres vernáculos que se emplean actualmente en la plataforma Naturalista para hacer referencia a estas especies, por ejemplo, el nombre común empleado para la especie *O. briareus* es “pulpo de arrecife caribeño”, mientras que el correspondiente a *O. vulgaris* es “pulpo de roca del Atlántico”. Dado que *O. insularis* es una especie tropical, dominante en las aguas someras de los arrecifes del Atlántico occidental, y que vive asociada a fondos rocosos, no es difícil que un neófito elija cualquiera de estos nombres para registrar una observación de *O. insularis*. Sería recomendable, bajo este punto de vista, cambiar los nombres comunes mencionados anteriormente por otros más específicos, como “pulpo arrecifal nocturno azulado” para *O. briareus* y “pulpo común del Atlántico oriental” para *O. vulgaris*.

El reconocimiento de patrones de coloración específicos para *O. insularis*, en este caso la presencia simultánea de la retícula roja/blanca y la barra transversal en el ojo, resultó de gran utilidad para identificar a la especie con base en las fotografías alojadas en la plataforma Naturalista. Aunque el patrón reticular no es exclusivo de *O. insularis*, pues puede observarse también en otras especies como *O. mimus* y *O. hummelincki*, su presencia en conjunción con la barra ocular sólo ha sido identificada hasta la fecha en *O. insularis*. Por otra parte, *O. mimus* habita en el Océano Pacífico y *O. hummelincki* es una especie ocelada y de menor tamaño, lo que facilita su diferenciación de *O. insularis*. Al final de este trabajo se incluye una tabla destinada a facilitar la diferenciación de las principales especies de pulpo que es posible encontrar en aguas someras de

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

latitudes tropicales que podrían confundirse con *O. insularis* en el medio natural (Apéndice, Tabla 1).

La reclasificación de las observaciones realizada en la plataforma, la mayoría de ellas registradas originalmente como *O. vulgaris*, supuso realizar el primer registro para *O. insularis* en múltiples localidades, incluyendo: Cuba, Bahamas, las Islas Turcas y Caicos, la República Dominicana, Belice, Honduras, Costa Rica, Panamá, el arrecife Alacranes, Florida y las Bermudas, que supone el registro más septentrional de la especie conocido hasta la fecha. La mayoría de los registros reclasificados a partir de observaciones de “*O. vulgaris*” se ubicaron en Veracruz (suroeste del Golfo de México), Isla Mujeres, las Islas Caimán, las Bermudas, Bahamas y las Antillas Menores. Este hecho nos lleva a plantear la hipótesis de que, posiblemente, todos los artículos científicos publicados en relación a “*O. vulgaris*” en aguas someras del Gran Caribe correspondan en realidad a *O. insularis*; la tabla 3.2 recoge algunos de estos trabajos.

Tabla 3.2. Estudios relativos a “*Octopus vulgaris*” en aguas someras del Atlántico occidental tropical que posiblemente correspondan a *O. insularis*.

Localidad	Profundidad (m)	Temperatura °C	Hábitat	Referencia
Bermudas	1-6		Zona rocosa costera, arrecife, naufragios, pozas intermareales	Cowdry (1911); Voss (1960)
	0-2	26-28	Roca, cascajo y parches arenosos	Mather (1991, 1992, 1994)
Florida oriental	3	19.6-31.7	Rocoso	Voss & Voss (1955)
Bimini, Bahamas	≤ 3	29.7 (media)	Sobre conchas de gasterópodos, bajo un muelle	Voss & Voss (1960)
	0.5-3	18.3-33.3	Área costera rocosa, a 15 m de la orilla	Wodinsky (1972)
San Salvador, Bahamas	≤3		Lecho rocoso con parches de pastos marinos, cabezos de coral y cascajo	Kuhlmann & McCabe (2014)
Isla Man, Bahamas	2	28	Arrecife de coral	Hernández-Urcera et al. (2019)

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

St. John, Islas Vírgenes estadounidenses		Complejo coralino- rocoso	Hochberg & Couch (1971)
Bonaire	0.5-5	Madrigueras con restos de crustáceos y gasterópodos	Anderson et al. (2008)

El presente estudio muestra una excelente correspondencia entre la distribución potencial de *O. insularis* predicha por Maxent y la distribución observada de la especie, corroborada con base en los registros de la plataforma Naturalista. La amplia distribución observada de *O. insularis* en la zona de estudio, y su homogeneidad espacial, a la luz del análisis a esta escala, pone de manifiesto que se trata de la especie de pulpo más común en las aguas someras tropicales y subtropicales del Atlántico central-occidental, lo cual nos lleva a plantear la hipótesis de que existe una metapoblación (*sensu* Fogarty & Botsford, 2006) de esta especie en el área del Gran Caribe conectada gracias a la dinámica oceánica superficial característica del área: la corriente del Caribe generan un flujo superficial serpenteante que recorre el área del Gran Caribe alcanzando velocidades de hasta $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Carrillo et al., 2015, 2017), con el potencial de transportar larvas desde la zona norte del arrecife mesoamericano hasta los cayos de Florida en tan sólo unos días (Martínez et al., 2019), lo que se ha documentado, por ejemplo, con la dispersión de postlarvas de langosta del Caribe (Chollett *et al.*, 2017). La complejidad de este patrón de circulación oceánica superficial aumenta además por la formación de eddies a nivel de mesoescala (Richardson, 2005; Sansón *et al.*, 2017), lo que en otras partes del mundo ha sido relacionado con el establecimiento de zonas de desove y reclutamiento de cefalópodos (Garofalo *et al.*, 2011). Los eddies, son importantes por varias razones: en primer lugar, varias de las masas de agua que conforman la corriente del Caribe, provenientes del Atlántico Norte, el Atlántico Sur y las proximidades de los ríos Amazonas y Orinoco, son mezcladas por numerosos y energéticos eddies que se mueven por el Caribe en dirección este-oeste; en segundo lugar, los eddies interactúan con las fronteras costeras y a menudo arrastran el agua desde la costa hacia zonas más profundas y viceversa, lo que tiene importantes implicaciones para la dispersión de las larvas de organismos marinos (Richardson, 2005).

La circulación superficial oceánica en el Gran Caribe ha sido estudiada en detalle empleando boyas de deriva para estudiar la conectividad oceanográfica en el área (ver fig. 3.10 A-C; Richardson, 2005; Le Hénaff *et al.*, 2014; Sansón *et al.*, 2017). Dado que las únicas paralarvas de *O. insularis* en el medio natural han sido localizadas en las capas superiores de la columna de agua (Castillo-Estrada *et al.*, 2020), a profundidades equivalentes a las que operan las boyas de deriva (van Sebille *et al.*, 2021), el recorrido de éstas puede usarse como proxy del desplazamiento potencial de esta especie durante su etapa planctónica. En relación con esto, los patrones de circulación superficial que es posible observar en la fig. 3.10 podrían explicar, en parte, por qué hasta el momento no se han detectado paralarvas de *O. insularis* en las zonas oeste y norte de la Península de Yucatán.

Según Sansón *et al.* (2017), las boyas de deriva liberadas en el suroeste del GoM tienden a desplazarse hacia el noroeste, rara vez se mueven hacia la parte central del GoM y prácticamente nunca se internan en la plataforma de Yucatán. Por otro lado, dado que la plataforma de Yucatán es el área de distribución de *O. maya*, donde este constituye una importante pesquería (Markaida *et al.*, 2017), y que los eventos de canibalismo interespecífico son comunes en cefalópodos (Huffard & Bartick, 2015), es muy probable que los pocos ejemplares que consiguiesen asentarse en la zona, fuesen rápidamente depredados por *O. maya* adultos u otros depredadores. Como se ha indicado, el patrón de circulación general en el oeste del GoM sigue una dirección noroeste, lo que podría sugerir la presencia de la especie en esta zona, sin embargo, la plataforma continental en el norte del GoM no es una zona adecuada para el desarrollo de arrecifes de coral (el hábitat principal de *O. insularis*), puesto que se trata de un área terrígena, afectada por las descargas de grandes ríos como el Mississippi o el Grijalva (Calderón-Aguilera *et al.*, 2021).

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

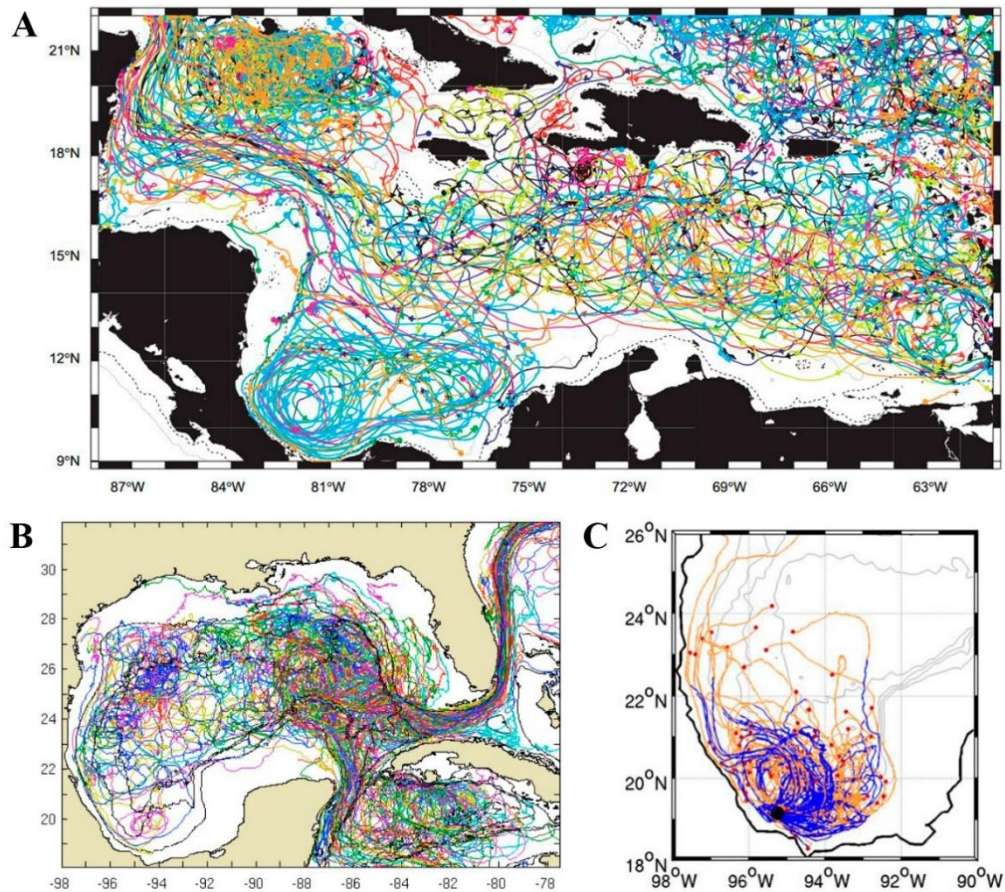


Figura 3.10. Trayectorias de boyas de deriva liberadas en el mar Caribe y el Golfo de México. A) Compendio de las trayectorias de 212 boyas de deriva en el mar Caribe, con base en datos de los años 1986-2003. Tomado de Richardson (2005); B) Compendio de las trayectorias de 148 boyas de deriva en su recorrido por el GoM, con datos de entre 1993 y 2011. Nótese la ausencia de boyas de deriva en el Banco de Campeche. Tomado de Le Hénaff *et al.* (2014); C) Recorrido de 91 boyas de deriva liberadas en 19.158N, 95.258W (punto negro, suroeste del GoM). La duración máxima de las trayectorias fue de 30 días; los primeros 15 días están coloreados en azul y los subsecuentes en naranja. Los puntos rojos indican la posición final. Tomado de Sansón *et al.* (2017).

Por otra parte, con base en las trayectorias de las boyas de deriva, es posible suponer que las paralarvas de *O. insularis* puedan recorrer, asociadas a las corrientes superficiales imperantes en la zona, grandes distancias en periodos de tiempo relativamente cortos, conectando poblaciones distantes entre sí. Observando la figura 3.10 C es posible advertir que ciertas boyas de deriva pueden realizar recorridos de más de 700 km en 30 días o menos (dos de las boyas se desplazan

entre aprox. los 19° y los 26° de latitud norte). Según Villanueva (1995), las paralarvas de *O. vulgaris* pueden mantenerse en la columna de agua hasta 60 días antes de asentarse en el fondo. Si asumimos una duración similar de la etapa planctónica para *O. insularis*, y teniendo en cuenta que el peso de una paralarva es mucho menor que el de una boya de deriva, esto supondría que las paralarvas podrían recorrer, al menos, unos 1,400 km transportadas por las corrientes antes de adoptar hábitos bentónicos, esto es, aproximadamente, la distancia existente entre las ciudades de Colón (Panamá) y Cancún (México). Dada la amplísima distribución observada del recurso, ilustrada en la figura 3.9, lo anterior nos permite hipotetizar sobre la existencia de una metapoblación de *O. insularis* en el área del Gran Caribe, entendida como un conjunto de poblaciones distribuidas en el espacio y conectadas a través de procesos de dispersión larvaria (Fogarty & Botsford, 2006).

La existencia de metapoblaciones en el área del Gran Caribe ha sido demostrada ya en otros organismos marinos con fases larvarias pelágicas. En relación a la langosta espinosa del Caribe, *Panulirus argus*, Briones-Fourzán et al. (2008) indican que, dado el amplio rango latitudinal de la especie en el océano Atlántico occidental tropical y subtropical, que se extiende desde el noreste de Brasil hasta las Bermudas, y que no se han encontrado diferencias genéticas entre las poblaciones del Caribe, puede entenderse que *P. argus* constituye una metapoblación pancaribeña con poblaciones locales conectadas mediante dispersión larvaria. Recientemente, el estudio de las vías de dispersión larvaria y la potencial conectividad entre poblaciones del GoM y el Caribe ha sido abordado a través de simulaciones de dispersión de larvas virtuales y el uso de modelos biofísicos que incluyen el efecto de las corrientes y las características biológicas de la especie estudiada (p. ej. la duración de la fase larvaria planctónica, Criales et al., 2019). Siguiendo esta aproximación, Sanvicente-Añorve et al. (2018) examinaron la estructura de la metapoblación de tres especies de crustáceos decápodos en 12 complejos arrecifales del GoM, concluyendo que aquellas especies con mayor duración de la fase larvaria (> 30 días), exhibían una mayor distribución potencial (> 300 km). Según estos autores, los arrecifes Alacranes y Cayo Arcas, principalmente, actúan como zonas fuente para la dispersión larvaria de estas especies, mientras que los arrecifes de Veracruz, Lobos y Tuxpan lo hacen como áreas sumidero (nº de emigrantes < nº de individuos inmigrantes). Sanvicente-Añorve et al. (2014) comparten esta observación y sugieren que las estrategias de conservación deben prestar especial atención a aquellas áreas locales

de la metapoblación identificadas como sumideros, que por tanto, no pueden persistir de forma independiente en el tiempo; así, los planes de manejo no deben incluir sólo las áreas arrecifales, sino también las vías de dispersión larvaria que conectan a éstas entre sí.

En este contexto, el manejo de un recurso pesquero con una fase de paralarva planctónica, como *O. insularis*, no debería enfocarse únicamente en aquellos lugares en los que los organismos son explotados de forma comercial, sino que debería considerar también la protección de sus posibles áreas fuente. Según González-Gómez et al. (2020), las medidas de regulación actuales para la explotación de *O. insularis* en el SAV no se están respetando pues el 88 % de las hembras y el 73 % de los machos es pescado por debajo de la talla a la madurez. A pesar de que esta circunstancia posiblemente haya sido común durante años, la pesquería del recurso se ha mantenido relativamente constante durante décadas (Oviedo-Pérez et al., 2003; Jiménez-Badillo, 2013). Teniendo en cuenta que en el litoral veracruzano los pescadores barren prácticamente los bajos de los arrecifes mediante buceo libre cada dos o tres días (Hernández-Tabares & Bravo-Gamboa, 2002), cabe suponer que fuera de las áreas en que se explota el recurso existan zonas de reproducción y crecimiento que permiten que en los arrecifes siempre haya más pulpos, que llegan a ocupar incluso, las mismas oquedades en donde antes fueron capturados otros pulpos (Oviedo-Pérez et al., 2003). La detección de *O. insularis* en áreas en las que la especie no es explotada de forma intensiva como recurso pesquero, como el arrecife Alacranes, Cuba o el arrecife mesoamericano (ver fig. 3.9), sugiere que estas zonas podrían estar actuando como áreas fuente para la población que se explota en el suroeste del GoM. Probar esta hipótesis requiere realizar estudios de conectividad poblacional empleando marcadores moleculares por lo que las líneas de investigación futuras han de ir dirigidas en esa dirección; no obstante los resultados obtenidos en este estudio sugieren que el manejo del recurso no debe realizarse con un enfoque localista; un enfoque ecosistémico, a nivel de meso- y macroescala, que considere las condiciones ecológicas de la especie, además de las condiciones sociales y económicas locales, sería mucho más apropiado para una especie con un gran potencial dispersivo como *O. insularis*.

En conclusión, este estudio demuestra que la sinergia entre las predicciones realizadas por el software Maxent y el análisis de la información contenida en la plataforma Naturalista, permite estudiar de manera muy eficiente la distribución geográfica de un determinado taxón. En este caso, la modelación generada por MAXENT mostró que la especie podría encontrar hábitats favorables

Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *OCTOPUS INSULARIS* EN EL ATLÁNTICO OCCIDENTAL BASADA EN LA MODELACIÓN DE SU NICHO ECOLÓGICO

en muchas áreas donde actualmente el recurso no es explotado y el uso de la plataforma Naturalista permitió identificar su presencia en numerosas localidades en las que no se había registrado previamente, como el arrecife Alacranes, Cuba o las Bermudas. El mapa de idoneidad de hábitat (figs. 3.7 y 3.8) aporta información valiosa, desde un punto de vista ecológico, sobre la utilización del hábitat en el Atlántico occidental por parte de *O. insularis*, pero también puede ser empleado por los tomadores de decisiones para evaluar la posible aplicación de medidas de manejo para este importante recurso pesquero. Desde un punto de vista legal, la responsabilidad principal para la designación de áreas marinas protegidas recae en cada país, pero la protección del medio marino a gran escala es fundamental porque la circulación oceánica no atiende a las fronteras legales entre países. En lo que respecta a *O. insularis*, este estudio constituye un primer paso hacia la identificación de una posible conectividad poblacional a nivel de meso- y macroescala en su rango de distribución y pretende fomentar enfoques más integrales que esclarezcan la dinámica poblacional de esta especie.

CONCLUSIONES



- El presente trabajo refleja la importancia de combinar diferentes aproximaciones metodológicas para poder comprender los principales aspectos ecológicos de un importante recurso pesquero como es el pulpo.
- Como evidencia el primer capítulo de esta tesis, el conocimiento taxonómico es fundamental para poder evaluar adecuadamente los aspectos poblacionales y ecológicos de una especie particular. La realización de un correcto estudio taxonómico sobre la especie objeto de estudio permite, no sólo referirse a ella adecuadamente en trabajos posteriores sino también poder comparar los resultados que se obtengan en esos estudios con otros realizados con la misma especie.
- Hasta el año 2018, el pulpo común del SAV había sido identificado erróneamente como *O. vulgaris*. Hoy sabemos que la identidad taxonómica del pulpo que sustenta la pesquería artesanal del SAV corresponde a la especie *O. insularis*, originalmente descrita en Brasil en el año 2008. Posiblemente este sesgo propagado históricamente se haya debido al uso de caracteres diagnósticos demasiado generales, inútiles para diferenciar morfológicamente ambas especies. El reconocimiento de la identidad taxonómica de *O. insularis* fue posible gracias a la distinción de sutiles diferencias morfológicas respecto a su congénere, principalmente relacionadas con el número de ventosas del brazo hectocotilizado, el diámetro de las ventosas agrandadas y la morfología de la rádula.
- *Octopus insularis* puede ser identificado fácilmente en el medio natural con base en la ausencia de ocelos y la presencia de un patrón reticular rojo/blanco en la parte ventral de los brazos y la umbrela junto con una barra oscura transversal en la zona del ojo, cuando el animal se encuentra resguardado. En ejemplares muertos la especie puede reconocerse por la presencia de ventosas ligeramente agrandadas en machos maduros y la ausencia de éstas en las hembras, así como por el patrón reticular mencionado, que se mantiene si los ejemplares son frescos.
- Desde el punto de vista de la administración y regulación de las pesquerías, descubrir que la identificación de la especie había sido imprecisa hasta la fecha nos permitió reconocer la

necesidad de realizar estudios concretos, dirigidos a investigar su estructura poblacional y dinámica reproductiva.

- Como resultado de estos estudios, pusimos de manifiesto que las medidas clave de regulación vigentes para la administración de este recurso están sobreestimadas. La talla a la madurez (PT₅₀ %) para *O. insularis* en el SAV es 870 g (108 mm, LM₅₀ %) para las hembras y 590 g (90 mm, LM₅₀ %) para los machos. Por tanto, la talla de captura permitida en la legislación actual (110 mm LM sin distinción de sexos) podría reducirse a 90 mm LM en referencia a la población explotada en el SAV, habida cuenta de la escasez de hembras maduras en las zonas de pesca.
- Las predicciones hechas por MAXENT y su validación a partir de los registros de la plataforma Naturalista permitieron identificar la presencia de *O. insularis* en sitios donde la especie no había sido reportada previamente e indican que ésta podría encontrar hábitats favorables en muchas áreas donde actualmente no es explotada como recurso pesquero.
- *Octopus insularis* es el pulpo bentónico más común y extendido en las aguas someras (< 40 m) del Atlántico occidental tropical y subtropical, exceptuando las que circundan la Península de Yucatán, donde predominan *O. maya* y *O. americanus*.
- Considerando la amplia y homogénea distribución geográfica de *O. insularis*, su fase de paralarva, y las condiciones oceanográficas características del Gran Caribe, se hipotetiza sobre la existencia de una metapoblación de esta especie en el área, enfatizándose, no obstante, la necesidad de realizar estudios genéticos para probar esta hipótesis.
- De probarse en el futuro nuestra hipótesis sobre la existencia de una metapoblación de *O. insularis* en el Gran Caribe, las medidas de manejo local en SAV podrían relajarse, teniendo en cuenta que las propias características climáticas de la zona impiden la pesca en la zona varios meses al año y que probablemente, los organismos reproductores que producen las paralarvas que se asientan en el SAV, se encuentren a cientos de km, en áreas en las que la especie no es explotada de forma comercial.

Bibliografía

- Acosta-Jofré MS, Sahade R, Laudien J, Chiappero MB. 2012. A contribution to the understanding of phylogenetic relationships among species of the genus *Octopus* (Octopodidae: Cephalopoda). *Scientia Marina* 76:311–318. DOI: 10.3989/scimar.03365.03b.
- Adam W. 1937. Résultats scientifiques des croisières du navire-école Belge “Mercator”. IV Cephalopoda. *Mémoires Museum Royal History Natural Belgique, Ser. II* 9:43–82.
- Alabia I, Dehara M, Saitoh S-I, Hirawake T. 2016. Seasonal habitat patterns of Japanese common squid (*Todarodes Pacificus*) inferred from satellite-based species distribution models. *Remote Sensing* 8:921. DOI: 10.3390/rs8110921.
- Alabia ID, Saitoh S-I, Mugo R, Igarashi H, Ishikawa Y, Usui N, Kamachi M, Awaji T, Seito M. 2015a. Seasonal potential fishing ground prediction of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the western and central North Pacific. *Fisheries Oceanography* 24:190–203. DOI: 10.1111/fog.12102.
- Alabia ID, Saitoh S-I, Mugo R, Igarashi H, Ishikawa Y, Usui N, Kamachi M, Awaji T, Seito M. 2015b. Identifying pelagic habitat hotspots of neon flying squid in the temperate waters of the central north Pacific. *PLOS ONE* 10:e0142885. DOI: 10.1371/journal.pone.0142885.
- Allcock AL, Barratt I, Eléaume M, Linse K, Norman MD, Smith PJ, Steinke D, Stevens DW, Strugnell JM. 2011. Cryptic speciation and the circumpolarity debate: A case study on endemic Southern Ocean octopuses using the COI barcode of life. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 58:242–249. DOI: 10.1016/j.dsr2.2010.05.016.
- Allcock AL, Strugnell JM, Johnson MP. 2008. How useful are the recommended counts and indices in the systematics of the Octopodidae (Mollusca: Cephalopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 95:205–218. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01031.x.
- Alvera-Azcárate A, Barth A, Weisberg RH. 2009. The surface circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico as inferred from satellite altimetry. *Journal of Physical Oceanography* 39:640–657. DOI: 10.1175/2008JPO3765.1.
- Amado EM, Souza-Bastos LR, Vidal EAG, Leite TS, Freire CA. 2015. Different abilities to regulate tissue hydration upon osmotic challenge in vitro, in the cephalopods *Octopus vulgaris* and *O. insularis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 48:205–211. DOI: 10.1080/10236244.2015.1024078.
- Amor MD, Laptikhovskiy V, Norman MD, Strugnell JM. 2017a. Genetic evidence extends the known distribution of *Octopus insularis* to the mid-Atlantic islands Ascension and St Helena. *Journal of the Marine Biological Association of the United*

- Kingdom* 97:753–758. DOI: 10.1017/S0025315415000958.
- Amor MD, Norman MD, Cameron HE, Strugnell JM. 2014. Allopatric speciation within a cryptic species complex of Australasian octopuses. *PLoS ONE* 9. DOI: 10.1371/journal.pone.0098982.
- Amor MD, Norman MD, Roura A, Leite TS, Gleadall IG, Reid A, Perales-Raya C, Lu C-CC, Silvey CJ, Vidal EAG, Hochberg FG, Zheng X, Strugnell JM, Roura Á, Leite TS, Gleadall IG, Reid A, Perales-Raya C, Lu C-CC, Silvey CJ, Vidal EAG, Hochberg FG, Zheng X, Strugnell JM. 2017b. Morphological assessment of the *Octopus vulgaris* species complex evaluated in light of molecular-based phylogenetic inferences. *Zoologica Scripta* 46:275–288. DOI: 10.1111/zsc.12207.
- Anderson RC, Wood JB, Mather JA. 2008. *Octopus vulgaris* in the Caribbean is a specializing generalist. *Marine Ecology Progress Series* 371:199–202. DOI: 10.3354/meps07649.
- Angeles-Gonzalez LE, Calva R, Santos-Valencia J, Avila-Poveda OH, Olivares A, Diaz F, Rosas C. 2017. Temperature modulates spatio-temporal variability of the functional reproductive maturation of *Octopus maya* (Cephalopoda) on the shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Molluscan Studies* 83:280–288. DOI: 10.1093/mollus/eyx013.
- Argáez JA, Andrés JC, Nakamura M, Soberón J. 2005. Prediction of potential areas of species distributions based on presence-only data. *Environmental and Ecological Statistics* 12:27–44. DOI: 10.1007/s10651-005-6816-2.
- Arreguín-Sánchez F, Solís MJ, González De La Rosa ME. 2000. Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Revista de Biología Tropical*. DOI: 10.1017/CBO9781107415324.004.
- Avendaño-Alvarez O, Salas-Monreal D, Marin-Hernandez M, Salas-de-Leon DA, Monreal-Gomez MA. 2017. Annual hydrological variation and hypoxic zone in a tropical coral reef system. *Regional Studies in Marine Science* 9:145–155.
- Avendaño O, Roura Á, Cedillo-Robles CE, González ÁF, Rodríguez-Canul R, Velázquez-Abunader I, Guerra Á. 2020. *Octopus americanus*: a cryptic species of the *O. vulgaris* species complex redescribed from the Caribbean. *Aquatic Ecology*:1–17. DOI: 10.1007/s10452-020-09778-6.
- Avendaño O, Salas-Monreal D, Anis A, Salas-de-Leon DA, Monreal-Gomez MA. 2019. Monthly surface hydrographical variability in a coral reef system under the influence of river discharges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 222:53–65. DOI: 10.1016/j.ecss.2019.04.012.
- Benbow S, Humber F, Oliver TA, Oleson KLL, Raberinary D, Nadon M, Ratsimbazafy H, Harris A. 2014. Lessons learnt from experimental temporary octopus fishing closures in south-west Madagascar: benefits of concurrent closures. *African Journal of Marine Science* 36:31–37. DOI: 10.2989/1814232X.2014.893256.
- Bouth HF, Leite TS, de Lima FD, Oliveira

- JEL. 2011. Atol das Rocas: an oasis for *Octopus insularis* juveniles (Cephalopoda: Octopodidae). *Zoologia* 28:45–52. DOI: 10.1590/S1984-46702011000100007.
- Boyle P. 1990. Cephalopod biology in the fisheries context. *Fisheries Research* 8:303–321. DOI: 10.1016/0165-7836(90)90001-C.
- Boyle P, Rodhouse P. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Oxford, U.K.: Blackwell Publishing. DOI: 10.1002/9780470995310.
- Bradie J, Leung B. 2017. A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography* 44:1344–1361. DOI: 10.1111/jbi.12894.
- Briones-Fourzán P, Candela J, Lozano-Álvarez E. 2008. Postlarval settlement of the spiny lobster *Panulirus argus* along the Caribbean coast of Mexico: patterns, influence of physical factors, and possible sources of origin. *Limnology and Oceanography* 53:970–985. DOI: 10.4319/lo.2008.53.3.0970.
- Cadrin SX, Kerr LA, Mariani S. 2013. Stock Identification Methods: an overview. In: *Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science: Second Edition*. Elsevier Inc., 1–5. DOI: 10.1016/B978-0-12-397003-9.00001-1.
- Calderón-Aguilera LE, Pérez-España H, Cabral-Tena RA, Norzagaray-López CO, López-Pérez A, Alvarez-Filip L, Reyes-Bonilla H. 2021. Ecological Modeling and Conservation on the Coasts of Mexico. En: *Marine Coastal Ecosystems Modelling and Conservation*. Cham: Springer International Publishing, 3–25. DOI: 10.1007/978-3-030-58211-1_1.
- Carrillo L, Johns EM, Smith RH, Lamkin JT, Largier JL. 2015. Pathways and hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System Part 1: Circulation. *Continental Shelf Research* 109:164–176. DOI: 10.1016/j.csr.2015.09.014.
- Carrillo L, Lamkin JT, Johns EM, Vásquez-Yeomans L, Sosa-Cordero F, Malca E, Smith RH, Gerard T. 2017. Linking oceanographic processes and marine resources in the western Caribbean Sea Large Marine Ecosystem Subarea. *Environmental Development* 22:84–96. DOI: 10.1016/j.envdev.2017.01.004.
- Castillo-Estrada G, De Silva-Dávila R, Carrillo L, Vásquez-Yeomans L, Silva-Segundo CA, Avilés-Díaz L, Markaida U. 2020. Horizontal and vertical distribution of cephalopod paralarvae in the Mesoamerican Barrier Reef System. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*:1–11. DOI: 10.1017/S0025315420000648.
- Chandler M, See L, Copas K, Bonde AMZ, López BC, Danielsen F, Legind JK, Masinde S, Miller-Rushing AJ, Newman G, Rosemartin A, Turak E. 2017. Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation* 213:280–294. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.09.004.
- Chávez E, Tunnell JW, Wither K. 2007. Reef Zonation and Ecology. *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*.
- Chesters D, Wang Y, Yu F, Bai M, Zhang T-X, Hu H-Y, Zhu C-D, Li C-D,

- Zhang Y-Z. 2012. The integrative taxonomic approach reveals host specific species in an encyrtid parasitoid species complex. *PLoS ONE* 7:e37655. DOI: 10.1371/journal.pone.0037655.
- Chollett I, Garavelli L, Holstein D, Cherubin L, Fulton S, Box SJ. 2017. A case for redefining the boundaries of the Mesoamerican Reef Ecoregion. *Coral Reefs* 36:1039-1046. DOI: 10.1007/s00338-017-1595-4.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117–143. DOI: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x.
- Clarke K, Warwick R. 2001. An approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edn. Natural Environment Research Council and Plymouth Marine Laboratory, Plymouth. 50:61–62.
- CONAMP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2017. *Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. CONANP, México.
- CONAPESCA. 2018a. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, México*.
- CONAPESCA. 2018b. Información Estadística por Especie y Entidad. Mexico: Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. *Disponible en: www.conapesca.gob.mx/wb/cona/informacion_estadistica_por_especie_y_entidad*
- Cowdry E V. 1911. The colour changes of *Octopus vulgaris*. *University of Toronto Studies, Biological Series* 10:53 pp.
- Criales M, Chérubin L, Gandy R, Garavelli L, A Ghannami M, Crowley C. 2019. Blue crab larval dispersal highlights population connectivity and implications for fishery management. *Marine Ecology Progress Series* 625:53–70. DOI: 10.3354/meps13049.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:407–415. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x.
- De la Peña-Méndez E. 1957. Estudio anatómico y citológico acerca del pulpo (*Octopus vulgaris*). Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM, Fac. Ciencias.
- Díaz Álvarez AG. 2008. Estructura de la población de pulpo común *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis Licenciatura Biología. Instituto Tecnológico de Boca del Río. México. 56 p.
- Díaz Álvarez AG. 2011. Edad y Crecimiento de pulpo *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana.
- DOF. 1992. DECRETO por el que se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las Costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del estado de Veracruz. *Disponible*

- en:
http://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?cod_diario=201805&pagina=6&seccion=0
- DOF. 1993. NORMA Oficial Mexicana 008-PESC-1993, para ordenar el aprovechamiento de las especies de pulpo en las aguas de jurisdicción federal del Golfo de México y mar Caribe. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=4815312&fecha=21/12/1993&cod_diario=207264
- DOF. 1994. DECRETO por el que se reforma el artículo sexto del diverso que declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada en el Estado de Veracruz Llave. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=4767975&fecha=25/11/1994&cod_diario=205343
- DOF. 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=5253633&fecha=11/06/2012&cod_diario=247029
- DOF. 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. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=5338727&fecha=28/03/2014&cod_diario=257561
- DOF. 2016. Norma Oficial Mexicana NOM-008-SAG/PESC- 2015, para ordenar el aprovechamiento de las especies de pulpo en las aguas de jurisdicción federal del Golfo de México y Mar Caribe. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=5432972&fecha=13/04/2016&cod_diario=269261
- DOF. 2017. Acuerdo por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo del Área Natural Protegida con categoría de Parque Nacional la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano. *Disponible en:* https://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=5483733&fecha=22/05/2017&cod_diario=275902
- DOF. 2019. Acuerdo por el que se establece la equivalencia en peso de la talla mínima de captura para las especies de pulpo rojo (*Octopus maya*) y pulpo patón (*Octopus vulgaris*) en aguas marinas de jurisdicción federal del Golfo de México y Mar Caribe. *Disponible en:* http://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?codnota=5552294&fecha=08/03/2019&cod_diario=281654
- Dolan MFJ, Grehan AJ, Guinan JC, Brown C. 2008. Modelling the local distribution of cold-water corals in relation to bathymetric variables: Adding spatial context to deep-sea video data. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55:1564–1579. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.06.010.
- Domínguez-Contreras JF, Munguia-Vega A, Ceballos-Vázquez BP, Arellano-Martínez M, García-Rodríguez FJ, Culver M, Reyes-Bonilla H. 2018. Life histories predict genetic diversity and population structure

- within three species of octopus targeted by small-scale fisheries in Northwest Mexico. *PeerJ* 6:e4295. DOI: 10.7717/peerj.4295.
- Doubleday ZA, Prowse TAA, Arkhipkin A, Pierce GJ, Semmens J, Steer M, Leporati SC, Lourenço S, Quetglas A, Sauer W, Gillanders BM. 2016. Global proliferation of cephalopods. *Current Biology* 26:R406–R407. DOI: 10.1016/j.cub.2016.04.002.
- Drake JM. 2015. Range bagging: a new method for ecological niche modelling from presence-only data. *Journal of The Royal Society Interface* 12:20150086. DOI: 10.1098/rsif.2015.0086.
- Dugan JE, Hubbard DM, Wenner AM. 1994. Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181:255–278.
- Duncan CP, Schladow SG, Williams WG. 1982. Surface currents near the Greater and Lesser Antilles. *International Hydrographic Review* 59:67–78.
- Durán E, Galicia L, Pérez G. E, Zambrano L. 2002. El paisaje en la ecología. *Ciencias* 67:44–50.
- Elith J. 2006. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. In: *Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer-Verlag, 39–58. DOI: 10.1007/0-387-22648-6_4.
- Elith J, H. Graham C, P. Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, J. Hijmans R, Huettmann F, R. Leathwick J, Lehmann A, Li J, G. Lohmann L, A. Loiselle B, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC. M. Overton J, Townsend Peterson A, J. Phillips S, Richardson K, Scachetti-Pereira R, E. Schapire R, Soberón J, Williams S, S. Wisz M, E. Zimmermann N. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151. DOI: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
- Elith J, Leathwick JR. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17:43–57. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
- Fernández-Núñez MM, Hernández-González CL, Raya CP, Balguerías E. 1996. Reproductive biology of octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from North Western African coast (21°N-26°N). *Shellfish Committee CM/K* 15:19 p.
- Flores-Valle A. 2010. Descripción morfológica y determinación de identidades genéticas de pulpos de la costa Mexicana. Universidad Autónoma Metropolitana Campus Iztapalapa.
- Flores-Valle A, Pliego-Cárdenas R, Jiménez-Badillo MDL, Arredondo-Figueroa JL, Barriga-Sosa IDLÁ.

2018. First Record of *Octopus insularis* Leite and Haimovici, 2008 in the Octopus Fishery of a Marine Protected Area in the Gulf of Mexico. *Journal of Shellfish Research* 37:221–227. DOI: 10.2983/035.037.0120.
- Fogarty MJ, Botsford MW. 2006. Metapopulation dynamics of coastal decapods. In: Kritzer JP, Sale PF eds. *Marine Metapopulations*. Burlington: Academic Press, 271–319. DOI: 10.1016/B978-012088781-1/50011-X.
- Fonseca AC, Villaça R, Knoppers B. 2012. Reef Flat Community Structure of Atol das Rocas, Northeast Brazil and Southwest Atlantic. *Journal of Marine Biology* 2012:1–10. DOI: 10.1155/2012/179128.
- Fuentes-Castellanos D, Solís-Ramírez MJ, de la Garza S. JM. 1965. Algunos aspectos de la reproducción del pulpo (*Octopus vulgaris* Lamarck) de la Sonda de Campeche. En: *Contribución del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras al II Congreso Nacional de Oceanografía*. Ensenada, B.C.: Secretaría de Industria y Comercio, Dirección General de Pesca e Industrias Conexas.
- Fulton S, López-Sagástegui C, Weaver AH, Fitzmaurice-Cahluni F, Galindo C, Fernández-Rivera Melo F, Yee S, Ojeda-Villegas MB, Fuentes DA, Torres-Bahena E. 2019. Untapped Potential of Citizen Science in Mexican Small-Scale Fisheries. *Frontiers in Marine Science* 6:517. DOI: 10.3389/fmars.2019.00517.
- García-Vázquez E, Machado-Schiaffino G, Campo D, Juanes F. 2012. Species misidentification in mixed hake fisheries may lead to overexploitation and population bottlenecks. *Fisheries Research* 114:52–55. DOI: 10.1016/j.fishres.2011.05.012.
- Garofalo G, Fortibuoni T, Gristina M, Sinopoli M, Fiorentino F. 2011. Persistence and co-occurrence of demersal nurseries in the Strait of Sicily (central Mediterranean): Implications for fishery management. *Journal of Sea Research* 66:29–38. DOI: 10.1016/j.seares.2011.04.008.
- Gleadall IG. 2016. *Octopus sinensis* d'Orbigny, 1841 (Cephalopoda: Octopodidae): Valid Species Name for the Commercially Valuable East Asian Common Octopus. *Species Diversity* 21:31–42. DOI: 10.12782/sd.21.1.031.
- Gleadall IG, Guerrero-Kommritz J, Hochberg FG, Laptikhovskiy V V. 2010. The Inkless Octopuses (Cephalopoda: Octopodidae) of the Southwest Atlantic. *Zoological Science* 27:528–553. DOI: 10.2108/zsj.27.528.
- Gomez F, Montecinos A, Hormazabal S, Cubillos LA, Correa-Ramirez M, Chavez FP. 2012. Impact of spring upwelling variability off southern-central Chile on common sardine (*Strangomera bentincki*) recruitment. *Fisheries Oceanography* 21:405–414. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2012.00632.x.
- González-Gómez R, Barriga-Sosa I de los A, Pliego-Cárdenas R, Jiménez-Badillo L, Markaida U, Meiners-Mandujano C, Morillo-Velarde PS. 2018a. An integrative taxonomic approach reveals *Octopus insularis* as the dominant species in the Veracruz Reef System (southwestern Gulf of Mexico). *PeerJ* 6:e6015. DOI:

- 10.7717/peerj.6015.
- González-Gómez R, Briones-Fourzán P, Álvarez-filip L, Lozano-Álvarez E. 2018b. Diversity and abundance of conspicuous macrocrustaceans on coral reefs differing in level of degradation. *PeerJ* 6:e4922. DOI: 10.7717/peerj.4922.
- González-Gómez R, Meiners-Mandujano C, Morillo-Velarde PS, Jiménez-Badillo L, Markaida U. 2020. Reproductive dynamics and population structure of *Octopus insularis* from the Veracruz Reef System Marine Protected Area, Mexico. *Fisheries Research* 221. DOI: 10.1016/j.fishres.2019.105385.
- Guerra Á. 2006. Estrategias evolutivas de los cefalópodos. *Investigación y Ciencia* 355:50–59.
- Guerra Á, Cortez T, Rocha F. 1999. Redescripción del pulpo de los Changos, *Octopus mimus* Gould, 1852, del litoral chileno-peruano (Mollusca, Cephalopoda). *Iberus* 17:37–57.
- Guerra Á, Hernández-Urcera J, Garci ME, Sestelo M, Regueira M, González ÁF, Cabanellas-Reboredo M, Calvo-Manazza M, Morales-Nin B. 2015. Spawning habitat selection by *Octopus vulgaris*: New insights for a more effective management of this resource. *Fisheries Research* 167:313–322. DOI: 10.1016/j.fishres.2015.03.011.
- Guerra Á, Roura Á, González ÁF, Pascual S, Cherel Y, Pérez-Losada M. 2010. Morphological and genetic evidence that *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 inhabits Amsterdam and Saint Paul Islands (southern Indian Ocean). *ICES Journal of Marine Science* 67:1401–1407. DOI: 10.1093/icesjms/fsq040.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9.
- Gura T. 2013. Citizen science: amateur experts. *Nature* 496:259–261.
- Guzik MT, Norman MD, Crozier RH. 2005. Molecular phylogeny of the benthic shallow-water octopuses (Cephalopoda: Octopodinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:235–248. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.05.009.
- Hacohen-Domené A, Martínez-Rincón RO, Galván-Magaña F, Cárdenas-Palomo N, Herrera-Silveira J. 2017. Environmental factors influencing aggregation of manta rays (*Manta birostris*) off the northeastern coast of the Yucatan Peninsula. *Marine Ecology* 38:e12432. DOI: 10.1111/maec.12432.
- Hanlon RT. 1988. Behavioral and body patterning characters useful in taxonomy and field identification of cephalopods. *Malacologia* 29:247–264.
- Hecker S, Haklay M, Bowser A, Makuch Z, Vogel J, Bonn A (eds.). 2018. *Citizen science: innovation in open science, society and policy*. London: UCL Press. DOI: 10.14324/111.9781787352339.
- Le Hénaff M, Kourafalou VH, Dussurget R, Lumpkin R. 2014. Cyclonic activity in the eastern Gulf of Mexico: Characterization from along-track altimetry and in situ drifter trajectories. *Progress in Oceanography* 120:120–138. DOI:

- 10.1016/j.pocean.2013.08.002.
- Hermosilla C, Rocha F, Valavanis VD. 2011. Assessing *Octopus vulgaris* distribution using presence-only model methods. *Hydrobiologia* 670:35–47. DOI: 10.1007/s10750-011-0671-y.
- Hernández-Sánchez A, 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* 45:415–421. DOI: 10.4067/S0718-19572010000300006.
- Hernández-Tabares I. 1993. Los pulpos (Octopodidae) de la pesquería comercial de los arrecifes de Veracruz, México. *Oceanología* 1:109–119.
- Hernández-Tabares I, Bravo-Gamboa PR. 2002. Pesquería de pulpo. En: Guzmán-Amaya P, Quiroga-Brahms C, Díaz-Luna C, Fuentes-Castellano D, Silva-López G eds. *La pesca de Veracruz y sus perspectivas de desarrollo*. INAPESCA, SAGARPA, Universidad Veracruzana, 217–228.
- Hernández-Urcera J, Cabanellas-Reboredo M, Garci ME, Buchheim J, Gross S, Guerra A, Scheel D. 2019. Cannibalistic attack by *Octopus vulgaris* in the wild: behaviour of predator and prey. *Journal of Molluscan Studies* 85:354–357. DOI: 10.1093/mollus/eyz019.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773–785. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x.
- Van Heukelem WF. 1976. Growth, bioenergetics and life-span of *Octopus cyanea* and *Octopus maya*. Honolulu (HI): University of Hawaii at Manoa.
- Hijmans RJ. 2012. Cross-validation of species distribution models: Removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology* 93:679–688. DOI: 10.1890/11-0826.1.
- Hochberg FG, Couch JA. 1971. Biology of cephalopods. En: Miller JW, VanDerwalker JG, Waller RA eds. *Scientists in the sea*. Washington, D. C.: U. S. Department of the Interior, 221–228.
- Hochberg FG, Norman MD, Huffard CL. 2005. Summary of CIAC octopus workshop. Phuket, Thailand, 17-18 February 2003. *Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin* 66:5–9.
- Horta-Puga G. 2003. Mexico. Condition of selected reef sites in the Veracruz reef system (stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*:360–369. DOI: 10.5479/si.00775630.20.360.
- Hoving HJT, Perez JAA, Bolstad KSR, Braid HE, Evans AB, Fuchs D, Judkins H, Kelly JT, Marian JEAR, Nakajima R, Piatkowski U, Reid A, Vecchione M, Xavier JCC. 2014. The study of deep-sea cephalopods. En: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, 235–359. DOI: 10.1016/B978-0-12-800287-2.00003-2.
- Huffard CL, Bartick M. 2015. Wild *Wunderpus photogenicus* and *Octopus cyanea* employ asphyxiating ‘constricting’ in interactions with

- other octopuses. *Molluscan Research* 35:12–16. DOI: 10.1080/13235818.2014.909558.
- Huffard CL, Hochberg FG. 2005. Description of a new species of the genus *Amphioctopus* (Mollusca: Octopodidae) from the Hawaiian Islands. *Society* 25:113–128. DOI: 10.1146/annurev.en.10.010165.000525.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Ibáñez CM, Fenwick M, Ritchie PA, Carrasco SA, Pardo-Gandarillas MC. 2020. Systematics and phylogenetic relationships of New Zealand benthic octopuses (Cephalopoda: Octopodoidea). *Frontiers in Marine Science* 7. DOI: 10.3389/FMARS.2020.00182.
- Ish T, Dick EJ, Switzer P V., Mangel M. 2004. Environment, krill and squid in the Monterey Bay: From fisheries to life histories and back again. En: *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. Pergamon, 849–862. DOI: 10.1016/j.dsr2.2004.05.008.
- Jimenez-Badillo L. 2010. Geographic information systems: tools to manage the octopus fishery in the Veracruz Reef. *Aquatic Sciences* 4:319–328.
- Jiménez-Badillo L. 2008. Management challenges of small-scale fishing communities in a protected reef system of Veracruz, Gulf of Mexico. *Journal of the Fisheries Management and Ecology* 15:19–26. DOI: 10.1111/j.1365-2400.2007.00565.x.
- Jiménez-Badillo L. 2012. El manejo de la pesquería de pulpo en Veracruz. *La Jornada Ecológica* 25:1-8. Disponible en: <https://www.jornada.com.mx/2012/03/26/eco-g.html>
- Jiménez-Badillo L. 2013. Manejo de la pesquería de pulpo en el estado de Veracruz con énfasis en el Sistema Arrecifal Veracruzano. En: Aldana AD, Enriquez DM E V eds. *Manejo de los recursos pesqueros de la cuenca del Golfo de México y del Mar Caribe. Veracruz: La Ciencia en Veracruz*. Universidad Veracruzana, 229–236.
- Jiménez-Badillo L, Arenas F V., Pérez EH. 2008. The conservation-exploitation paradox in a Mexican coral reef protected area. En: Nielsen JL, Dodson JJ, Friedland K, Hamon TR, Musick J, Verspoor E eds. *Reconciling fisheries with conservation: proceedings of the Fourth World Fisheries Congress*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, Symposium 49, 547–555.
- Jiménez-Badillo L, del Río-Rodríguez RE, Gómez-Solano MI, Cu-Escamilla A, Méndez-Aguilar D. 2008b. Madurez gonádica del pulpo *Octopus vulgaris* en el Golfo de México: análisis macroscópico y microscópico. CENTRO EPOMEX-UAC.
- Jiménez-Badillo ML, Castro-Gaspar LG. 2007. Pesca artesanal en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. En: Granados Barba A, Abarca Arenas LG, Vargas Hernández JM eds. *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche, 221–240.

- Jiménez L, Soberón J, Christen JA, Soto D. 2019. On the problem of modeling a fundamental niche from occurrence data. *Ecological Modelling* 397:74–83. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2019.01.020.
- Juárez OE, Galindo-Sánchez CE, Díaz F, Re D, Sánchez-García AM, Camaal-Monsreal C, Rosas C. 2015. Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467:71–76. DOI: 10.1016/j.jembe.2015.02.020.
- Kearney M, Porter W. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12:334–350. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x.
- Keyl F, Wolff M. 2008. Environmental variability and fisheries: What can models do? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18:273–299. DOI: 10.1007/s11160-007-9075-5.
- Kuhlmann ML, McCabe BM. 2014. Diet specialization in *Octopus vulgaris* at San Salvador, Bahamas. *Marine Ecology Progress Series* 514:229–237. DOI: 10.3354/meps11070.
- Lauria V, Garofalo G, Gristina M, Fiorentino F. 2016. Contrasting habitat selection amongst cephalopods in the Mediterranean Sea: When the environment makes the difference. *Marine Environmental Research* 119:252–266. DOI: 10.1016/j.marenvres.2016.06.011.
- Leite TS, Haimovici M, Lins JE. 2008. A pesca do polvo no arquipélago de Fernando de Noronha, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca de São Paulo* 34:271–280. DOI: 10.1016/j.asj.2009.08.015.
- Leite T, Haimovici M, Mather J, Lins Oliveira JE. 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* 98:85–91. DOI: 10.1016/j.fishres.2009.04.001.
- Leite TS, Haimovici M, Molina W, Warnke K. 2008. Morphological and genetic description of *Octopus insularis*, a new cryptic species in the *Octopus vulgaris* complex (Cephalopoda: Octopodidae) from the tropical southwestern Atlantic. *Journal of Molluscan Studies* 74:63–74. DOI: 10.1093/mollus/eym050.
- Leite TS, Mather JA. 2008. A new approach to octopuses' body pattern analysis: A framework for taxonomy and behavioral studies. *American Malacological Bulletin* 24:31–41. DOI: 10.4003/0740-2783-24.1.31.
- Lenz TM, Elias NH, Leite TS, Vidal EAG. 2015. First description of the eggs and paralarvae of the tropical octopus, *Octopus insularis*, under culture conditions. *American Malacological Bulletin* 33:101–109. DOI: 10.4003/006.033.0115.
- Liaño-Carrera F, Camarena-Luhrs T, Gómez-Barrero A, Martos-Fernández FJ, Ramírez-Macias JI, Salas-Monreal D. 2019. New coral reef structures in a tropical coral reef system. *Latin American Journal of Aquatic Research* 47:270–281. DOI: 10.3856/vol47-issue2-fulltext-7.
- Lima FD de. 2017. Genética molecular e

- ecologia em uma abordagem integrativa para conservação de *Octopus insularis* Leite & Haimovici, 2008 no Atlântico tropical. Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN.
- Lima F, Ángeles-González L, Leite T, Lima S. 2020a. Global climate changes over time shape the environmental niche distribution of *Octopus insularis* in the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 652:111–121. DOI: 10.3354/meps13486.
- Lima FD, Berbel-Filho WM, Leite TS, Rosas C, Lima SMQ. 2017. Occurrence of *Octopus insularis* Leite and Haimovici, 2008 in the Tropical Northwestern Atlantic and implications of species misidentification to octopus fisheries management. *Marine Biodiversity* 47:723–734. DOI: 10.1007/s12526-017-0638-y.
- Lima FD, Leite TS, Haimovici M, Lins Oliveira JE. 2014a. Gonadal development and reproductive strategies of the tropical octopus (*Octopus insularis*) in northeast Brazil. *Hydrobiologia* 725:7–21. DOI: 10.1007/s10750-013-1718-z.
- Lima FD, Leite TS, Haimovici M, Nóbrega MF, Oliveira JEL. 2014b. Population structure and reproductive dynamics of *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae) in a coastal reef environment along northeastern Brazil. *Fisheries Research* 152:86–92. DOI: 10.1016/j.fishres.2013.08.009.
- Lima FD, Strugnell JM, Leite TS, Lima SMQ. 2020b. A biogeographic framework of octopus species diversification: the role of the Isthmus of Panama. *PeerJ* 8:e8. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.8691>.
- Link JS, Nye JA, Hare JA. 2011. Guidelines for incorporating fish distribution shifts into a fisheries management context. *Fish and Fisheries* 12:461–469. DOI: 10.1111/j.1467-2979.2010.00398.x.
- Mancha Yáñez VM, Moreno Galdeano M. 1986. Contribución al conocimiento de la biología de las especies de octópodos (Mollusca: Cephalopoda) del arrecife de la Isla de Lobos, Ver, México. Universidad del Noreste.
- Mangold K. 1998. The Octopodinae from the Eastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. En: Voss NA, Vecchione M, Toll RB eds. *Systematics and biogeography of cephalopods. II*. Washington, D.C.: Smithsonian Contributions to Zoology, 521–547.
- Markaida U, Flores L, Arias E, Mora E. 2018. Reproduction and population structure of *Octopus mimus* fished in a Marine Protected Area of Ecuador. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98:1383–1389. DOI: 10.1017/S0025315417000613.
- Markaida U, Gilly WF. 2016. Cephalopods of Pacific Latin America. *Fisheries Research* 173:113–121. DOI: 10.1016/j.fishres.2015.09.014.
- Markaida U, Méndez-Loeza I, Rosales-Raya ML. 2017. Seasonal and spatial trends of Mayan octopus, *Octopus maya*, population dynamics from Campeche, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 97:1663–1673.

- DOI: 10.1017/S0025315416001132.
- Markaida U, Sosa-Nishizaki O. 2010. Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90:977–994. DOI: 10.1017/S0025315409991597.
- Marko PB, Lee SC, Rice AM, Gramling JM, Fitzhenry TM, McAlister JS, Harper GR, Moran AL. 2004. Mislabelling of a depleted reef fish. *Nature* 430:309–310. DOI: 10.1038/430309b.
- Martínez-López B, Zavala-Hidalgo J. 2009. Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems* 77:1–20. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2008.10.002.
- Martínez S, Carrillo L, Marinone SG. 2019. Potential connectivity between marine protected areas in the Mesoamerican Reef for two species of virtual fish larvae: *Lutjanus analis* and *Epinephelus striatus*. *Ecological Indicators* 102:10–20. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.02.027.
- Mateos-Jasso A, Zavala-hidalgo J, Romero-Centeno R, Allende-Arandía ME. 2012. Variability of the thermohaline structure in the northern Veracruz Coral Reef System, Mexico. *Continental Shelf Research* 50–51:30–40. DOI: 10.1016/j.csr.2012.10.001.
- Mather JA. 1991. Foraging, feeding and prey remains in middens of juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of Zoology* 224:27–39. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1991.tb04786.x.
- Mather JA. 1992. Interactions of juvenile *Octopus vulgaris* with scavenging and territorial fishes. *Marine Behaviour and Physiology* 19:175–182.
- Mather JA. 1994. ‘Home’ choice and modification by juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda): specialized intelligence and tool use? *Journal of Zoology* 233:359–368. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb05270.x.
- Melo-Merino SM, Reyes-Bonilla H, Lira-Noriega A. 2020. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling* 415:108837. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108837.
- Méndez-Aguilar FD, Jiménez-Badillo ML, Arenas-Fuentes V. 2007. Cultivo experimental del pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier, 1797) en Veracruz y su aplicación al Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: investigaciones actuales. En: Granados Barba A, Abarca Arenas LG, Vargas Hernández JM eds. *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche, 257–274.
- Merino M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems* 13:101-121. DOI: 10.1016/S0924-7963(96)00123-6.
- Mota Rodríguez LV. 2004. Caracterización de la pesquería de pulpo en la zona norte del Sistema Arrecifal Veracruzano. Instituto Tecnológico del Mar, Boca del Río,

- Veracruz, Tesis de licenciatura.
- Narvarte M, González RA, Storero L, Fernández M. 2013. Effects of competition and egg predation on shelter use by *Octopus tehuelchus* females. *Marine Ecology Progress Series* 482:141–151. DOI: 10.3354/meps10237.
- Norman MD. 1992. Four new octopus species of the *Octopus macropus* group (Cephalopoda: Octopodidae) from the Great Barrier Reef, Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 53:267–308.
- Norman MD. 2016. General remarks on octopods. In: Jereb P, Roper CFE, Norman MD, Finn JK eds. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3.* Rome: FAO, 6–9.
- Norman MD, Finn JK. 2016. World octopod fisheries. In: Jereb P, Roper CFE, Norman MD, Finn JK eds. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids.* Rome: FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 9–14.
- Norman MD, Finn JK, Hochberg FG. 2016. Family Octopodidae. In: Jereb P, Roper CFE, Norman MD, Finn JK eds. *Cephalopods of the world. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids.* Rome: FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, FAO, 36–215.
- Norman MD, Hochberg FG. 2005. The current state of octopus taxonomy. *Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin* 66:127–154.
- Norman MD, Hochberg FG, Lu CC. 1997. Mollusca Cephalopoda: mid-depth octopuses (200-1000 m) of the Banda and Arafura Seas (Octopodidae and Alloposidae). *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle* 172:357–383.
- Norman MD, Sweeney MJ. 1997. The shallow-water octopuses (Cephalopoda: Octopodidae) of the Philippines. *Invertebrate Taxonomy* 11:89–140.
- Oosthuizen A, Smale MJ. 2003. Population biology of *Octopus vulgaris* on the temperate south-eastern coast of South Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83:535–541. DOI: 10.1017/S0025315403007458h.
- Ortiz-Lozano L, Colmenares-Campos C, Gutiérrez-Velázquez A. 2018. Submerged Coral Reefs in the Veracruz Reef System, Mexico, and its implications for marine protected area management. *Ocean and Coastal Management* 158:11–23. DOI: 10.1016/j.ocecoaman.2018.03.012.
- Ortiz-Lozano L, Pérez-España H, Granados-Barba A, González-Gándara C, Gutiérrez-Velázquez A, Martos J. 2013. The reef corridor of the southwest Gulf of Mexico: challenges for its management and conservation. *Ocean and Coastal Management* 86:22–32. DOI: 10.1016/j.ocecoaman.2013.10.006.
- Osorio-Olvera L, Yañez-Arenas C,

- Martínez-Meyer E, Peterson AT. 2020. Relationships between population densities and niche-centroid distances in North American birds. *Ecology Letters* 23:555–564. DOI: 10.1111/ele.13453.
- Otero J, González ÁF, Sieiro MP, Guerra Á. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries Research* 85:122–129. DOI: 10.1016/j.fishres.2007.01.007.
- Oviedo-Pérez JL, González-Ocaranza L, Morales-Hernández R. 2003. La pesca de pulpo (*Octopus vulgaris*) con gancho en el sistema arrecifal veracruzano. En: Espino-Barr E, Carrasco-Águila MÁ, Cabral-Solís E, Puente-Gómez M eds. *II Foro Científico de Pesca Ribereña*. Colima: SAGARPA-Instituto Nacional de la Pesca, 25–26.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279:860–863. DOI: 10.1126/science.279.5352.860.
- Pender JE, Hipp AL, Hahn M, Kartesz J, Nishino M, Starr JR. 2019. How sensitive are climatic niche inferences to distribution data sampling? A comparison of Biota of North America Program (BONAP) and Global Biodiversity Information Facility (GBIF) datasets. *Ecological Informatics* 54:100991. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2019.100991.
- Peterson AT. 2009. Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of evidence. *Frontiers of biogeography* 1:19–25. DOI: 10.21425/F5FBG12232.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. New Jersey & Oxford: Princeton University Press.
- Phillips SJ. 2017. A Brief Tutorial on Maxent. *Disponibile en: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/*
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40:887–893. DOI: 10.1111/ECOG.03049@10.1111/(ISSN)1600-0587.ECOG-OA.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.
- Phillips SJ, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x.
- Pickford GE. 1945. Le poulpe americain. A study of the littoral octopoda of the western Atlantic. *Trans. Connecticut Acad. Sci.*, 36: 701-811.
- Pierce GJ, Guerra A. 1994. Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. *Fisheries Research* 21:255–285. DOI: 10.1016/0165-7836(94)90108-2.
- Pierce GJ, Valavanis VD, Guerra A, Jereb P, Orsi-Relini L, Bellido JM, Katara I, Piatkowski U, Pereira J, Balguerías E, Sobrino I, Lefkaditou E, Wang J, Santurtun M, Boyle PR, Hastie LC, MacLeod CD, Smith JM, Viana M,

- González AF, Zuur AF. 2008. A review of cephalopod-environment interactions in European Seas. En: *Hydrobiologia*. Springer Netherlands, 49–70. DOI: 10.1007/s10750-008-9489-7.
- Pliego-Cárdenas R, García-Domínguez FA, Ceballos-Vázquez BP, Villalejo-Fuerte M, Arellano-Martínez M. 2011. Reproductive aspects of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from Espíritu Santo Island, southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* 37:23–32. DOI: 10.7773/cm.v37i1.1730.
- Pomiankowski A, Moller AP. 1995. A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 260:21–29. DOI: 10.1098/rspb.1995.0054.
- Raberinary D, Benbow S. 2012. The reproductive cycle of *Octopus cyanea* in southwest Madagascar and implications for fisheries management. *Fisheries Research* 125–126:190–197. DOI: 10.1016/j.fishres.2012.02.025.
- Richardson PL. 2005. Caribbean Current and eddies as observed by surface drifters. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 52:429–463. DOI: 10.1016/j.dsr2.2004.11.001.
- Roberts TE, Moloney JM, Sweatman HPA, Bridge TCL. 2015. Benthic community composition on submerged reefs in the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 34:569–580. DOI: 10.1007/s00338-015-1261-7.
- Robson GC. 1929. A monograph of the recent Cephalopoda. Part I. Octopodinae. British Museum, London, 236 p.
- Rodhouse PGK, Pierce GJ, Nichols OC, Sauer WHH, Arkhipkin AI, Laptikhovsky V V., Lipiński MR, Ramos JE, Gras M, Kidokoro H, Sadayasu K, Pereira J, Lefkaditou E, Pita C, Gasalla M, Haimovici M, Sakai M, Downey N. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: Implications for management of fisheries. *Advances in Marine Biology* 67:99–234. DOI: 10.1016/B978-0-12-800287-2.00002-0.
- Rodríguez-Rúa A, Pozuelo I, Prado MA, Gómez MJ, Bruzón MA. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on the Atlantic coast of Andalusia (south of Spain). *Marine Biology* 147:927–933. DOI: 10.1007/s00227-005-1621-x.
- Roper CFE. 1978. Cephalopods. In: Fischer W ed. *FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes, vol VI. Western Central Atlantic (Fishing Area 31)*. Rome: FAO, 277.
- Roper CFE. 1983. An overview of cephalopod systematics: status, problems, and recommendations. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 44:13–27.
- Roper CFE, Gutierrez A, Vecchione M. 2015. Paralarval octopods of the Florida Current. *Journal of Natural History* 49:1281–1304. DOI: 10.1080/00222933.2013.802046.
- Roper CFE, Sweeney MJ, Nauen CE. 1984. *FAO Species Catalogue Vol. 3. Cephalopods of the world: an annotated and illustrated catalogue*

of species of interest to fisheries.










- Roper CFE, Voss GL. 1983. Guidelines for taxonomic description of cephalopod species. In: Roper CFE, Lu CC, Hochberg FG, eds. Proceedings of the Workshop on the Biology and Resource Potential of Cephalopods. *Melbourne: National Museum of Victoria*:48–64.
- Rosas-Luis R, Jiménez Badillo M, Montoliu-Elena L, Morillo-Velarde PS. 2019. Food and feeding habits of *Octopus insularis* in the Veracruz Reef System National Park and confirmation of its presence in the southwest Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. DOI: 10.1111/maec.12535.
- Rosas C, Gallardo P, Mascaró M, Caamal-Monsreal C, Pascual C. 2014. *Octopus maya*. In: Iglesias J, Fuentes L, Villanueva R eds. *Cephalopod Culture*. Dordrecht: Springer Science+Business Media, 383–396.
- Roura Á, Álvarez-Salgado XA, González ÁF, Gregori M, Rosón G, Otero J, Guerra Á. 2016. Life strategies of cephalopod paralarvae in a coastal upwelling system (NW Iberian Peninsula): insights from zooplankton community and spatio-temporal analyses. *Fisheries Oceanography* 25:241–258. DOI: 10.1111/fog.12151.
- Roura Á, Amor M, González ÁF, Guerra Á, Barton ED, Strugnell JM. 2019. Oceanographic processes shape genetic signatures of planktonic cephalopod paralarvae in two upwelling regions. *Progress in Oceanography* 170:11–27. DOI: 10.1016/j.pocean.2018.10.005.
- Salas-Monreal D, Salas-de-León DA, Monreal-Gómez MA, Riverón-Enzástiga ML. 2009. Current rectification in a tropical coral reef system. *Coral Reefs* 28:871–879. DOI: 10.1007/s00338-009-0521-9.
- Salas Pérez J de J, Salas-Monreal D, Monreal-Gómez MA, Riveron-Enzastiga ML, LLasat C. 2012. Seasonal absolute acoustic intensity, atmospheric forcing and currents in a tropical coral reef system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 100:102–112. DOI: 10.1016/j.ecss.2012.01.002.
- Sales JBL, Rego PS, Hilsdorf AWS, Moreira AA, Haimovici M, Tomás AR, Batista BB, Marinho RA, Markaida U, Schneider H, Sampaio I. 2013. Phylogeographical features of *Octopus insularis* in the southeastern Atlantic based on the analysis of mitochondrial markers. *Journal of Shellfish Research* 32:325–339.
- Sansón LZ, Pérez-Brunius P, Sheinbaum J. 2017. Surface Relative Dispersion in the Southwestern Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* 47:387–403. DOI: 10.1175/jpo-d-16-0105.1.
- Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandía M, Hermoso-Salazar M. 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 498:27–41. DOI: 10.3354/meps10631.
- Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandía E, Hermoso-Salazar M. 2018. Larval dispersal in three coral reef decapod species: Influence of larval duration on the metapopulation structure. *PLOS ONE* 13:e0193457. DOI: 10.1371/journal.pone.0193457.

- Sauer WHH, Gleadall IG, Downey-Breedt N, Doubleday Z, Gillespie G, Haimovici M, Ibáñez CM, Katugin ON, Leporati S, Lipinski MR, Markaida U, Ramos JE, Rosa R, Villanueva R, Arguelles J, Briceño FA, Carrasco SA, Che LJ, Chen C-S, Cisneros R, Connors E, Crespi-Abril AC, Kulik V V., Drobyazin EN, Emery T, Fernández-Álvarez FA, Furuya H, González LW, Gough C, Krishnan P, Kumar B, Leite T, Lu C-C, Mohamed KS, Nabhitabhata J, Noro K, Petchkamnerd J, Putra D, Rocliffe S, Sajikumar KK, Sakaguchi H, Samuel D, Sasikumar G, Wada T, Zheng X, Tian Y, Pang Y, Yamrungrueng A, Pecl G. 2019. World Octopus Fisheries. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*:1–151. DOI: 10.1080/23308249.2019.1680603.
- Sbrocco EJ, Barber PH. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94:979–979. DOI: 10.1890/12-1358.1.
- van Sebille E, Zettler E, Wienders N, Amaral-Zettler L, Elipot S, Lumpkin R. 2021. Dispersion of Surface Drifters in the Tropical Atlantic. *Frontiers in Marine Science* 7:1243. DOI: 10.3389/fmars.2020.607426.
- Senula SF, Scavetta JT, Banta JA, Mueller UG, Seal JN, Kellner K. 2019. Potential Distribution of Six North American Higher-Attine Fungus-Farming Ant (Hymenoptera: Formicidae) Species. *Journal of Insect Science* 19. DOI: 10.1093/jisesa/iez118.
- Sillero N. 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling* 222:1343–1346. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2011.01.018.
- Silva C, Leiva F, Lastra J. 2019. Predicting the current and future suitable habitat distributions of the anchovy (*Engraulis ringens*) using the Maxent model in the coastal areas off central-northern Chile. *Fisheries Oceanography* 28:171–182. DOI: 10.1111/fog.12400.
- Silva L, Sobrino I, Ramos F. 2002. Reproductive biology of the common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Bulletin of Marine Science* 71:837–850.
- Soberón JM. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33:159–167. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x.
- Soberón J, Arroyo-Peña B. 2017. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE* 12:e0175138. DOI: 10.1371/journal.pone.0175138.
- Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:437–441. DOI: 10.1016/j.rmb.2017.03.011.
- Soberon J, Peterson AT. 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* 2. DOI: 10.17161/bi.v2i0.4.
- Solís-Ramírez MJ. 1962. Contribución al

- estudio del pulpo (*Octopus vulgaris* Lamarck) de la Sonda de Campeche. *Trabajos de Divulgación. Dirección General de Pesca e Industria Conexas* 24:1–30.
- Solís-Ramírez MJ. 1987a. Situación actual de las investigaciones de pulpo y calamar en el Golfo de México. In: Solís-Ramírez MJ ed. *Simposio sobre "Investigaciones de pulpos y calamares"* Yucalpetén, Yucatán: Instituto Nacional de la Pesca, 57–67.
- Solís-Ramírez MJ. 1987b. Catálogo de cefalópodos de la Bahía de Campeche, México. *Centro Regional de Investigación Pesquera*:1–20.
- Solís-Ramírez MJ. 1999. Importancia de la pesquería de pulpo en el Golfo de México y Caribe Mexicano. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 45:482–498.
- Solís-Ramírez MJ, Chávez EA. 1986. Evaluación y régimen óptimo de pesca del pulpo en la Península de Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* 13:1–25.
- Solís-Ramírez MJ, Fernández-Méndez JI, Márquez-Farías F. 1995. Pulpo. En: Aguilar-Ibarra A, Arenas-Fuentes P, Beléndez-Moreno L, Fernández-Méndez JI, López-González L, Ortiz-Fortunat I, Sierra-Rodríguez P, Ulloa-Ramírez P, Díaz-de-León-Corral A eds. *Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y Manejo 1997-1998*. Topolobampo, Sinaloa: Instituto Nacional de la Pesca, 521–546.
- Söllner R, Warnke K, Saint-Paul U, Blohm D. 2000. Sequence divergence of mitochondrial DNA indicates cryptic biodiversity in *Octopus vulgaris* and supports the taxonomic distinctiveness of *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Marine Biology* 136:29–35. DOI: 10.1007/s002270050004.
- Thomas CJ, Bridge TCL, Figueiredo J, Deleersnijder E, Hanert E. 2015. Connectivity between submerged and near-sea-surface coral reefs: Can submerged reef populations act as refuges? *Diversity and Distributions* 21:1254–1266. DOI: 10.1111/ddi.12360.
- Thorne LH, Johnston DW, Urban DL, Tyne J, Bejder L, Baird RW, Yin S, Rickards SH, Deakos MH, Mobley JR, Pack AA, Chapla Hill M. 2012. Predictive Modeling of Spinner Dolphin (*Stenella longirostris*) Resting Habitat in the Main Hawaiian Islands. *PLoS ONE* 7:e43167. DOI: 10.1371/journal.pone.0043167.
- Tunnell JW. 1974. Ecological and geographical distribution of Mollusca of Lobos and Enmedio coral reefs, Southwestern Gulf of Mexico. Texas A&M University.
- Tunnell Jr., J. W., Chávez, E. A., Withers K. 2007. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. *Texas A&M University Press, College Station, Harte Research Institute*. DOI: 10.1016/j.bmcl.2012.04.095.
- Ueda K. 2021. iNaturalist Research-grade Observations. iNaturalist.org. Occurrence dataset. *Disponible en: https://doi.org/10.15468/ab3s5x* (consultado el 24/02/2021).
- Vázquez DP, Stevens RD. 2004. The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *The American*

- Naturalist* 164:1–19.
- Vecchione M, Collette BB. 1996. The central role of systematics in marine biodiversity problems. *Oceanography* 9:44–45. DOI: 10.5670/oceanog.1996.26.
- Vecchione M, Shea E, Bussarawit S, Anderson F, Alexeyev D, Lu CC, Okutani T, Roeleveld M, Chotiyaputta C, Roper C, Jorgensen E, Sukramongkol N. 2005. Systematics of Indo-West Pacific loliginids. *Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin* 66:23–26.
- Villanueva R. 1995. Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:2639–2650. DOI: 10.1139/f95-853.
- Voss GL. 1956. A review of the cephalopods of the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 6:85–178.
- Voss GL. 1960. Bermudan cephalopods. *Fieldiana Zoology* 39:419–446.
- Voss GL. 1986. A new look at squid and octopus potentials in the Caribbean. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 37:34–40.
- Voss GL, Opresko L, Thomas R. 1973. The potentially commercial species of octopus and squid of Florida, the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *University of Miami Sea Grant Program (NOAA Sea Grant No. 04-3-158-27)*.
- Voss G, Solís-Ramírez M. 1966. *Octopus maya*, a new species from the Bay of Campeche, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 16:615–625.
- Voss GL, Toll RB. 1998. The systematic and nomenclatural status of the Octopodinae described from the Western Atlantic Ocean. In: Voss NA, Vecchione M, Toll RB, Sweeney MJ eds. *Systematics and biogeography of cephalopods*. Smithsonian Contributions to Zoology, 457–474.
- Voss GL, Voss NA. 1955. An ecological survey of Soldier Key, Biscayne Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science* 5:203–229.
- Voss GL, Voss NA. 1960. An ecological survey of the marine invertebrates of Bimini, Bahamas, with a consideration of their zoogeographical relationships. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 10:96–116.
- Ward RD. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia* 420:191–201. DOI: 10.1023/A:1003928327503.
- Wodinsky J. 1972. Breeding season of *Octopus vulgaris*. *Marine Biology* 16:59–63.
- Yiwen Z, Wei LB, Yeo DCJ. 2016. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A case study using invasive crayfish. *Ecological Modelling* 341:5–13. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.019.
- Zúñiga O, Olivares A, Rosas C. 2014. *Octopus mimus*. In: Iglesias J, Fuentes L, Villanueva R eds. *Cephalopod Culture*. Dordrecht: Springer Science+Business Media, 397–413.

APÉNDICE: Clave para diferenciar a *O. insularis* de especies similares.

		Taxón	Características
		<i>Octopus insularis</i>	Patrón reticular rojo/blanco y barra transversal en el ojo; ausencia de ocelos; habita en el Atlántico.
		<i>Octopus cf. mimus</i>	Patrón reticular rojo/blanco; ausencia de ocelos; habita en el Pacífico.
		<i>Octopus hummelincki</i>	Patrón reticular rojo/blanco; ocelos azules; habita en el Atlántico.
		<i>Octopus cf. americanus</i>	Ausencia de patrón reticular rojo/blanco; ausencia de ocelos; sifón amarillo; habita en el Atlántico.
		<i>Octopus maya</i>	Ausencia de patrón reticular rojo/blanco; ocelos marrones; habita en el Atlántico; endémico de la Península de Yucatán.
		<i>Octopus briareus</i>	Ausencia de patrón reticular rojo/blanco; ausencia de ocelos; color azulado iridiscente; nocturno; habita en el Atlántico.

Créditos de las fotografías (izqda., drcha.): *O. insularis*: R. González-Gómez, <https://www.naturalista.mx/observations/64313992>; *O. cf. mimus*: <https://www.naturalista.mx/observations/45744995>, <https://www.naturalista.mx/observations/31687050>; *O. cf. hummelincki*: @theoctogirl, R. González-Gómez; *O. cf. americanus*: <https://www.naturalista.mx/observations/6848867>, <https://www.naturalista.mx/observations/37252041>; *O. maya*: <https://www.naturalista.mx/observations/70546569>, R. González-Gómez; *O. briareus*: <https://www.naturalista.mx/observations/34760504>, <https://www.naturalista.mx/observations/10706987>.