



UNIVERSIDAD DEL MAR

Campus Puerto Ángel

Dinámica reproductiva y poblacional del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* Berry 1911 (Cephalopoda: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias: Ecología Marina

Presenta

Biol. Mar. Hugo Alonso Guzmán Intzin

Directora

Dra. María del Carmen Alejo Plata

Puerto Ángel, Oaxaca, 2025

AGRADECIMIENTOS

A la universidad del mar (UMAR) por haber sido mi casa de estudios profesionales y facilitarme el uso de sus instalaciones, haciendo mi estadía muy confortable y amena desde la licenciatura.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por haberme permitido realizar mis estudios de maestría con financiamiento. Tanto por la beca posgrados de calidad, así como por el financiamiento al proyecto convocatoria problemas nacionales 2015-01-1740 “Calamares: recurso pesquero alternativo para la costa de Oaxaca”.

Al Centro Regional de Investigación Pesquera de Salina Cruz, gracias por permitirme colaborar en los muestreos durante las temporadas de veda de donde se obtuvieron las muestras para realizar este trabajo.

A mis compañeros y profesores del posgrado que con las sesiones de retroalimentación fortalecían el presente escrito.

A cada uno de los integrantes del comité revisor, sus correcciones pertinentes y certeros añadieron más consistencia al trabajo.

A el Dr. Pedro Cervantes por haber reafirmado mi gusto por los análisis bioestadísticos y haberme enseñado el maravilloso mundo de las redes neuronales, abriendo todo un mundo de posibilidades.

A la Dra. Carmen Alejo Plata por su paciencia con este trabajo, pero sobre todo por apoyarme y motivarme siempre en este fascinante mundo de los cefalópodos. por la oportunidad que me brindo, sin duda le estaré agradecido infinitamente.

A todos aquellos quienes escuchaban atentamente cuando les hablaba sobre la importancia de los cefalópodos en un contexto socio-económico además de su rol ecológico. En mi defensa, ustedes preguntaban sobre mi tema de tesis.

A mi familia que me tuvieron fe y paciencia...

DEDICATORIA

Con cariño a mis seres queridos que ya no están, aquellos que siempre tuvieron esperanza y confianza en mí, su partida dejó un gran vacío

ÍNDICE

ÍNDICE.....	1
LISTA DE FIGURAS	II
LISTA DE TABLAS	IV
RESUMEN	V
ABSTRACT	VII
I. INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
JUSTIFICACIÓN.....	4
II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	5
III. HIPÓTESIS	5
IV. OBJETIVOS.....	6
GENERAL	6
PARTICULARES	6
V. MATERIAL Y MÉTODOS.....	6
ÁREA DE ESTUDIO.....	6
OBTENCIÓN DE MUESTRAS	8
ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA	8
VI. RESULTADOS	16
ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA	18
VII. DISCUSIÓN.....	33
VIII. CONCLUSIÓN	38
IX. BIBLIOGRAFÍA.....	39
X. ANEXOS	46

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Variación estacional en la temperatura superficial del mar (TSM) del Golfo de Tehuantepec; temporada de secas (izquierda) y lluvias (derecha). Concentración de nutrientes (clorofila-a) es inversa a la TSM. Datos obtenidos del catálogo Copernicus y procesados en Matlab. 7
- Figura 2. Capturas de *Lolliguncula panamensis* en la zona de pesca 90 (Z90). Lances positivos (punto azul) y negativos (punto negro) en la división por subzonas (S91-S95)..... 16
- Figura 3. Capturas totales por estratos de profundidad (izquierda); capturas por estadio gonádico de acuerdo a profundidades (derecha). 17
- Figura 4. Estructura de Tallas de *Lolliguncula panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec. Sección superior: Talla de organismos capturados durante el estudio 2017-2018. Sección inferior: Estructura de tallas desglosado por muestreo 18
- Figura 5. Variación mensual en talla (izquierda) y peso (derecha) de *Lolliguncula panamensis* capturados en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017-agosto 2018..... 19
- Figura 6. Estructura de tallas unimodal de *Lolliguncula panamensis* por estadio de madurez (I-V) de hembras (izquierda) y machos (derecha) comparado a la estructura general bimodal (línea negra) y las frecuencias observadas (barras). ... 20
- Figura 7. Relación Talla-Peso de *Lolliguncula panamensis* para sexos combinados (superior), Hembras (inferior izquierda) y machos (inferior derecha). 21
- Figura 8. Pirámide poblacional *Lolliguncula panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec presentado en porcentajes respecto al total de machos y hembras por separado. ... 23
- Figura 9. Talla de primera madurez (L_{50}) de hembras (izquierda) y machos (derecha) de *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de Tehuantepec. 24
- Figura 10. Índice Gonadosomático de *Lolliguncula panamensis* hembras (izquierda) y machos (derecha) capturado en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017- agosto 2018. 24
- Figura 11. Desarrollo ovocitario, etapas del ovocito de *Lolliguncula panamensis*: Op0) Ovogonia, Op1) Ovocito previtelogenico inicial, Op2) Ovocito previtelogenico final, Ov1) Ovocito vitelogenico inicial, Ov2) Ovocito vitelogenico final, Opv) Ovocito postvitelogenico o maduro; características principales de un ovocito: n) nucleo, ca) citoplasma acidófilo, cb) citoplasma basófilo, ef) epitelio folicular, in) invaginaciones epiteliales, cf) células foliculares, eo) estroma ovárico. 26
- Figura 12. Otras características importantes del desarrollo normal del ovocito: Oa)

Ovocito atrésico en proceso reabsorción, cf) células foliculares, fi) foliculogénesis inicial, eo) estroma ovárico, OE) unión Ovocito-Estroma. 27

Figura 13. Tendencias probabilísticas por etapa ovárica (izquierda) y subestadios ovocitarios (derecha) del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*. 28

Figura 14. Observación de gónadas a nivel macroscópico de *Lolliguncula panamensis*, se mencionan las fotografías de la sección A) de izquierda a derecha: Gónada inmadura en estadio II; sección correspondiente al 20% de gónada madura en estadio IV; glándula nidamental observable en estadio IV; gónada madura en estadio III sometida a separación mecánica para exponer los ovocitos internos; ovocitos expuestos por agitación; B) gónada estadio II, rd) “racimo” diferenciado de ovocitos, GN) glandula nidamental; C) “racimo” de ovocitos, Oi) ovocito inmaduro, Om) ovocito maduro; D) ovocitos postvitelogenicos (Opv) observados en estereoscopia; E) ovocitos postvitelogenicos observados en cortes histológicos. 29

Figura 15. Intervalos de longitud de ovocitos de *Lolliguncula panamensis* por subestadios ovocitarios; ES: Error estándar; DS: Desviación estándar. N=8613 ovocitos. . 30

Figura 16. Gráfico perceptual de subzona vs estadio de madurez (izquierda) y mes de muestreo vs estadio de madurez de calamar dedal *Lolliguncula panamensis* (derecha). 31

Figura 17. Mapa de calor obtenido con abundancias de *L. panamensis* presentes en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017 - agosto 2018. 32

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Matriz empleada en el análisis de correspondencia para conocer temporada de desove (izquierda) y sitio de desove (derecha); las ij casillas representan las frecuencias de organismos observados en cada intersección $i * j$. El estadio corresponde al estadio de madures del organismo obtenido mediante observación directa de la gónada.	14
Tabla 2. Capturas totales de <i>Lolliguncula panamensis</i> por subzona (S91-S95) de pesca de la Z90 en el Golfo de Tehuantepec	16
Tabla 3. Intervalo de talla y peso por estadio gonádico, machos y hembras de <i>Lolliguncula panamensis</i>	19
Tabla 4. Proporción de sexos <i>Lolliguncula panamensis</i> por mes de muestreo	22
Tabla 5. Proporción de sexos de <i>Lolliguncula panamensis</i> por subzona de muestreo.....	22
Tabla 6. Intervalos de longitud en micras (μm) por cada tipo de ovocito de <i>Lolliguncula panamensis</i> y la probabilidad (p) obtenida mediante redes neuronales	28

RESUMEN

El calamar dedal (*Lolliguncula panamensis*) es una especie de loliginido ampliamente distribuida dentro del Pacífico Oriental Tropical. Presenta variación en su abundancia relacionada principalmente con los cambios de temperatura especialmente dentro del Golfo de Tehuantepec debido a las condiciones estacionales bien marcadas de lluvias y secas. Debido a que *L. panamensis* representa un componente importante de la fauna de acompañamiento dentro de las capturas del camarón, es considerado un recurso con gran potencial pesquero, por lo tanto, para lograr una gestión adecuada de *L. panamensis* como recurso pesquero establecido, es necesario conocer su estructura poblacional. El objetivo de este trabajo es inferir aspectos demográficos de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec a partir de organismos capturados como fauna de acompañamiento del camarón (FAC) haciendo énfasis en los aspectos reproductivos de la especie, así como proponer un posible sitio y temporada de captura para una pesca sostenible de la especie. El material biológico se obtuvo de cuatro cruceros de pesca comercial dirigido hacia el aprovechamiento del camarón durante la temporada 2017-2018 (diciembre, mayo, julio, agosto) se realizaron un total de 156 lances, 73 fueron positivos (46.8%) a *L. panamensis*. Una mayor captura ocurrió a profundidad promedio de 26 ± 7.19 m. Poblacionalmente se determinó una distribución bimodal de tallas con medias de $\mu_1=52$ mm y $\mu_2=89$ mm y una desviación estándar $\sigma_1=12.8$ y $\sigma_2=11.6$. Sin embargo, existieron diferencias entre machos y hembras. Adicionalmente, cada estadio de madurez presentó tallas características con una distribución unimodal. En cuanto a la relación peso y talla se obtuvo un valor de $\beta < 3$ y un coeficiente de determinación $R^2 > 0.96$ para la función potencial, por lo cual *L. panamensis* presenta un crecimiento alométrico de tipo negativo con valores promedios de $\beta=2.865$ y $\alpha=0.001$. Se observó un intervalo de tallas de 24.6-121.7mm, de la longitud dorsal del manto (LDM) para hembras y de 25.5-109.6mm, LDM para machos. Mientras que la talla de primera madurez fue de $L_{50}= 81.4 \pm 0.76$ mm y parámetros $m: 5.6 \pm 1.02$ y $k: 0.6 \pm 0.08$ ajustado al modelo de Richard (1959) para hembras y al modelo de Gompertz (1825) para machos con una $L_{50}=57.1 \pm 2.49$ mm y un parámetro $\theta = 0.05 \pm 0.012$. Se observó un IGS mayor en las subzonas de muestreo S94 y S95 en hembras y en S93 para machos durante el muestreo de mayo. En cuanto al desarrollo reproductivo se observaron 3 etapas ováricas y 6 subestadios de ovocitos mediante la observación de laminillas histológicas y con la implementación de redes

neuronales se estableció el intervalo de cada uno (previtelogénesis: Op₀ 1-50µm, Op₁ 53-86µm, Op₂ 95-139µm; vitelogénesis: Ov₁ 145-244µm, Ov₂ 257-539µm; postvitelogénesis Opv:541-1916µm). Finalmente, los estadios de madurez IV y V correspondieron espacialmente con la S94 y S95 y temporalmente con el mes de mayo. Dado que en la subzona S94 y S95 se observaron mayores estadios de madurez, tallas, pesos, abundancias, se consideran adecuadas para una posible explotación, sin embargo, se enfatiza el mes de mayo como una temporada de importancia reproductiva para la especie. Por lo cual se debe de considerar al momento de gestionar una futura prospección pesquera.

Palabras claves: sitios reproductivos, explotación sostenible, redes neuronales, fauna de acompañamiento camarón, análisis de correspondencia.

ABSTRACT

Panama brief squid (*Lolliguncula panamensis*) is a widely distributed species within the Tropical Eastern Pacific. It exhibits variation in abundance primarily linked to temperature changes, especially within the Gulf of Tehuantepec, due to distinct seasonal patterns of rainfall and dry spells. *L. panamensis* is considered a resource with great fishing potential because it is a significant component of bycatch in shrimp fisheries. Therefore, to achieve proper management of *L. panamensis* as an established fishing resource, understanding its population structure is essential. This study aims to infer demographic aspects of *L. panamensis* within the Gulf of Tehuantepec based on organisms captured as bycatch in shrimp fisheries, with a focus on reproductive aspects. The goal is also to propose a potential site and season for sustainable fishing of the species. Biological material was obtained from four commercial fishing cruises targeting shrimp during the 2017-2018 season (December, May, July, and August), with a total of 156 trawls, of which 73 were positive (46.8%) for *L. panamensis*. The majority of captures occurred at an average depth of 26 ± 7.19 m. Population-wise, a bimodal size distribution was determined with means of $\mu_1=52$ mm and $\mu_2=89$ mm and standard deviations $\sigma_1=12.8$ and $\sigma_2=11.6$. However, differences were observed between males and females. Additionally, each maturity stage exhibited characteristic sizes with a unimodal distribution. The size-weight relationship obtained a value of $\beta < 3$ and a determination coefficient $R^2 > 0.96$ for the power function, indicating *L. panamensis* undergoes negative allometric growth with average values of $\beta=2.865$ and $\alpha=0.001$. Size ranges were observed to be 24.6-121.7mm, ML for females and 25.5-109.6mm, ML for males. The size at first maturity was $L_{50}=81.4 \pm 0.76$ mm with parameters $m:5.6 \pm 1.02$ and $k:0.6 \pm 0.08$ fitted to the Richard model (1959) for females and the Gompertz model (1825) for males, with $L_{50}=57.1 \pm 2.49$ mm and a parameter $\theta = 0.05 \pm 0.012$. Higher gonadosomatic indices (IGS) were observed in the sampling subzones S94 and S95 for females and in S93 for males during the May sampling. Regarding reproductive development, three ovarian stages and six oocyte sub-stages were observed through histological slides, with the interval for each established using neural networks (previtellogenesis: Op₀ 1-50 μ m, Op₁ 53-86 μ m, Op₂ 95-139 μ m; vitellogenesis: Ov₁ 145-244 μ m, Ov₂ 257-539 μ m; post-vitellogenesis Opv:541-1916 μ m). Finally, maturity stages IV and V corresponded spatially to S94 and S95 and temporally to the month of May. Since

higher maturity stages, sizes, weights, and abundances were observed in subzones S94 and S95, these are considered more optimal for potential exploitation. However, emphasis is placed on May as a season of reproductive importance for the species, which should be considered in future fisheries management and exploration efforts.

Keywords: reproductive sites, sustainable exploitation, neural networks, shrimp bycatch, correspondence analysis.

I. INTRODUCCIÓN

Los calamares se distribuyen en todos los ambientes marinos. Presentan una morfología externa característica: el cuerpo alargado y cilíndrico puede dividirse en la región anterior o cefalopodio que comprende la cabeza y la corona radial con 10 apéndices circumorales móviles (8 brazos y 2 tentáculos) y la región posterior o viseropáleo que comprende el manto, saco muscular que alberga los órganos vitales y dos aletas dorsolaterales (Guerra 1992; Jereb & Roper 2010).

El papel que juegan los calamares en el ecosistema es de gran importancia y uno de los más complejos. Son considerados como depredadores subdominantes ya que sirven de alimento a grandes depredadores (de los cuales destacan aves, mamíferos marinos y pelágicos mayores). Sin embargo, tienden a experimentar un rápido incremento en biomasa cuando sus competidores o depredadores se ven mermados. Además, los calamares suelen regular las poblaciones de un gran número de crustáceos y peces (Boyle & Rodhouse 2008; Jereb & Roper 2010).

Actualmente se conocen 290-300 especies de calamares (Jereb & Roper 2010; Arkhipkin et al. 2015). De acuerdo a las colecciones estadísticas pesqueras de la Organización de Alimento y Agricultura (FAO, 2021. Anexo 1), recientemente se ha observado un incremento en las capturas de calamares como recurso pesquero a nivel mundial. Con 10 géneros y 41 especies la familia Loliginidae presenta gran diversidad taxonómica y de las cuales al menos 31 son de interés pesquero (Rodhouse 2005; Ulloa et al. 2017).

El calamar dedal (*Loliguncula panamensis*. Berry, 1911) es una especie de loliginido ampliamente distribuida dentro del Pacífico Oriental Tropical. Presenta variación en su abundancia relacionada principalmente con los cambios de temperatura (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b), especialmente dentro del Golfo de Tehuantepec debido a las condiciones estacionales bien marcadas de lluvias y secas (Trasviña et al. 1995; Lluch-Belda et al. 2000; Guzmán-Intzin et al. 2020).

Los estudios sobre la especie o que hacen alguna referencia a ella son escasos, actualmente se conocen dos regiones con gran abundancia de *L. panamensis* en el Pacífico

mexicano: Golfo de California (GdC) y Golfo de Tehuantepec (GdT) (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b; Guzmán-Intzin et al. 2020). También, De Silva-Dávila et al. (2014) reportaron la presencia de *L. panamensis* frente a costas de Jalisco y Colima. Sin embargo, la falta de información no permite conocer con certeza la presencia de la especie a lo largo todo el litoral del Pacífico mexicano.

Debido a que *L. panamensis* representa un componente importante de la fauna de acompañamiento dentro de las capturas del camarón, es considerado un recurso con gran potencial pesquero (Hernández-Vázquez 1987; Alejo-Plata et al. 2001; Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b), por lo tanto, para lograr una gestión adecuada de *L. panamensis* como recurso pesquero establecido, es necesario conocer su estructura poblacional que consta de un componente demográfico, asociado a aquellas propiedades inherentes de una población (natalidad, mortalidad, conductas de reproducción y dispersión) y su historia de vida.

A pesar de que los ejemplares de esta especie, tanto al norte como al sur del país presentan tallas y pesos similares, su respuesta ante los cambios de temperatura no es la misma (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b; Guzmán-Intzin et al. 2020). Considerando que el aislamiento por distancia es una limitante en el flujo génico de algunas poblaciones con amplia distribución y que este puede producir metapoblaciones con mutaciones locales (Slatkin 1994; Bohonak 1999; Tello et al. 2006), el hecho de caracterizar la estructura poblacional (componente genético y demográfico) al norte y sur del país podría constituir un criterio de gran importancia ya que esta indicaría si los grupos de *L. panamensis* están aislados o no y así poder definir stocks en la región del Pacífico mexicano (Bates & Ines 1995; Grant et al. 1999).

En este trabajo se plantea inferir aspectos demográficos de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec a partir de organismos capturados como fauna de acompañamiento del camarón (FAC) haciendo énfasis en los aspectos reproductivos de la especie.

ANTECEDENTES

Desde la década de los 80's se ha mencionado a *L. panamensis* (comúnmente referido como calamar dedal) como un recurso potencial para las pesquerías del país (Hernández-Vázquez 1987; Alejo-Plata et al. 2001; Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b). Sin embargo, poco se han caracterizado sus posibles poblaciones.

Arizmendi-Rodríguez et al. (2012b) contribuyeron con la primera caracterización de talla y peso para la especie en el GdC, posteriormente Guzmán-Intzin et al. (2020) caracterizaron la estructura de talla y peso para el calamar dedal dentro del GdT. Cabe destacar que en ambos estudios los ejemplares fueron capturados con arte de pesca dirigido hacia el camarón.

También se sabe que los especímenes de *L. panamensis* localizados en el GdT, prefieren aguas cálidas, encontrándose mayores abundancias en épocas con temperaturas elevadas ($>29^{\circ}\text{C}$) mientras que en temporadas frías ($<29^{\circ}\text{C}$) su abundancia se ve reducida, dicha variación estacional contrasta con lo observado en el GdC donde el comportamiento de los organismos es inverso, localizándose mayores abundancias en aguas relativamente frías ($<22^{\circ}\text{C}$) (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b; Guzmán-Intzin et al. 2020).

Otro aspecto en común para ambos grupos de *L. panamensis* es que con la relación talla-peso se obtiene un crecimiento de tipo alométrico negativo, lo que resulta favorable en términos energéticos debido al carácter migratorio tanto vertical (diaria) como horizontal (estacional) que presenta la especie dentro de cada golfo (Granados-Amores et al. 2019).

En cuanto a términos reproductivos, actualmente se asume a la mayoría de los calamares como organismos semélparos, generalmente con un rápido crecimiento, corto ciclo de vida y un único evento reproductivo. Sin embargo, evidencias como la presencia simultánea de ovocitos en diferentes etapas de desarrollo y la presencia de folículos postovulatorios sugieren que la afirmación sobre semelparidad podría no cumplirse en su totalidad para algunas especies como *Loligo reynaudii*, *Dosidicus gigas* y *Lolliguncula panamensis* (Melo et al. 2007; Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a; Pérez-Palafox et al. 2019).

Por otra parte, se sabe que hembras de *L. panamensis* dentro del GdC presentan mayor actividad reproductiva durante febrero, septiembre y octubre mientras que en machos esto ocurre durante marzo. Además, la talla de primera madurez L_{50} es de 75-85mm y 50mm longitud dorsal del manto (LDM) para hembras y machos respectivamente. Por otra parte, la proporción de sexos que mantienen *L. panamensis* al norte del país es de 1:4 (un macho por cada cuatro hembras).

La falta de sincronización entre machos y hembras se ve compensada con su estrategia reproductiva, la cual consiste en que los machos depositan los espermatozoides en el manto de la hembra aun cuando esta no ha alcanzado la madurez sexual. Por último, hembras con presencia de ovocitos con distintos grados de desarrollo y folículos postovulatorios en la gónada sugieren que *L. panamensis* realiza desoves múltiples a lo largo de su ciclo de vida (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a; Arizmendi-Rodríguez et al. 2012b).

A pesar de que los principales grupos de *L. panamensis* presentan características morfológicas, talla y peso similares en ambos golfos del Pacífico mexicano, aún se desconocen los aspectos reproductivos al centro y sur del país, tampoco se conoce a qué se deben sus diferencias en cuanto a preferencias de temperatura, las cuales podrían constituir una prueba de la gran plasticidad y rápida adaptación de los calamares (Jackson & A 2001; Jackson & Domeier 2003) o reflejo de una gran diversidad genética. Incluso, debido a su amplia distribución dentro del Océano Pacífico (Jereb & Roper 2010) es necesario realizar estudios que revelen su identidad taxonómica para definir si podrían tratarse de especies crípticas, como ya ha ocurrido en otras especies de la familia Loliginidae con amplia distribución en el Atlántico (Sales et al. 2013).

JUSTIFICACIÓN

Actualmente, las pesquerías de cefalópodos han tenido un notable incremento, y el recurso calamar empieza a tener gran demanda en el mercado internacional. Sin embargo, en el país únicamente se cuenta con la esporádica pesquería de *Dosidicus gigas* dentro del GdC principalmente y la reciente pesquería de *Doryteuthis opalescens* en la costa occidental del GdC.

Aunque desde la década de los 80s del siglo pasado *L. panamensis* se ha perfilado como un recurso con potencial pesquero, únicamente se ha aprovechado en menor medida por las poblaciones locales.

Los calamares constituyen un recurso de alto valor nutritivo y su adecuado aprovechamiento podría representar una fuente de proteína a familias de bajos recursos y la población en general, además alternar las capturas del actual recurso explotado con capturas de calamar podría permitir una gestión más adecuada de los recursos marinos reduciendo la presión de capturas en recursos como el camarón.

Por otra parte, debido a que la información sobre *L. panamensis* aún es escasa, establecer una pesquería formal podría poner en riesgo las poblaciones de dicha especie, es por eso que, en este trabajo se plantea dar a conocer aspectos demográficos como estructura de tallas, relación talla-peso, proporción de sexos y también aspectos reproductivos tales como talla de primera madurez, sitios de desove y desarrollo gonádico de *L. panamensis* dentro del GdT inferidos a través de organismos capturados como FAC que permitan una gestión adecuada y sostenible del recurso calamar en un futuro.

II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la talla de primera madurez, temporada y sitio de desove de *L. panamensis* en el Golfo de Tehuantepec?

III. HIPÓTESIS

Ya que las tallas reportadas para *L. panamensis* dentro del Golfo de California no difieren mucho de aquellas registradas en el Golfo de Tehuantepec, se espera que la talla de primera madurez para ejemplares hembras del Golfo de Tehuantepec sea entre 70 y 80 mm de longitud dorsal de manto y entre 40 y 50 mm en machos, tal como ocurre en el Golfo de California.

Por otra parte, debido a que *L. panamensis* presenta una preferencia a temperaturas altas (>30°C), se espera que el sitio de desove ocurra donde se reportan las mayores temperaturas en el GdT. Por lo que el sitio y temporada de desove esperado sería entre la subzona 93 y la subzona 95 entre los meses de mayo a octubre.

IV. OBJETIVOS

GENERAL

- Inferir la dinámica reproductiva y poblacional de *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de Tehuantepec a través de muestras obtenidas como fauna acompañante del camarón

PARTICULARES

- Describir aspectos poblacionales de *Lolliguncula panamensis* (estructura de tallas, relación talla-peso)
- Estimar la proporción de sexos de la especie
- Estimar la talla de primera madurez y el índice Gonadosomático de *L. panamensis*
- Describir el desarrollo gonádico de la especie
- Determinar los sitios de desove de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec mediante la proporción de estados de madurez por subzona
- Proponer un posible sitio y temporada de captura para una pesca sostenible de *L. panamensis*

V. MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de Tehuantepec, se localiza en las costas del Pacífico mexicano, abarcando los estados de Oaxaca como límite Noroeste ($16^{\circ}10'N$, $95^{\circ}11'W$) y Chiapas al límite Sureste ($14^{\circ}41'N$, $92^{\circ}24'W$). Por fines de manejo pesquero la superficie destinada a tal actividad (zona de pesca 90, Z90) está dividida en 5 subzonas (S91-S95). Su plataforma continental presenta una amplitud mayor (>106 km) al Sureste (-92 a $-94^{\circ}W$), mientras que al Noroeste ($<-95^{\circ}$) disminuye alcanzando una amplitud aproximada de 18km (Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez 2013)

El GdT es una región tropical con dos estaciones climáticas bien marcadas (fig. 1), siendo la primera la estación de secas (noviembre-abril) cuyas principales características oceánicas son aguas ricas en nutrientes y una disminución considerable de la temperatura. Esto debido al bombeo de Ekman ocasionado por un forzamiento intenso de vientos provenientes de un sistema de alta presión sobre el Golfo de México (Flores-Vidal et al. 2011).

La otra estación corresponde a lluvias (mayo-octubre) en la cual se experimenta una disminución en el forzamiento de los vientos, ocasionando así un decremento de la mezcla vertical provocando estratificación del océano. Las características típicas de esta estación son aguas con elevada temperatura y pobre en nutrientes (Lluch-Belda et al. 2000; Chapa-Balcorta et al. 2015; Reyes-Hernández et al. 2016).

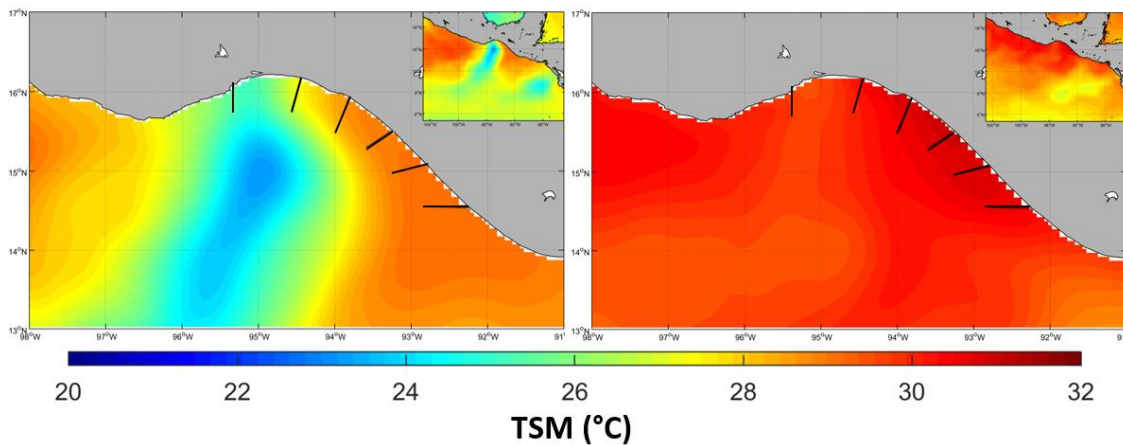


Figura 1. Variación estacional en la temperatura superficial del mar (TSM) del Golfo de Tehuantepec; temporada de secas (izquierda) y lluvias (derecha). Concentración de nutrientes (clorofila-a) es inversa a la TSM. Datos obtenidos del catálogo Copernicus y procesados en Matlab.

Como se ha demostrado previamente el GdT se encuentra dividido espacialmente de acuerdo a la distribución de sedimentos y temporalmente con la lengua de agua fría que se presenta en temporada de secas. Tanto la variación en condiciones oceanográficas como gravimétricas entre las subzonas hacen del Golfo de Tehuantepec un sistema complejo en cuanto a las interacciones físico-biológicas. Debido a esto, se ha documenta un incremento gradual en las capturas de camarón y algunas especies de calamares desde la subzona 91

hacia la subzona 95 (Tapia-García et al. 2007; Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez 2013; Guzmán-Intzin 2019).

OBTENCIÓN DE MUESTRAS

El material biológico se obtuvo de cuatro cruceros de pesca comercial dirigido hacia el aprovechamiento del camarón durante la temporada 2017-2018 (diciembre, mayo, julio, agosto), se realizaron un total de 156 lances los cuales consistían en arrastres con una red de fondo con 57 mm de luz de malla a una velocidad ~2 nudos por una hora.

La toma de muestras se realizó una vez que el arrastre era vaciado en cubierta, separando y etiquetando a los ejemplares de calamares para ser depositadas en el congelador de la embarcación o fijados en solución de Davison para aquellas muestras dirigidas a procesamiento histológico.

Una vez en tierra los organismos fueron trasladados a la Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, donde fueron procesados. Se registraron datos morfométricos de cada organismo: Longitud Dorsal del Manto (LDM, mm), Peso Total (PT, gr) y Peso Gonadal (PG, gr). Adicionalmente, fueron clasificados de acuerdo a zona, mes de muestreo y profundidad de captura.

Finalmente, se extrajo y separó la gónada de organismos hembras para ser procesadas histológicamente.

ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA

Estructura de tallas

La estructura de tallas de *L. panamensis* se obtuvo mediante la fórmula de máxima verosimilitud propuesta por Haddon (2011):

$$-\ln L\{X|n, P_1, P_2, \dots, P_k\} = -\sum_{i=1}^k [X_i \ln(P_i)] \quad (1)$$

Donde

X_i : número de veces que un evento tipo i sucede en n muestras
 P_i : Probabilidad de cada uno de los K eventos (número de modas)

Para calcular P_i de cada evento, se asume que cada moda puede ser analizada como una distribución normal, describiéndose a partir de la siguiente función de densidad:

$$P_i = \frac{1}{\sigma_{LDM_n} \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(LDM - \mu_{LDM})^2}{2 \cdot \sigma_{LDM_n}^2}} \quad (2)$$

Los parámetros en esta expresión (μ y σ , media y desviación estándar de LDM respectivamente) fueron estimados, mediante una herramienta de optimización Solver en Microsoft Excel: la función negativa del logaritmo de verosimilitud fue minimizada con el logaritmo de búsqueda directa de Newton (Neter et al. 1996), la función objetivo a minimizar se expresa de la siguiente manera:

$$-\ln L\{L|\mu_{LDM}, \sigma_{LDM}\} = -\sum_{i=1}^k L_i \ln(\hat{P}_i) = -\sum_{i=1}^k L_i \ln\left(\frac{\hat{L}_i}{\sum \hat{L}_i}\right) \quad (3)$$

Donde:

L_i : Frecuencia observada de una talla i

\hat{L}_i : Sumatoria de P_i de los K eventos posibles

El análisis de máxima verosimilitud se realizó para todos los ejemplares obtenidos ajustando de una a cinco modas, la elección del número de modas de mejor ajuste se realizó mediante la prueba de Akaike: AIC (Caballero Díaz 2011; Montesinos-López 2011) expresada como:

$$AIC = -2\ln L + 2k \quad (4)$$

Dónde $\ln L$ es igual a la función objetivo (3) y k son el número de parámetros estimados (μ_{LDM} y σ_{LDM}). El número de modas que arrojase el valor más bajo en la prueba AIC fue elegido como el adecuado.

Finalmente, las longitudes de los organismos se representaron en histogramas de frecuencias (histograma de tallas) con intervalos de 5 mm y la función calculada (2).

Relación talla-peso

La relación talla-peso se determinó clasificando los datos en tres grupos: hembras, machos y poblacional (sexos combinados). La relación fue calculada con la función potencial entre la longitud dorsal del manto y el peso total:

$$PT = \alpha \cdot LDM^{\beta}$$

Donde α y β son constantes a determinar mediante regresión.

Para conocer el tipo de crecimiento, se evaluó el valor de la pendiente obtenida (β) con la prueba t-Student para pendientes por regresión (Zar 1999). Se aplicó el estadístico t-Student para comprobar si existen diferencias significativas en el parámetro β obtenido de cada grupo ($p > 0.05$ no existen diferencias, crecimiento isométrico). Un valor estadístico de $\beta = 3$ representa un crecimiento isométrico, mientras que $\beta < 3$ representa un crecimiento alométrico negativo, por el contrario, una $\beta > 3$ representa un crecimiento alométrico positivo.

Proporción de sexos y pirámide poblacional

Por cada mes de muestreo se calculó la relación macho:hembras mediante el análisis de ji cuadrada ($X^2_{.05,1} = 3.841$) con corrección de Yates (Zar 1999).

$$X^2_{\text{cal}} = \sum \frac{|(O - E) - 0.5|^2}{E} \quad (5)$$

Donde:

X^2_{cal} : estadístico calculado para H_0 (y H_1 proporción diferente a 1:1),

O: machos/hembras observadas,

E: machos/hembras esperados

Para determinar si la proporción de sexos por muestreo, se desvía de la relación $H_0 = 1:1$, se optó por la regla de decisión $X^2_{\text{cal}} > 3.84$ la cual, en caso de cumplirse, la proporción entre machos y hembras será igual.

También, se separaron por sexos y clases de tallas de 5 mm y se graficó en una pirámide poblacional a los organismos con el fin de comparar las similitudes y diferencias en frecuencias por grupo de tallas entre machos y hembras de la población de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec.

Estado de maduración y talla de primera madurez

El estado de maduración fue asignado de acuerdo con los criterios de clasificación de Martins & Juanicó (2018) I: juvenil, II: inmaduro, III: en maduración, IV: maduro, V: desovado . Obtenido esto, con aquellos organismos en estadio de madurez III, IV y V, se estimó la talla promedio de primera madurez, que representa la longitud a la cual el 50% de los organismos se encuentran sexualmente maduros (L_{50}). Dicha estimación se realizó para machos y hembras por separado usando los siguientes modelos sigmoidales:

a) Gompertz (1825)

$$P_i = \exp^{-\exp^{-\theta*(L_{Ti}-L_{T50})}} \quad (6)$$

b) Richards (1959)

$$P_i = [1 - (1 - m) * \exp^{-k*(L_{Ti}-L_{T50})}]^{1/(1-m)} \quad (7)$$

c) King (1995)

$$P_i = \frac{1}{1 + \exp^{-r*(L_{Ti}-L_{T50})}} \quad (8)$$

d) White et al. (2002)

$$P_i = \frac{1}{1 + \exp^{[-\ln(19)*\frac{L_{Ti}-L_{T50}}{L_{T95}-L_{T50}}]}} \quad (9)$$

Donde:

Pi: Proporción de organismos maduros en la i-esima talla

LTi: Longitud total de la clase de talla i

LT₅₀ y LT₉₅: longitud (a estimar) a la que el 50% y 95% de los organismos alcanzan la madurez sexual

θ: Tasa en la que se alcanza la madurez sexual

r: Pendiente de la curva de 0 a 1 que describe la tasa de cambio en P

m y k: Son parámetros a estimar

El valor máximo de verosimilitud estimado de los parámetros fue calculado usando la rutina Solver de Microsoft Excel: La función de minimización no-lineal de la binomial negativa del logaritmo natural de la verosimilitud fue expresada con la siguiente formula (Guoping et al. 2011):

$$-\ln L = \sum_L Y_L \ln \left(\frac{P_L}{1 - P_L} \right) + n_L \ln (1 - P_L) \quad (10)$$

Donde Y_L es el número de organismos maduros en un total de n_L organismos muestreados en la clase L. Se realizó la elección del modelo mejor ajustado mediante la prueba AIC (ver ecuación 4) usando la función objetivo (10) como -lnL

Por último, Se empleó el método de remuestreo por simulación (bootstrapping) para estimar la desviación estándar de los parámetros empleados, asumiendo que los datos obtenidos por simulación presentaron las mismas propiedades estadísticas de los datos originales.

Índice Gonadosomático

Para estimar el índice Gonadosomático (IGS) se obtuvo la relación existente entre el peso de la gónada (PG) respecto al peso total del organismo (PT), para lo cual se usó la siguiente formula:

$$IGS = \frac{\text{Peso Gonadal}}{\text{Peso Total}} * 100 \quad (11)$$

El IGS es un indicador macroscópico de la actividad gonadal, ya que es un estimador de la proporción gonadal, se asocian los cambios del peso de la gónada respecto al peso total con distintas etapas de madurez de los organismos, refleja así que los ejemplares con valores

más altos de IGS son aquellos que presenten una mayor actividad reproductiva (López et al. 2019) permitiendo estimar la época de desove de *L. panamensis* dentro del GdT.

Histología gonádica y estructura de tallas de ovocitos

Se extrajo las gónadas de 30 organismos hembras y fueron colocadas en histocassettes por separado y deshidratadas en un tren de alcoholes de 70,80,90,96 y 100% durante 70 minutos con un recambio por cada concentración de alcohol, el aclaramiento fue mediante inmersión en citrosolv por 10 min. Posteriormente, las gónadas fueron embebidas en paraplast, tras el endurecimiento de los bloques, se realizaron cortes de 5 µm y se montaron en portaobjetos independientes por cada gónada.

Se empleo la tinción de Hematoxilina-Eosina siguiendo el protocolo de Bancroft (2008) y la Tricrómica de Masson (Sheehan & Hrapchak 1980). Las laminillas se recubrieron con resina sintética para preservarlas.

Con ayuda de un Microscopio óptico *ZEISS Axio Lab.A1* y un ocular graduado se observaron las laminillas, se midieron y clasificaron los ovocitos de acuerdo con los estadios ovocitarios propuestos por Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a), la evidencia histológica de desove fue verificada mediante la observación de folículos postovulatorios.

También, se extrajeron los ovocitos de 28 ejemplares hembras para determinar la distribución de tallas de ovocitos dentro de la gónada, en esta ocasión, los ovocitos fueron observados directamente (sin realizar cortes histológicos) en un microscopio estereoscopio y medidos con el programa ImageJ 1.53v.

Sitios y temporadas de desove

Para conocer los sitios y temporadas de desove se realizó la técnica de análisis multivariante de análisis de correspondencia. Para ellos, se crearon matrices ($i*j$) por cada serie de datos (Tabla. 1)

Tabla 1. Matriz empleada en el análisis de correspondencia para conocer temporada de desove (izquierda) y sitio de desove (derecha); las ij casillas representan las frecuencias de organismos observados en cada intersección $i * j$. El estadio corresponde al estadio de madures del organismo obtenido mediante observación directa de la gónada.

Muestreo/Estadio	I	II	III	IV	V	Zona/Estadio	I	II	III	IV	V
Noviembre	ij	ij	ij	ij	ij	S91	ij	ij	ij	ij	ij
Mayo	ij	ij	ij	ij	ij	S92	ij	ij	ij	ij	ij
Julio	ij	ij	ij	ij	ij	S93	ij	ij	ij	ij	ij
Agosto	ij	ij	ij	ij	ij	S94	ij	ij	ij	ij	ij
						S95	ij	ij	ij	ij	ij

Debido a que algunas series de datos empleados en este trabajo no cumplieron el supuesto de normalidad, se optó por implementar un modelo de clasificación por red neuronal: los valores de cada matriz ($i*j$) fueron estandarizados a una escala de variación probabilística mediante el módulo “Neuronal Networks” del programa Statistic 7.0. Se consideraron tendencias ascendentes cuando los valores fueron de 0 a 1, por el contrario, cuando se registraron valores de 1 a 0 se consideró como una tendencia descendente, es decir, menor probabilidad de ocurrencia.

Implementando el análisis de correspondencia (con los datos probabilísticos de cada matriz) se obtuvo un gráfico perceptual mejorado con el cual se pudo corroborar, mediante aproximación espacial, la correspondencia existente entre los meses y subzonas de muestreos con respecto a los estadios de madurez de los organismos.

Posteriormente, se calculó el índice de tolerancia (IT) mediante la sumatoria de los eigenvalores de las dos dimensiones de mayor importancia, considerando que:

- Si $IT \sim 0.0$ existe completa aproximación entre las variables
- Si $IT = 0.5$ existe una aproximación parcial, aproximación entre algunos de los componentes de las variables

- Si $IT > 1$ no existe aproximación entre las variables

Para finalizar, en el programa Arcmap 10.8 se implementó un mapa de calor para conocer las zonas donde *L. panamensis* tiene mayor presencia.

Significancia estadística

Para determinar diferencias estadísticamente significantes se analizó la variación de las medidas morfológicas con respecto a los meses y zonas de muestreos, primero se evaluó la normalidad de las distribuciones de cada una de las variables con una prueba Shapiro-Wilk.

Al comprobar la normalidad, se realizó un análisis de varianza de una vía (ANDEVA, alternativamente se empleó la prueba de Kruskal-Wallis en cuyos casos no se presentará normalidad), en los casos en los cuales la varianza resultó significativa, se realizó una prueba *post hoc* (*A posteriori*) de comparación de medias mediante la prueba de comparaciones múltiples de Fisher (Zar 1999).

VI. RESULTADOS

Del total de 156 lances, 73 fueron positivos (46.8%) a *L. panamensis* (Fig. 2) con un total de 936 ejemplares. Las subzonas que presentaron mayores capturas (Tabla 2) fueron la S94 y S95 que en conjunto ostentaron el 61.32% de la captura total.

Tabla 2. Capturas totales de *Lolliguncula panamensis* por subzona (S91-S95) de pesca de la Z90 en el Golfo de Tehuantepec

	S91	S92	S93	S94	S95
Machos:	3	16	23	19	26
Hembras:	25	127	163	283	244
No identificado:	0	2	3	1	1
Total (N):	28	145	189	303	271

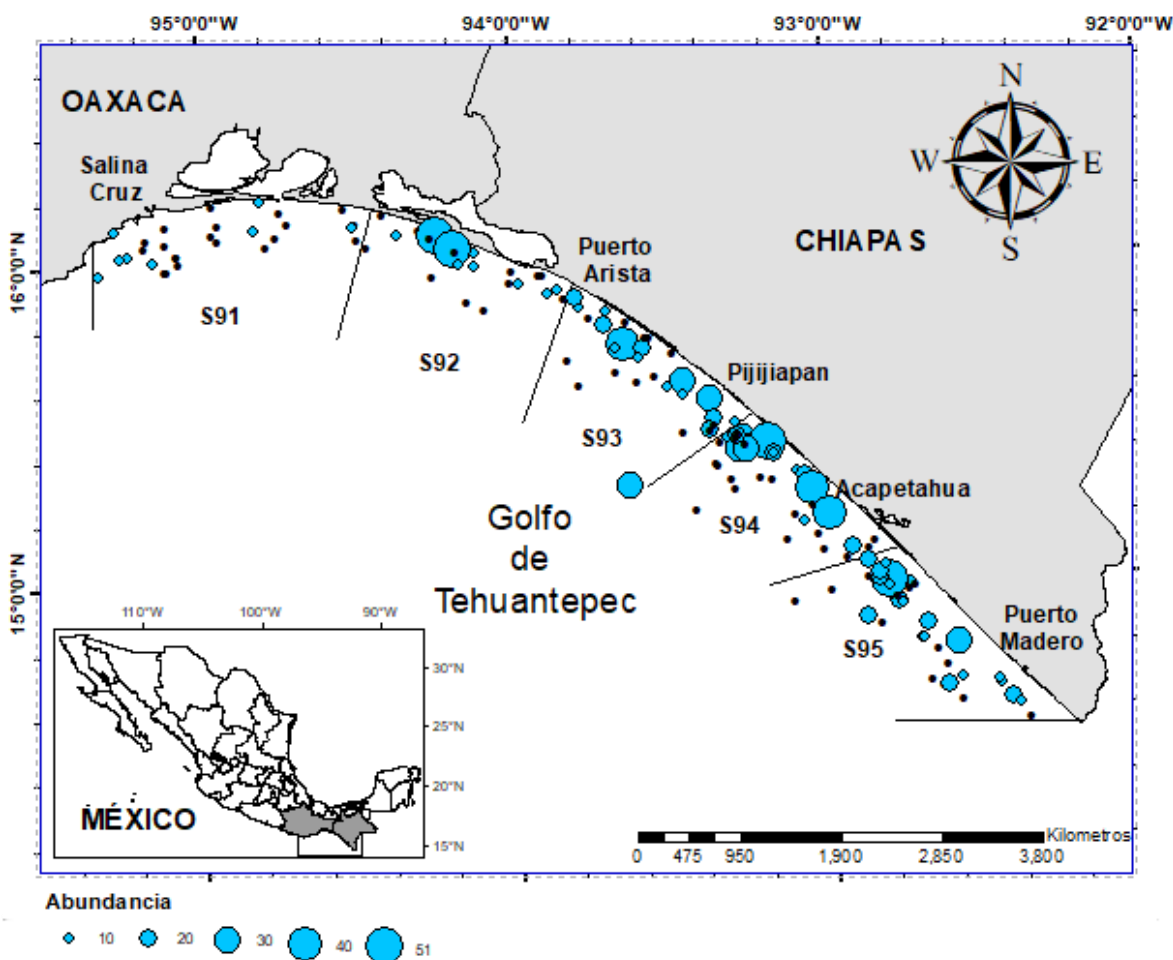


Figura 2. Capturas de *Lolliguncula panamensis* en la zona de pesca 90 (Z90). Lances positivos (punto azul) y negativos (punto negro) en la división por subzonas (S91-S95).

Cabe mencionar que, se observa una captura diferencial por sexos ya que los organismos hembras fueron los de mayor abundancia respecto a los machos. Una pequeña fracción de organismos capturados presentaban un grado avanzado de ruptura o pérdida de tejido, por lo cual su sexo no pudo ser definido, conservándolos como organismos “No identificados”.

Por otra parte, se registraron capturas desde 11 hasta 66 metros de profundidad, sin embargo, las mayores capturas ocurrieron entre 20-30 m. Mediante verosimilitud se obtuvo la tendencia de captura respecto a la profundidad teniendo una mayor captura a profundidad promedio de 26 ± 7.19 m.

Un segundo aspecto a considerar es el hecho de que al realizar el ANDEVA en ninguno de los de los casos se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las capturas por estadio gonádico respecto a las distintas profundidades (Fig. 3).

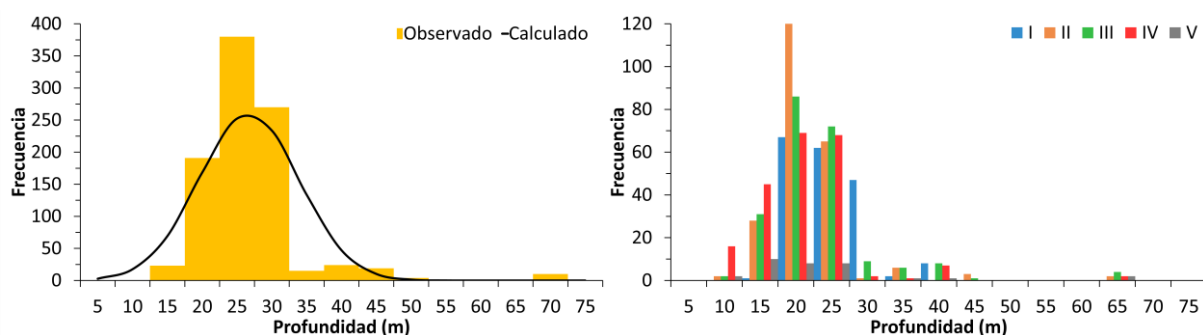


Figura 3. Capturas totales por estratos de profundidad (izquierda); capturas por estadio gonádico de acuerdo a profundidades (derecha).

ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA

Estructura de tallas y relación talla-peso

Para obtener la estructura de tallas que presenta *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec se usó la LDM de 916 ejemplares, de los cuales 824 fueron hembras, 87 machos y 5 individuos cuyo sexo no pudo ser definido. De la prueba AIC se determinó que la población (incluyendo machos y hembras) presenta una distribución bimodal (Fig. 4) con tallas medias de $\mu_1=52\text{mm}$ y $\mu_2=89\text{mm}$ y una desviación estándar $\sigma_1=12.8$ y $\sigma_2=11.6$. Sin embargo, existieron diferencias entre machos y hembras (Fig. 5, Tabla 3).

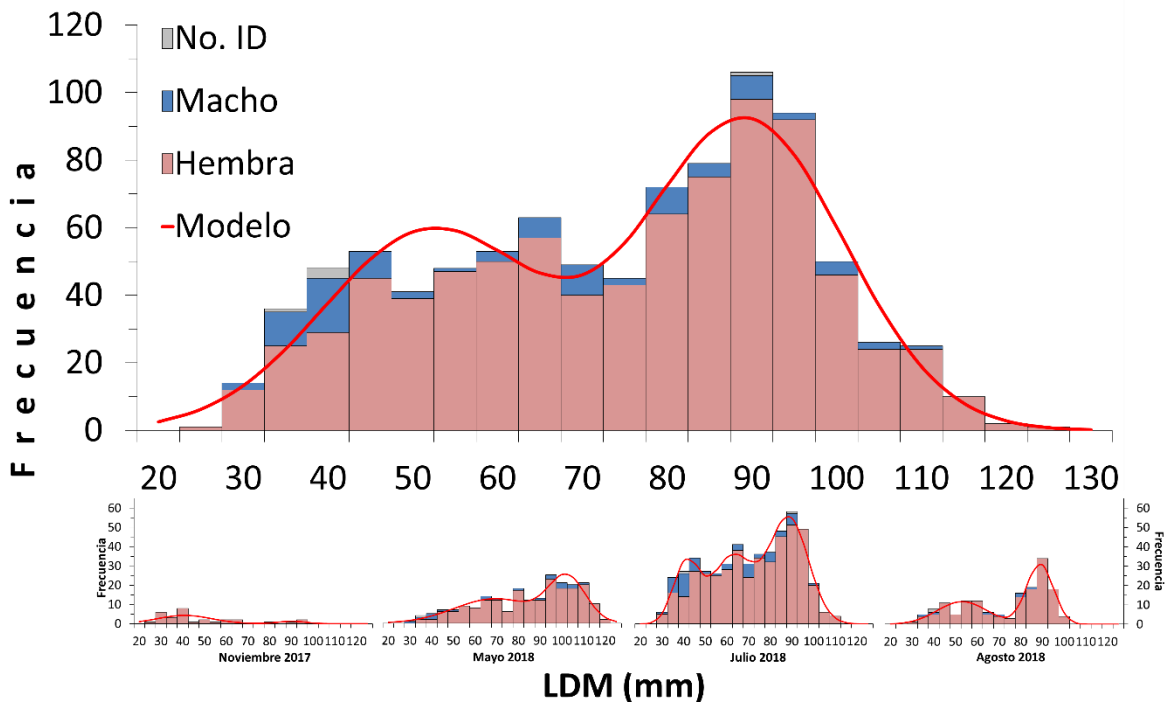


Figura 4. Estructura de Tallas de *Lolliguncula panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec. Sección superior: Talla de organismos capturados durante el estudio 2017-2018. Sección inferior: Estructura de tallas desglosado por muestreo

Debe señalarse que la variación de las medidas morfológicas en hembras fue significativa a lo largo de los muestreos ya que todos los meses variaron significativamente (con valor de probabilidad, $p < 0.05$) a excepción de julio y agosto para la LDM ($p:0.49$). Mientras que en machos la variación únicamente fue significativa entre los meses de mayo y julio con $p:0.01$ y $p:0.004$ para talla y peso respectivamente (Fig. 5). Ahora bien, la

comparación de los datos también resultó significativamente diferente entre sexos ($F=27.70$, $p < 0.05$ para LDM y $F=26.07$, $p < 0.05$ para peso).

Tabla 3. Intervalo de talla y peso por estadio gonádico, machos y hembras de *Lolliguncula panamensis*

	Estadio	LDM (mm)	Media \pm Desvest	Peso (g)	Media \pm Desvest
		Min - Max		Min - Max	
I	Macho	26 - 69	40 ± 9	1 - 19	4 ± 4
	Hembra	25 - 79	49 ± 12	1 - 33	8 ± 6
II	Macho	33 - 77	51 ± 14	2 - 31	9 ± 8
	Hembra	30 - 82	63 ± 13	2 - 37	16 ± 8
III	Macho	37 - 96	77 ± 15	2 - 49	27 ± 13
	Hembra	52 - 98	85 ± 10	10 - 64	36 ± 11
IV	Macho	68 - 110	99 ± 13	13 - 74	54 ± 21
	Hembra	77 - 122	97 ± 9	13 - 119	59 ± 18
V	Hembra	83 - 105	95 ± 6	19 - 72	46 ± 12

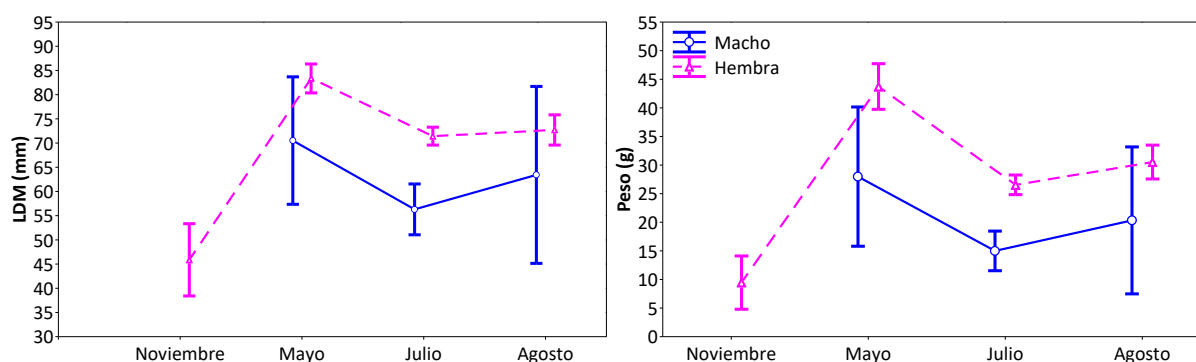


Figura 5. Variación mensual en talla (izquierda) y peso (derecha) de *Lolliguncula panamensis* capturados en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017- agosto 2018.

Adicionalmente, cada estadio de madurez presentó tallas características con una distribución unimodal, las medias fueron ascendentes conforme a estadios más avanzados. A pesar de esto, la distribución de tallas poblacional en todos los meses de muestreos fue multimodal (Fig. 6), con tallas medias de $\mu_1 = 54 \pm 13.08$ mm y $\mu_2 = 90 \pm 11.13$ mm para

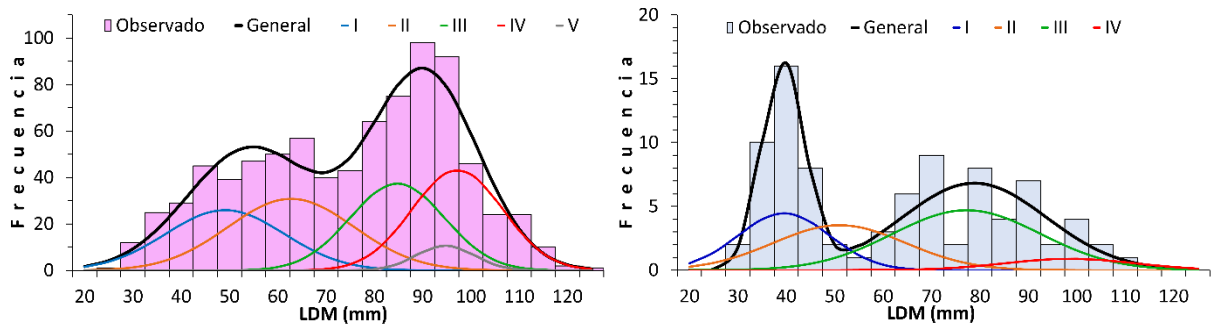


Figura 6. Estructura de tallas unimodal de *Lolliguncula panamensis* por estadio de madurez (I-V) de hembras (izquierda) y machos (derecha) comparado a la estructura general bimodal (línea negra) y las frecuencias observadas (barras).

hembras y $\mu_1 = 39 \pm 4.45$ mm y $\mu_2 = 79 \pm 14.88$ mm para machos, lo cual demuestra la existencia de más de una cohorte en la población.

Por otra parte, a pesar de que hembras y machos presentan diferencias significativas en la distribución de peso y talla, la relación de estas dos variables se comporta de la misma manera para ambos sexos (Fig. 7). De acuerdo a la evaluación de la pendiente, empleando la prueba t-Student, se observó diferencia significativa ($p < 0.05$) entre el valor teórico de crecimiento isométrico y el valor de β obtenidos para hembras: 2.86, machos: 2.85 y sexos combinados: 2.87.

Ya que en todos los casos se obtuvo un valor de $\beta < 3$ y un coeficiente de determinación $R^2 > 0.96$ para la función potencial, se dice que *L. panamensis* presenta un crecimiento alométrico de tipo negativo con valores promedios de $\beta = 2.865$ y $\alpha = 0.001$.

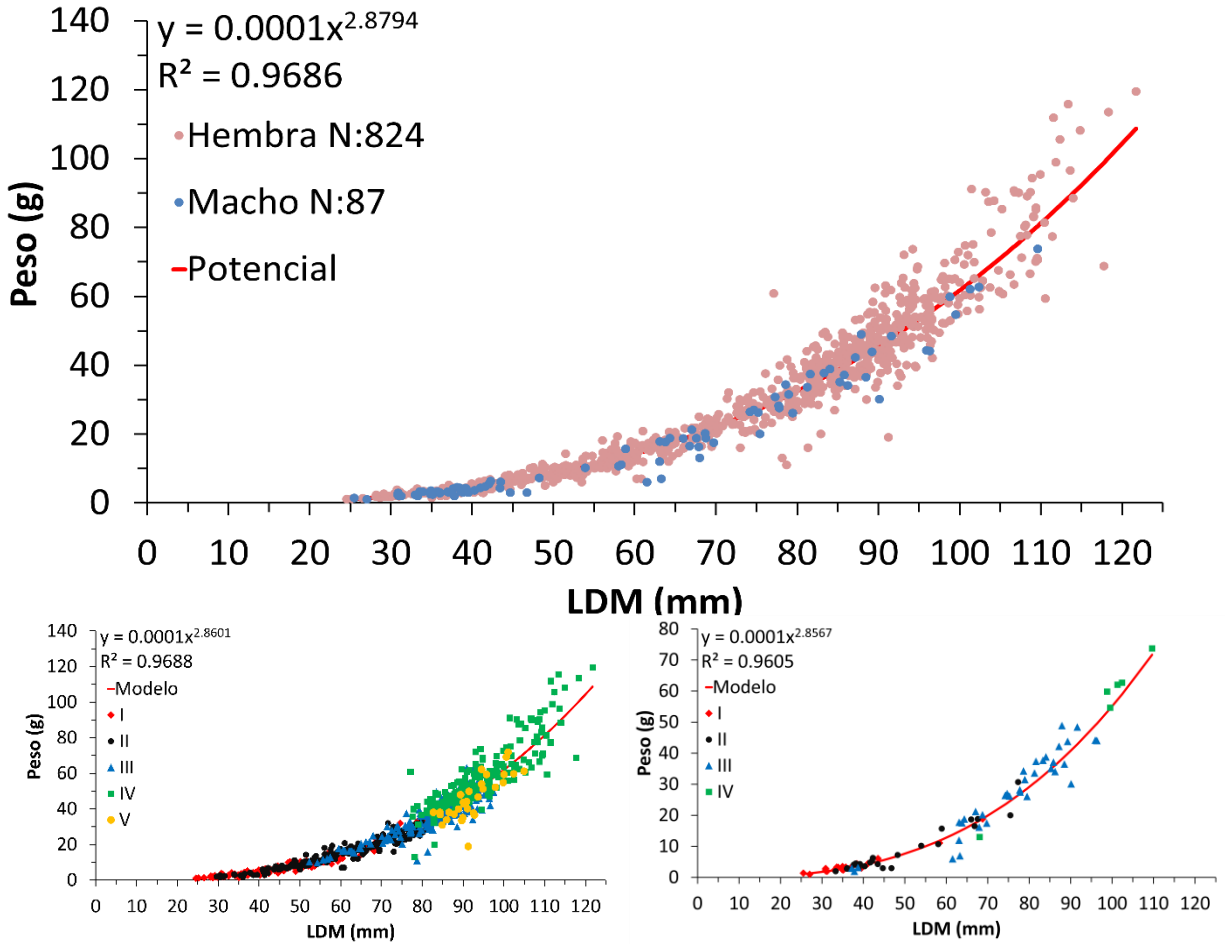


Figura 7. Relación Talla-Peso de *Lolliguncula panamensis* para sexos combinados (superior), Hembras (inferior izquierda) y machos (inferior derecha).

proporción de sexos y pirámide poblacional

En cuanto a la proporción de sexos, contando con 87 ejemplares machos y 842 hembras, se rechazó la hipótesis nula (H_0 proporción 1:1) mientras que con la H_1 que se obtuvo una $X^2_{cal}=0.054$ y una $p=0.815$ ajustada a una proporción de 1:10 durante el periodo de muestreo. Sin embargo, durante el mes de julio, se observó una proporción de 1:7 siendo el mes con mayor captura de ejemplares machos (64 individuos , 73.6% respecto al total de machos. Tabla 4).

Tabla 4. Proporción de sexos *Lolliguncula panamensis* por mes de muestreo

	Noviembre	Mayo	Julio	Agosto
Machos	0	16	64	7
Hembras	30	185	472	155
X²₁:	0.23	0.00	0.11	0.01
P_{1, 0.05}:	0.63	0.95	0.74	0.94
Proporción	1:30	1:11	1:7	1:20

Por otra parte, las áreas con una proporción más cercana a 1:1 fueron las subzonas S92 y S93 con proporción 1:8 y 1:7 respectivamente, mientras que, el resto de las subzonas no superaron la relación de 1 macho por cada 10 hembras (Tabla 5).

Tabla 5. Proporción de sexos de *Lolliguncula panamensis* por subzona de muestreo

	S91	S92	S93	S94	S95
Machos	3	16	23	19	26
Hembras	25	127	163	283	244
X²₁:	0.00	0.01	0.00	0.01	0.05
P_{1, 0.05}:	0.98	0.92	0.96	0.93	0.82
Proporción	1:10	1:8	1:7	1:13	1:10

Respecto a la pirámide poblacional, aunque las ejemplares hembras mostraron un intervalo de tallas de 24.6-121.7mm, LDM, presentan mayor frecuencia en tallas de 75-100mm representando el 50.7% del total de hembras. Por otra parte, el intervalo de tallas para machos resultó ser ligeramente menor (25.5-109.6mm, LDM) y estos se presentan en mayor frecuencia en tallas de 35-45mm comprendiendo el 39.1% del total de machos (Fig. 8), cabe destacar que no están representadas las 842 hembras ya que 18 de ellas presentaban daño en el manto lo cual hizo imposible su la obtención de la LDM).

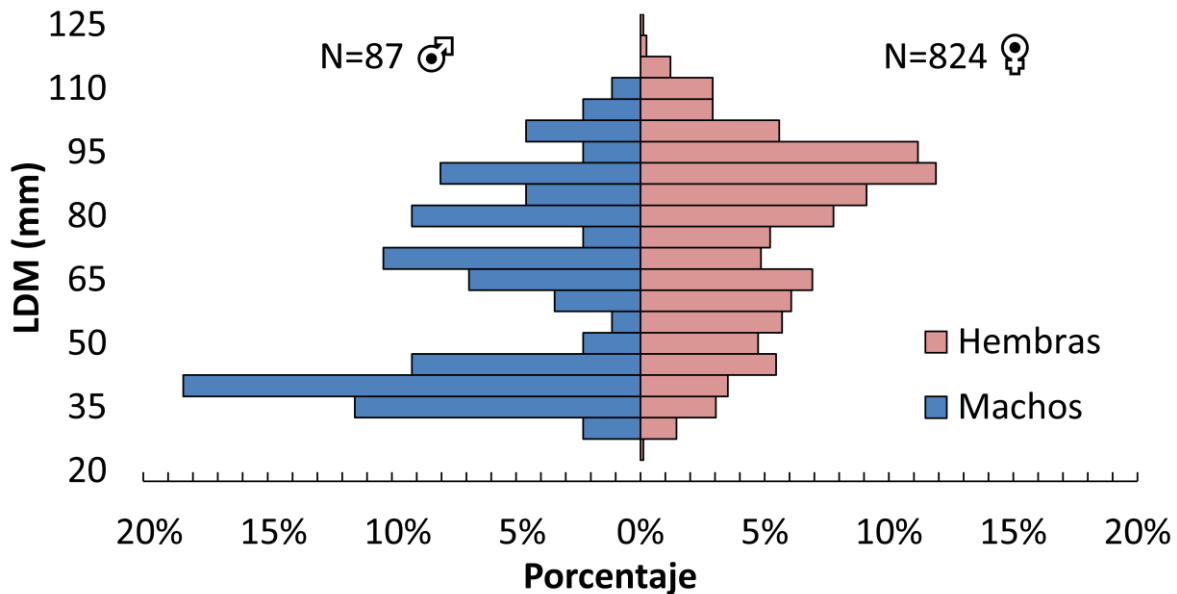


Figura 8. Pirámide poblacional *Lolliguncula panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec presentado en porcentajes respecto al total de machos y hembras por separado.

Talla de primera madurez e Índice Gonadosomático

Para obtener la talla de primera madurez se consideraron 780 ejemplares hembras, de los cuales 419 presentaron en un estadio gonadal III o superior (organismos maduros), mientras que de 87 machos 42 presentaron madurez gonadal.

De los cuatro modelos sigmoidales aplicados (Fig. 9), la estimación de la L_{50} que mejor se ajustó a los datos de hembras fue el modelo de Richards (1959) con un valor de $L_{50} = 81.4 \pm 0.76$ mm y parámetros $m: 5.6 \pm 1.02$ y $k: 0.6 \pm 0.08$ ($m =$ pendiente de la curva que describe la tasa de cambio en la proporción de individuos maduros dentro de las clases de tallas y $k =$ parámetro de ajuste), cuyas desviaciones se obtuvieron mediante una simulación de 1000 remuestreos (bootstrapping).

Por el contrario, el modelo que estimó de mejor manera la L_{50} para machos fue el de Gompertz (1825) con una $L_{50} = 57.1 \pm 2.49$ mm y un parámetro $\theta = 0.05 \pm 0.012$. De este modo se puede observar no solo que los machos presentan un intervalo de tallas menor, sino que también una talla de maduración inferior al de las hembras.

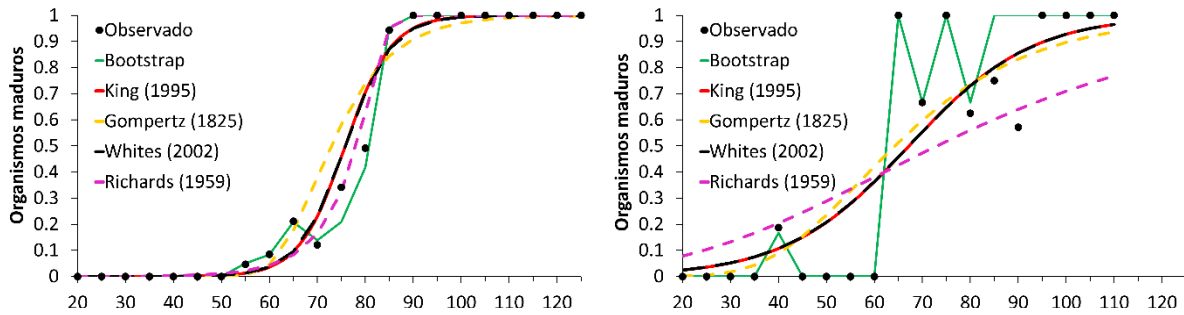


Figura 9. Talla de primera madurez (L_{50}) de hembras (izquierda) y machos (derecha) de *Lolliguncula panamensis* en el Golfo de Tehuantepec.

Respecto al índice Gonadosomático (IGS), el muestreo que presentó valores más altos en la proporción gonadal, tanto en hembras como para machos, fue el realizado durante el mes de mayo (Fig. 10), cuando se capturaron ejemplares de mayor talla y peso para ambos sexos. Con un promedio de 4.77 ± 3.7 para hembras el valor de IGS fue mucho mayor al de los machos (0.48 ± 0.41).

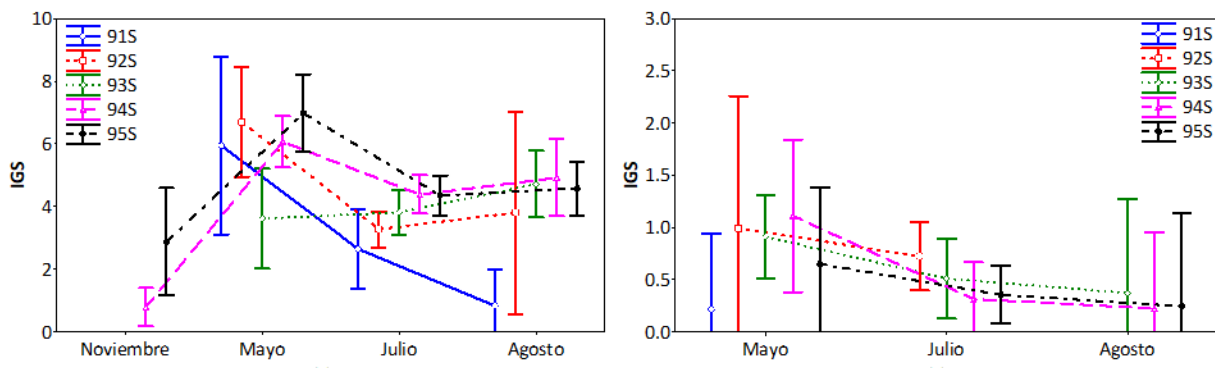


Figura 10. Índice Gonadosomático de *Lolliguncula panamensis* hembras (izquierda) y machos (derecha) capturado en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017- agosto 2018.

Un segundo aspecto a considerar en el análisis del IGS es la escala espacial, ya que los valores de la proporción gonadal variaron de acuerdo a la subzona donde se realizaron los muestreos, siendo las subzonas S94 y S95 en la que se observó un mayor IGS principalmente en hembras. Aunque los machos presentaron un IGS menor que las hembras, también se pudo observar un aumento en la proporción gonadal en la subzona S93 especialmente en mayo.

Histología y distribución de tallas de ovocitos

Se observaron laminillas histológicas únicamente de la gónada de hembras desde el estadio morfocromático I hasta el estadio IV. A continuación, se describen las principales características observadas a nivel microscópico de cada subestadio de los ovocitos presentes durante todo el desarrollo gonádico (Fig. 11):

Op0: se refiere a la primera etapa de las células germinales femeninas, a este tipo de células se le conoce como ovogonias, poseen una morfología simple y esférica cuya gran mayoría está compuesta por el núcleo y escaso citoplasma (longitud promedio: $35 \mu\text{m} \pm 11.6$)

Op1: a partir de esta etapa, la célula germinal es denominada ovocito y esta presenta una morfología similar a la etapa anterior, diferenciándose únicamente por la cantidad de citoplasma presente (longitud: $70 \mu\text{m} \pm 9.9$)

Op2: ovocito con mayor cantidad de citoplasma, la célula pierde esfericidad (longitud: $116 \mu\text{m} \pm 13.3$)

Ov1: ovocito en etapa inicial de vitelogénesis, aparición de epitelio folicular pseudoestratificado en el cual pueden observarse células planas foliculares, el epitelio folicular puede presentar pequeñas invaginaciones y citoplasma parcialmente acidófilo (longitud: $183 \mu\text{m} \pm 29.1$)

Ov2: ovocito en etapa final de vitelogénesis, el epitelio folicular presenta fuertes invaginaciones en toda la célula, el citoplasma se torna completamente acidófilo y granular. El núcleo suele migrar al centro de la célula por lo cual deja de ser visible (longitud: $376 \mu\text{m} \pm 81.7$)

Opv: ovocito postvitelogénico, las invaginaciones epiteliales se reducen y las células foliculares ya no son visibles, al final de la maduración estas desaparecen por completo al igual que las invaginaciones epiteliales, (longitud: $893 \mu\text{m} \pm 218.3$)

Para el entendimiento del proceso vitelogénico y los 6 subestadios ovocitarios, se incluye una ilustración y material complementario sobre el proceso en el anexo 2 y 3.

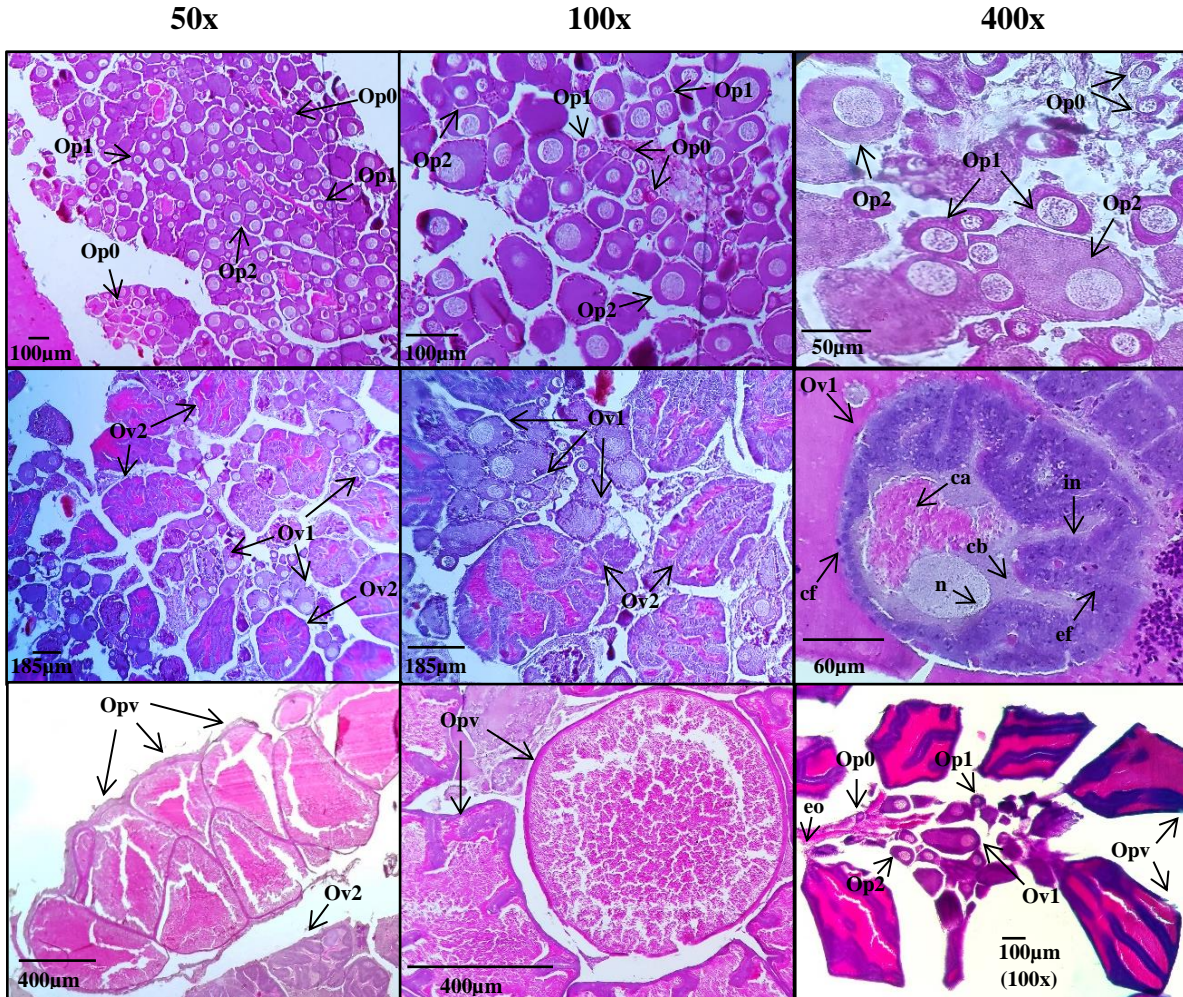


Figura 11. Desarrollo ovocitario, etapas del ovocito de *Lolliguncula panamensis*: Op0) Ovogonia, Op1) Ovocito previtelogenico inicial, Op2) Ovocito previtelogenico final, Ov1) Ovocito vitelogenico inicial, Ov2) Ovocito vitelogenico final, Opv) Ovocito postvitelogenico o maduro; características principales de un ovocito: n) nucleo, ca) citoplasma acidófilo, cb) citoplasma basófilo, ef) epitelio folicular, in) invaginaciones epiteliales, cf) células foliculares, eo) estroma ovárico.

Resulta pertinente aclarar el hecho de que los ovocitos presentan un desarrollo continuo desde el subestadio de ovogonia (Op0) hasta llegar a ser un ovocito maduro (Opv) a excepción de aquellos ovocitos que presentan alguna malformación ya que estos son reabsorbidos formando atresias, distinguiéndose por la aglomeración de células foliculares planas sobre el ovocito (Fig. 12).

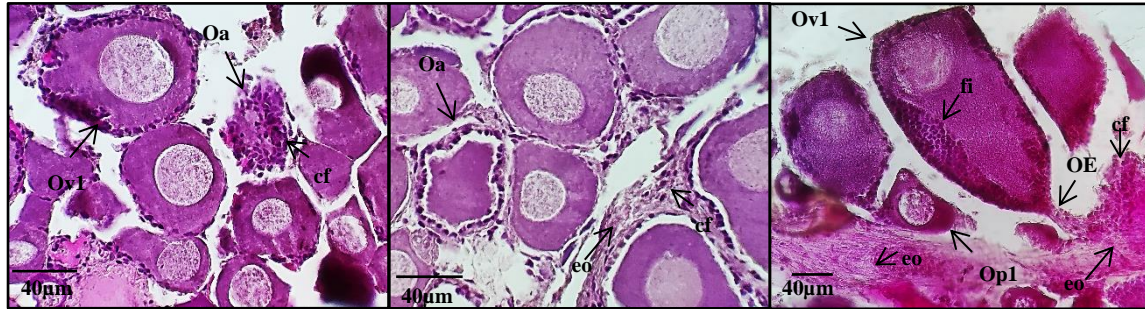


Figura 12. Otras características importantes del desarrollo normal del ovocito: Oa) Ovocito atrésico en proceso reabsorción, cf) células foliculares, fi) foliculogénesis inicial, eo) estroma ovárico, OE) unión Ovocito-Estroma.

Es importante diferenciar la acumulación de células planas en un ovocito atrésico ya que estas células también se encuentran embebidas en el estroma y conectan mediante tejido conectivo el estroma con el ovocito o un aumento de las células foliculares limitados en el epitelio folicular durante la vitelogénesis inicial (Ov1) debido a que dicha acumulación da paso a la foliculogénesis (invaginaciones del epitelio folicular) (Fig. 12) y en estos últimos dos casos la acumulación de células planas no representan una atresia.

Por otra parte, para conocer la distribución de talla de los ovocitos se obtuvieron longitudes de 4713 ovocitos observados en cortes histológicos de 30 ejemplares hembras, registrando ovocitos con longitudes dentro del intervalo de 10-1330 μm y 3900 ovocitos dentro de un intervalo de 15-1916 μm observados directamente al microscopio estereoscópico de 28 ejemplares hembras, dando un total de 8613 ovocitos medidos.

Adicionalmente, se obtuvieron intervalos probabilísticos empleando longitudes de ovocitos observados en cortes histológicos ya que en estos se logró clasificar en tres de cuatro etapas ováricas y seis subestadios ovocitarios propuestos por Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a): Previtelogénesis (Op0, Op1, Op2), Vitelogénesis (Ov1, Ov2), Postvitelogénesis (Opv).

En cuanto a las etapas de desarrollo ovárico, se observó una tendencia probabilística descendiente para la etapa previtelogénica, una tendencia ascendente-descendiente con un punto de inflexión a 300 μm en etapa vitelogénica y una tendencia ascendente en la etapa postvitelogénica respecto a la longitud del ovocito (Fig. 13).

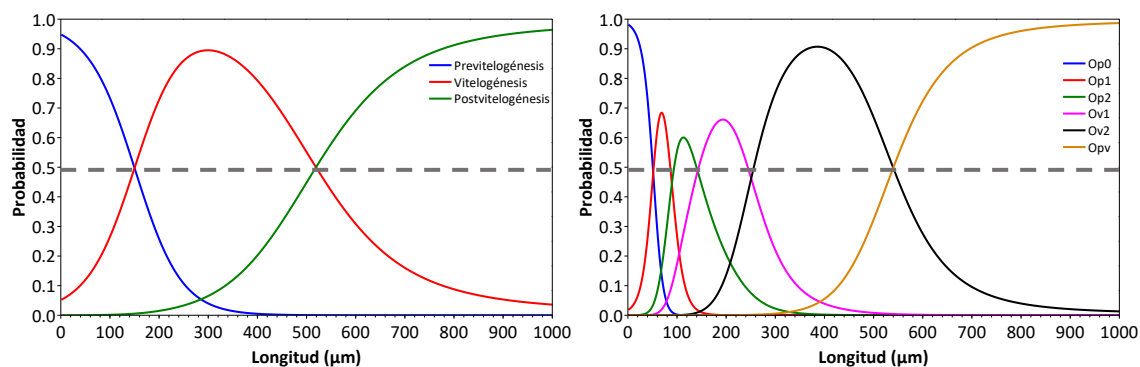


Figura 13. Tendencias probabilísticas por etapa ovárica (izquierda) y subestadios ovocitarios (derecha) del calamar dedal *Lolliguncula panamensis*.

Se determinó que ovocitos entre 10-150 μm ,151-519 μm y superiores a 519 μm están en etapa previtelogénica vitelogénica y posvitelogénica con una probabilidad de 0.79, 0.76 y 0.93 respectivamente. Cabe recordar que el desarrollo de los ovocitos es continuo, por lo cual es un tanto conflictivo el determinar la longitud exacta de una etapa de ovocito a otra, Sin embargo, mediante la implementación de redes neuronales se determinaron los intervalos de cada subestadio ovocitario (Fig. 13), las probabilidades se resumen en la Tabla 6.

Tabla 6. Intervalos de longitud en micras (μm) por cada tipo de ovocito de *Lolliguncula panamensis* y la probabilidad (p) obtenida mediante redes neuronales

Etapa ovárica	Est. Ovocito	Intervalo	Promedio	p
Previtelogénesis	Op0	1-50	34.9	0.85
	Op1	53-86	70.3	0.62
	Op2	95-139	116.1	0.57
Vitelogénesis	Ov1	145-244	182.5	0.6
	Ov2	257-539	376.1	0.77
Postvitelogénesis	Opv	541-1916	893.1	0.96

Una ventaja de implementar una red neuronal de clasificación, es el hecho de que una vez obteniendo los valores probabilísticos es posible agrupar tanto las etapas ováricas como los estadios ovocitarios dentro de una categoría determinada, se logró clasificar 3900 ovocitos observados directamente en el estereoscopio, únicamente conociendo la longitud del ovocito.

El método resultante para la observación directa de ovocitos, una vez que se conocen los intervalos de talla de ovocitos, consiste en separar los ovocitos mediante acción mecánica o agitación de la gónada dentro de un tubo de ensaye con agua destilada. Una vez separados los ovocitos se observan con un microscopio estereoscopio y se miden con ayuda de un lente graduado.

Se pudo observar, “racimos” de ovocitos en distintos estadios, en gónadas con estadio de maduración II se logró observar racimos claramente diferenciados al resto de la gónada, es decir se observa un racimo de ovocitos con una maduración mayor, mientras que en el resto de la gónada apenas son perceptibles ovogonias (Fig. 14, B).

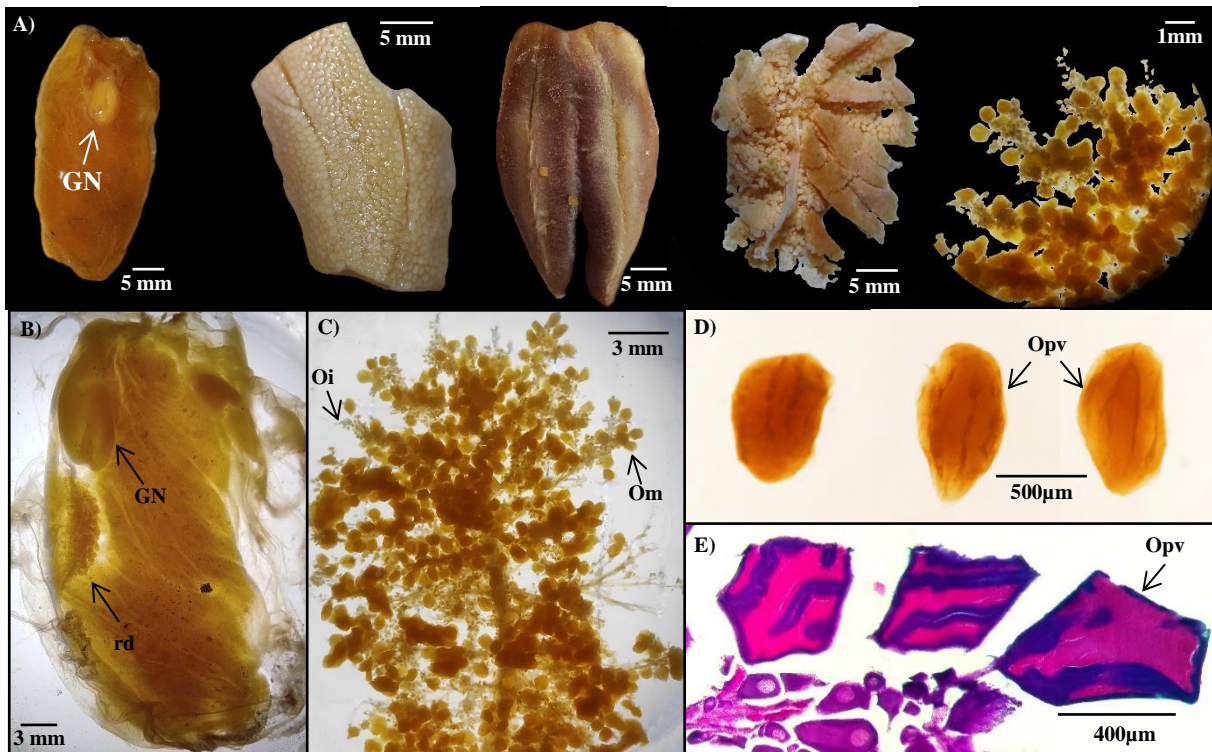


Figura 14. Observación de gónadas a nivel macroscópico de *Lolliguncula panamensis*, se mencionan las fotografías de la sección A) de izquierda a derecha: Gónada inmadura en estadio II; sección correspondiente al 20% de gónada madura en estadio IV; glándula nidamental observable en estadio IV; gónada madura en estadio III sometida a separación mecánica para exponer los ovocitos internos; ovocitos expuestos por agitación; B) gónada estadio II, rd) “racimo” diferenciado de ovocitos, GN) glandula nidamental; C) “racimo” de ovocitos, Oi) ovocito inmaduro, Om) ovocito maduro; D) ovocitos postvitelogenicos (Opv) observados en estereoscopio; E) ovocitos postvitelogenicos observados en cortes histológicos.

Adicionalmente, en gónadas en estadios III o superiores se observaron proporciones casi iguales de ovocitos inmaduros (Op0, Op1, Op2), ovocitos en maduración (Ov1, Ov2) ovocitos completamente maduros (Opv) (Fig. 14, C). Ahora bien, lo observado a nivel macroscópico (estereoscopio) concuerda con lo observado a nivel microscópico (microscopio óptico) (Fig. 14, D,E) por lo cual la implantación de una red neuronal de clasificación resultó de gran ayuda.

El resumen y diagrama de la red neuronal implementada se muestra en Anexo 4 y 5

Finalmente, la prueba de Kruskal-Wallis demostró la existencia de diferencias significativas ($H(5, N=8613) = 8275.532, p < 0.05$), mientras que las comparaciones *post hoc* ninguna comparación entre las medias de los distintos tipos de ovocitos supero una $p < 0.001$ por lo cual se determinó que cada tipo de ovocito presenta intervalos de longitud muy específicos (Fig. 15, Tabla 6).

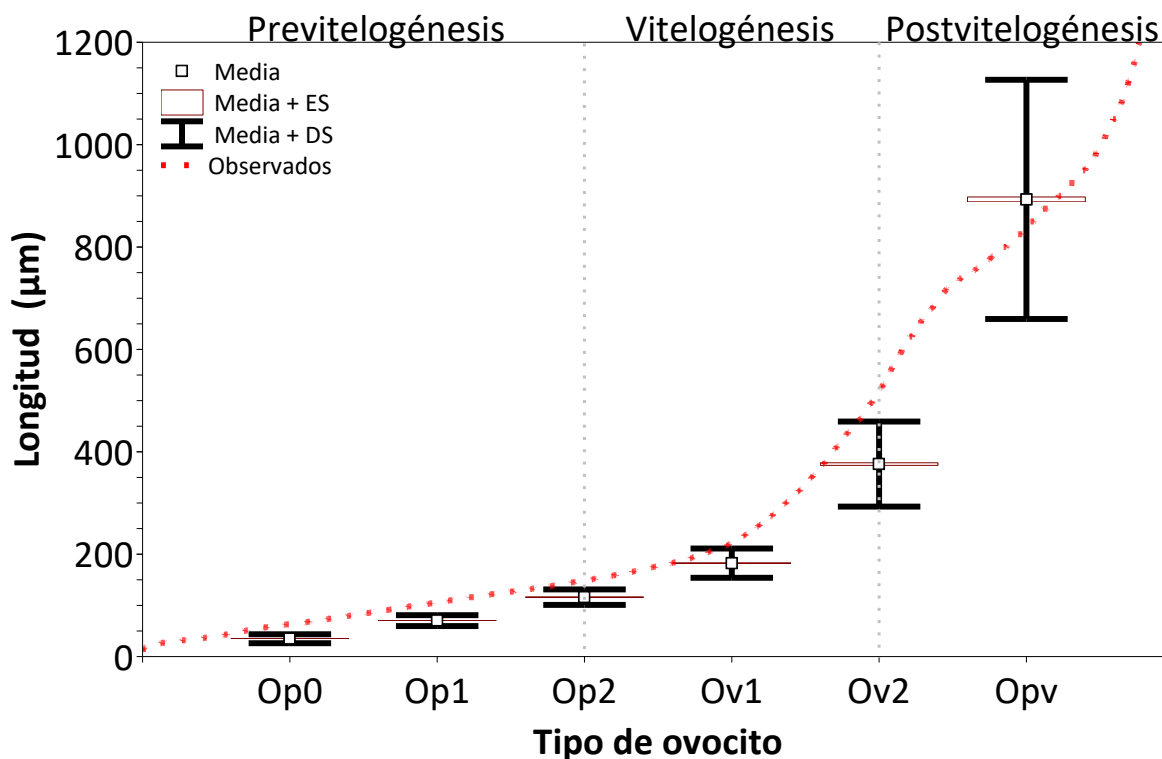


Figura 15. Intervalos de longitud de ovocitos de *Lolliguncula panamensis* por subestadios ovocitarios; ES: Error estándar; DS: Desviación estándar. N=8613 ovocitos.

Sitios y temporadas de desove

En cuanto el sitio y temporada de desove se determinó mediante la proximidad entre las variables *subzona vs estadio de madurez* y *mes de muestreo vs estadio de madurez* en el gráfico perceptual (Fig. 16) obtenido mediante análisis de correspondencia, debido a que en ambos casos el IT se aproximó a 0 se dice que las variables están correspondidas adecuadamente entre sí.

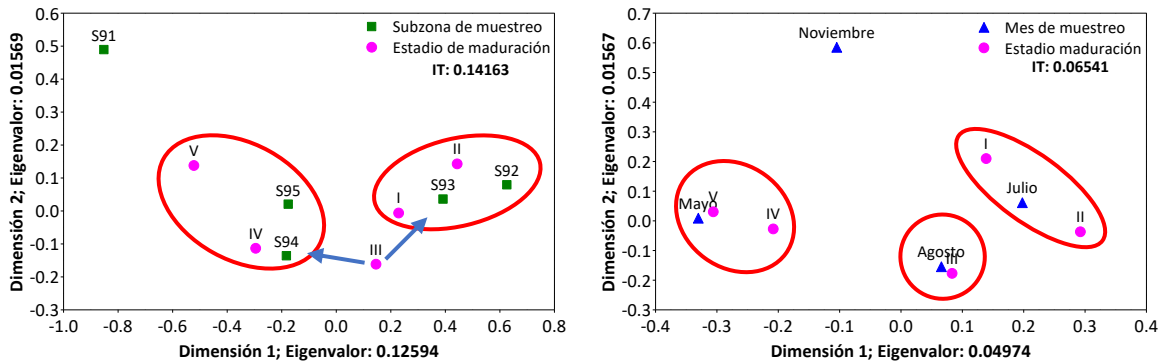


Figura 16. Gráfico perceptual de subzona vs estadio de madurez (izquierda) y mes de muestreo vs estadio de madurez de calamar dedal *Lolliguncula panamensis* (derecha).

Espacialmente, se observa un agrupamiento de etapas reproductivas inferiores (I y II) en las subzonas S92 y S93 mientras que aquellos organismo con una etapa de maduración superior (IV y V) se localizan en las subzonas S94 y S95. Por otra parte, en el gráfico perceptual se observó una cercanía casi idéntica entre la etapa reproductiva III y las subzonas S94 y S93, por lo que podría decirse que dicha etapa corresponde de igual manera para ambas subzonas.

Temporalmente, el mes de noviembre no correspondió con ninguna etapa reproductiva, debido al bajo número de capturas, mientras que mayo fue el mes de muestreo con mayor cercanía entre las etapas de maduración IV y V, julio con la etapa I y II y finalmente agosto con la etapa III.

Por último, en el mapa de calor obtenido se observan 4 núcleos de mayor abundancia que para fines prácticos identificamos como 1, 2, 3 y 4. En la región noroeste en la subzona S91 y S92 se localizan dos núcleos (#1 y #2) con abundancias de promedio de 120-150

organismos mientras que al sureste del golfo de Tehuantepec se observan dos núcleos más, en la S95 el núcleo #4 presenta abundancias de 210-240 mientras que el núcleo #3 localizado en la S94 tiene abundancias de 240-270 representando el núcleo con mayor número de organismos (Fig. 17).

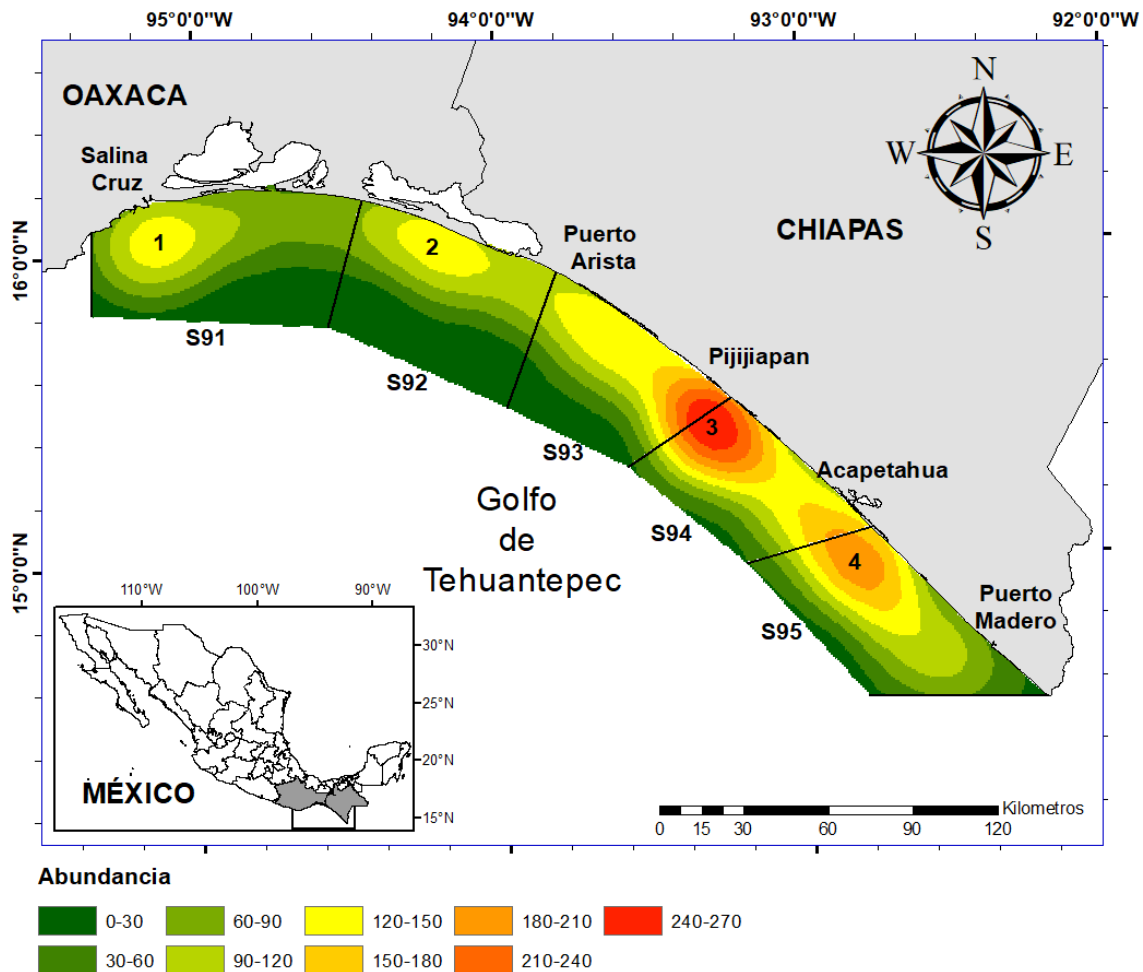


Figura 17. Mapa de calor obtenido con abundancias de *L. panamensis* presentes en el Golfo de Tehuantepec durante noviembre 2017 - agosto 2018.

Grosso modo, se podría considerar la región más costera de la S94 como un sitio óptimo para la captura de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec y en menor medida la S95. Sin embargo, esto debe ocurrir posterior a mayo, además de implementar un arte de pesca que excluya organismos inferiores a 80 mm de longitud de manto, ya que, de acuerdo al gráfico perceptual, dicho mes corresponde a organismos maduros listos para el desove, por lo cual desarrollar una pesquería durante esa temporada y zona podría suponer un riesgo para la población del calamar dedal.

VII. DISCUSIÓN

La distribución espacial de *Lolliguncula panamensis* podría considerarse relativamente somera debido a que prácticamente todas capturas se realizaron en la región más costera. Esto podría deberse a las preferencias de la especie tanto batimétricas como a la gravimetría del suelo, ya que se ha documentado poca profundidad, una gran cantidad de fango y poca de gravas en las regiones de mayor captura de la especie (Tapia-García et al. 2007; Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez 2013) Aunado a esto, en la costa de esta región se mantienen altas concentraciones de nutrientes a lo largo de todo el año gracias a las descargas continentales de los ríos, así como al aporte de sistema de corrientes costeras que atraviesan el Golfo de Tehuantepec (Flores-Vidal et al. 2011; Velázquez-Muñoz et al. 2011), a diferencia de la subzona 91, que se presentan condiciones ambientales contrarias, donde se observó una captura baja.

Otro aspecto importante a considerar respecto a la profundidad de captura es el hecho de las mayores capturas se realizaron entre 11 y 45 m de profundidad, sin embargo, no se distinguió una diferenciación en las abundancias de cada estadio gonádico, por lo cual podría decirse que la profundidad juega un papel importante como un limitante en la distribución de *L. panamensis* sin embargo esta no es determinante en cuestiones reproductivas.

Por otra parte, Guzmán-Intzin et al. (2020) registraron una correlación positiva entre la presencia de *L. panamensis* y la temperatura observándose mayor presencia en sitios con temperaturas superiores a 30°C, contrastante a los resultados Arizmendi-Rodríguez et al. (2012b) quienes obtuvieron mayores capturas en sitios con temperaturas de 17-22°C. Incluso, Padilla-Serrato et al. (2021) registra la presencia de *L. panamensis* dentro de complejos lagunares en el Golfo de California donde se han reportado temperaturas de 14-33 °C y salinidades de 26-44 (Padilla-Serrato et al. 2017) además de una eutrofización moderada, pese a esto último ser considerado un problema ambiental que trae afectaciones a la calidad del agua de dichos ecosistemas (Ruiz Ruiz 2017). De esta manera se evidencia la gran plasticidad que la especie posee.

En el presente trabajo se encontró que *L. panamensis* capturado dentro del golfo de Tehuantepec presenta tallas consistentes a lo reportado en diversas ocasiones en la región norte del pacifico mexicano (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a; Padilla-Serrato et al. 2021)

con lo cual se obtiene un intervalo de tallas de 25-110 mm LDM para machos y 25-123 mm LDM para hembras.

Cabe mencionar que a pesar de presentar los mismos intervalos tanto Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) y Padilla-Serrato et al. (2021) señalan una distribución de tallas unimodal mientras que en el presente trabajo se obtuvo una distribución bimodal a lo largo de todo el muestreo.

También, Arizmendi-Rodríguez (2010), estimó la edad de *L. panamensis* con base en la longitud del manto, obteniendo así, dos cohortes, la primera de organismos nacidos durante verano-otoño y la segunda durante invierno-primavera. Debido a lo anterior resulta lógico que se presente una distribución de tallas bimodal ya que cada moda podría representar una cohorte específica. Pineda et al. (1998b) reportan un caso similar con loliginidos de mayor importancia en el mar argentino *Loligo sanpaulensis* y *Loligo gahi* cuyas poblaciones están compuestas por dos cohortes: desovantes en otoño y primavera. Posteriormente Rodrigues & Gasalla (2008) confirman el mismo comportamiento para *Loligo plei* y *Loligo sanpaulensis* esta ocasión en costas brasileñas. Finalmente, se conoce que *L. gahi* también presenta una distribución bimodal en la región del pacífico sur, frente a la costa peruana (Ganoza Chozo et al. 2014) por lo cual podría considerarse una conducta común en loliginidos.

Por otra parte, es importante recalcar que en todos los estadios gonádicos las hembras de *L. panamensis* presentan tallas mayores que los machos respecto al mismo estadio, dando como resultados machos con una maduración sexual a tallas inferiores. Jereb & Roper (2010) reportan una talla de maduración de 40 mm para machos y 80 mm en hembras, mientras que Padilla-Serrato et al. (2021) mencionan una maduración a 64 mm LDM para machos y 71 mm LDM para hembras, en tanto en este trabajo se reportan 57 mm y 81 mm LDM como talla de madurez en machos y hembras respectivamente. A pesar de que las tallas de maduración varían ligeramente, en todos los casos se mantiene firme el hecho de que hembras maduran a talla superiores.

La talla de maduración de *L. panamensis* se alcanza de 40-64 mm LDM para machos y 71-81 mm LDM para hembras. Esta diferencia está asociada al dimorfismo sexual ampliamente reportando en loliginidos y tal como siguieren diversos autores, estaría

fuertemente relacionado a la estrategia reproductiva de la especie (Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a; Alejo-Plata et al. 2014; Alejo-Plata et al. 2015; Alejo-Plata et al. 2016; Padilla-Serrato et al. 2021), ya que los machos maduros son capaces de depositar parches de espermatóforos en hembras aun inmaduras (Hanlon & Messenger 1996). Además, el desarrollo gonádico entre hembras y machos resulta diferente ya que las hembras destinan una gran cantidad de recursos y energía al desarrollo de los ovocitos por lo que suelen tener un desarrollo lento reflejándose en peso y talla de maduración mayor (Pineda et al. 1998a; Boyle & Rodhouse 2008)

Con respecto a la proporción de sexos, como estrategia reproductiva, previamente se ha registrado una proporción que varía entre 1:3 y 1:7 (Squires & Barragan 1979; Arizmendi-Rodríguez et al. 2012a; Padilla-Serrato et al. 2021), siendo 1:3 la proporción más común de la familia Loliginidae (Vecchione et al. 2005; Alejo-Plata et al. 2015). incluso, en el presente trabajo hubo temporadas en las que esta proporción alcanzo 1:20. Las fluctuaciones en la proporción sexual podría estar estrechamente relacionada con el comportamientos de especies altamente migratorias y a una agregación reproductiva (Boyle & Rodhouse 2008), considerando que las proporciones más cercanas a 1:3 fueron obtenida cuando los organismos presentaban un desarrollo sexual avanzado.

Otro aspecto a considerar en la baja proporción de machos respecto a hembras en épocas no reproductiva es la segregación sexual debido a su naturaleza agresiva ya que como se ha observado *L. panamensis* no interactúa con otras especies de loligínidos con la misma distribución (Sánchez Zalacaín 2003; León-Guzmán et al. 2020b) llegando incluso a reportarse comportamientos caníbales y regeneración de brazos lesionados durante interacciones de apareamiento (Arizmendi et al. 2011; Leon Guzman & Alejo Plata 2019)

Hablando de la estrategia reproductiva de *L. panamensis* resulta pertinente abordar el hecho de que el índice gonadosomático presentó valores mayores a los reportados previamente ya que el promedio observado en el Golfo de Tehuantepec fue de IGS= 4.77 contra un IGS=1.7 obtenido por Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) en el Golfo de California. Teniendo en cuenta que los organismos con valores más altos del IGS son aquellos que presentan un mayor material reproductivo, puede decirse que *L. panamensis* se vio beneficiada en términos reproductivos respecto a años anteriores.

Adicionalmente, Arizmendi-Rodríguez et al. (2012a) reporta dos picos de gran actividad gonadal para *L. panamensis*, aunado a esto, dicho comportamiento ha sido ampliamente registrado en la familia Loliginidae, tal es el caso de *Loligo plei* que presenta picos reproductivos en invierno y verano. *Loligo sanpaulensis* presenta actividad reproductiva primavera y otoño (Rodrigues & Gasalla 2008), en el caso de *Lolliguncula diomedea* dentro del golfo de Tehuantepec se consideran dos temporadas reproductivas una en lluvias y otra durante surgencias ocurridas de noviembre a enero (Alejo-Plata et al. 2015; León-Guzmán et al. 2020a).

Aunque en el presente estudio no se consiguió un muestreo continuo, mayo fue el mes con valores más elevados de IGS, posteriormente en julio el valor disminuyó, lo cual sugeriría un desove ocurrido entre los últimos días de mayo y junio. No obstante, se observó una tendencia ascendente hacia agosto, indicando un repunte en la actividad reproductiva para fechas posteriores. Obteniendo así dos picos de actividad reproductiva para *L. panamensis* dentro del golfo de Tehuantepec.

Finalmente, en cuanto al desarrollo gonádico, implementando la clasificación morfocromática propuesta por Martins & Juanicó (2018) se pudo determinar la etapa reproductiva de cada organismo, sin embargo, al hacer una observación más detallada a nivel microscópico, se pudo observar que dichas etapas no se conforman por ovocitos en una misma etapa de desarrollo, más bien, estos presentan agrupaciones, por lo que puede decirse que los ovocitos de *L. panamensis* presentan un desarrollo por parches. Lo cual concuerda con lo reportado para otras especies de loliginidos, tal es el caso de *L. diomedea* y *L. argus* que presenta gónadas con un desarrollo asincrónico de ovocitos (Olvera Mata 2019; León-Guzmán et al. 2020a).

De acuerdo con la evidencia histológica, existe gran posibilidad de que la generación de ovogonias se vea interrumpida durante el primer estadio de maduración (I) formando una cohorte unimodal de ovogonias la cual posteriormente ira desarrollándose de manera paulatina, llegando a presentar una distribución polimodal en estadios de maduración posteriores, observándose parches de ovocitos en forma de “racimos” de distintos subestadios ovocitarios en una misma gónada.

Adicionalmente a la estrategia de desarrollo de ovocitos por parches, la observación de folículos postovulatorios (POFs, por sus siglas en inglés) y ovocitos atrésicos en organismos con estadio de madurez IV, sugiere un evento previo de desove parcial y un reciclaje de energía para posteriores desoves. Aunque no se observaron en gran medida, los POFs estuvieron presentes, esto se debe a que los organismos analizados fueron aquellos en estadio IV, por lo cual, teóricamente no deberían presentar desove, además, tal como mencionan Melo et al. (2007), tras la expulsión de los ovocitos los vestigios de estos son rápidamente absorbidos.

A pesar de que la observación de la gónada por cortes histológicos es una técnica que provee mucha información, esta suele ser costosa y con tiempos de preparación relativamente largos, por lo que analizar muchas muestras se vuelve inviable. West (1990) menciona que el método más eficiente consiste en emplear cierta cantidad de muestras abarcando las etapas de desarrollo y realizar una validación histológica la cual serviría como base para muestras no procesadas. En este caso la validación de los intervalos de talla de ovocitos se realizó mediante cortes histológicos e implementación de redes neuronales, lo cual permitió conocer la etapa de los ovocitos únicamente con su longitud, aun sin realizar cortes histológicos en muestras posteriores.

Integrando todos los resultados obtenidos hasta el momento, se podría especular sobre los sitios y temporada de desove de *L. panamensis* en el Golfo de Tehuantepec. Ya que se observó un mayor peso, talla e IGS durante el mes de mayo, podría tratarse de un indicio de que la especie está preparándose para la temporada reproductiva en meses posteriores. Aunado a esto, en julio la diferencia entre el número de machos y hembras disminuye considerablemente, con lo anterior y agregando que los organismos durante esas fechas se presentan sexualmente maduros, nos sugeriría una etapa de maduración en mayo, una probable agregación reproductiva desde principios de junio y hasta mediados de julio para finalmente disminuir la actividad reproductiva durante el mes de agosto con un posible desove asociado a una baja en el valor del IGS.

Al mismo tiempo, lo planteado anteriormente podría explicar las tallas menores y pesos bajos que se presentaron al inicio de muestreo en el mes de noviembre, tratándose de organismos juveniles producto de una temporada reproductiva que finalizó en agosto 2017.

Conocer la dinámica reproductiva y poblacional de *L. panamensis* nos acerca un poco más al entendimiento de esta especie con gran potencial pesquero. Tras la disminución de poblaciones de peces de importancia comercial por sobrepesca y alteraciones ambientales, los calamares pierden presión por depredación (Rodhouse 2005; Doubleday et al. 2016) y tal como Anderson et al. (2011) aciertan, se viene divisando una tendencia de rápido crecimiento en cuanto a la pesquería de cefalópodos a nivel global. Por lo cual resulta necesario comenzar una gestión efectiva para su futura explotación formal.

El presente estudio expone aspectos biológicos de gran importancia para la toma de decisiones y asienta un precedente para establecer sitios de prospección para una pesquería de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec, exhortando a autoridades e investigadores a realizar muestreos responsables.

VIII. CONCLUSIÓN

Este trabajo contribuye al entendimiento de *L. panamensis* dentro del Golfo de Tehuantepec por ser un precedente al estudio de su desarrollo gonádico, al haber obtenido los intervalos específicos para cada etapa ovocitaria gracias a la observación directa, la validación histológica e implementación de redes neuronales.

Aunque los cefalópodos siempre han sido considerados organismos semélparos, existe amplia evidencia que refute parcialmente esta idea. por lo menos, en este estudio *L. panamensis* presentó desarrollo asincrónico de ovocitos, presencia de folículos postovulatorios demostrando el comportamiento de desovante múltiple. De este modo, la premisa de un único evento reproductivo no se cumple en su totalidad.

Finalmente, la dinámica reproductiva y poblacional que *L. panamensis* presenta, refleja la gran adaptabilidad que los cefalópodos poseen y por ende puede ser considerado como un recurso sumamente explotable en un entorno altamente cambiante. Por lo cual es importante, analizar con cautela los aspectos socio-económicos que una posible pesquería de *L. panamensis* en un futuro pueda desempeñar, más allá de visualizar un simple rol ecológico ya que si se comenten los mismos errores que se ha sufrido en pesquerías ya colapsadas. poco ayudara la gran plasticidad que *L. panamensis* pueda tener.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Alejo-Plata, M.D.C., G.C.-L. De Guevara & J. Herrera-Galindo. 2001. Cefalópodos loliginidos en la fauna de acompañamiento del camarón. *Ciencia y Mar* 5: 41-46.
- Alejo-Plata, M.D.C., J.L. Gómez-Márquez & J.E. Herrera-Galindo. 2015. Tallas, sexos y madurez del calamar dardo *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México. *UNED Research Journal* 7(1): 79-87.
- Alejo-Plata, M.D.C., I. Salgado-Ugarte, J. Herrera-Galindo & J. Meraz-Hernando. 2014. Biodiversidad de cefalópodos del Golfo de Tehuantepec, México, determinada a partir de muestreos directos y del análisis de la dieta de peces pelágicos grandes. *Hidrobiológica* 24(1): 57-68.
- Alejo-Plata, M.D.C., B. Urbano-Alonso & I.A. Ramírez-Castelán. 2016. Nuevos registros y datos biológicos de *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) en el Golfo de Tehuantepec, México. *Latin American Journal of Aquatic Research* 44(4): 855-859.
- Anderson, S.C., J. Mills Flemming, R. Watson & H.K. Lotze. 2011. Rapid global expansion of invertebrate fisheries: trends, drivers, and ecosystem effects. *PLOS One* 6(3): e14735.
- Arizmendi-Rodríguez, D. 2010. Biología del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* Berry, 1911 (Teuthida: Loliginidae) en el Golfo de California. Tesis de Doctorado, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), La Paz, México.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., C. Rodríguez-Jaramillo, C. Quiñonez-Velázquez & C.A. Salinas-Zavala. 2012a. Reproductive Indicators and Gonad Development of the Panama Brief Squid *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research* 31(3): 817-826.
- Arizmendi-Rodríguez, D.I., C.A. Salinas-Zavala, C. Quiñonez-Velazquez & A. Mejia-Rebollo. 2012b. Abundancia y distribución del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis* (Teuthida: Loliginidae), en el golfo de California. *Ciencias Marinas* 38(1A): 31-45.
- Arizmendi, D.I., V.H. Cruz-Escal, C. Quinonez-V & C.A. Salinas-Za. 2011. Feeding Habits of the Panama Brief Squid (*Lolliguncula panamensis*) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 6(2): 194-201.

Arkhipkin, A.I., P.G.K. Rodhouse, G.J. Pierce, et al. 2015. 92. World Squid Fisheries. Pp: 92-252 In: (ed.) Reviews in Fisheries Science & Aquaculture.

Bancroft, J.D. 2008. Theory and Practice of Histological Techniques. Churchill Livingstone, pp.

Bates, J.A. & D.J. Ines. 1995. Genetic variation among populations of *Mytilus spp.* in eastern Newfoundland. Marine Biology 124: 417-424.

Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, gene flow and population structure. The Quarterly Review of Biology 74(1): 21-45.

Boyle, P. & P. Rodhouse. 2008. Cephalopods: Ecology and Fisheries. Wiley, pp.

Caballero Díaz, F.F. 2011. Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial. Aspectos teóricos y computacionales. Granada: Universidad de Granada, pp.

Cervantes-Hernández, P. & A. Egremy-Valdez. 2013. Variación de la captura del recurso camarón, en relación con la disposición geográfica de los sedimentos en la zona 90 de pesca, Golfo de Tehuantepec, Oaxaca, México. Hidrobiológica 23(1): 111-123.

Chapa-Balcorta, C., J.M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Journal of Geophysical Research: Oceans 120(12): 7752-7770.

De Silva-Dávila, R., R. Avendaño-Ibarra & M. Franco-Gordo. 2014. Calamares y pulpos de la costa sur de Jalisco y Colima. Pp: 43-56 In: Franco-Gordo (ed.) Inventario de biodiversidad de la costa sur de Jalisco y Colima. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México.

Doubleday, Z.A., T.A. Prowse, A. Arkhipkin, G.J. Pierce, J. Semmens, M. Steer, S.C. Leporati, S. Lourenço, A. Quetglas & W. Sauer. 2016. Global proliferation of cephalopods. Current Biology 26(10): 406-407.

Flores-Vidal, X., R. Durazo, C. Chavarme & P. Flament. 2011. Circulación costera en ausencia de viento en el Golfo de Tehuantepec, México: Observaciones con radares de alta frecuencia. *Ciencias Marinas* 37(4A): 493-512.

Ganoza Chozo, F., C.M. Salazar Céspedes, R. Cornejo Urbina, J. Alarcón Vélez & G. Chacón Nieto. 2014. Comportamiento y respuesta selectiva de la red manual chinchorro en Huarmey-Áncash. IMARPEC. Peru: 1-4.

Gompertz, B. 1825. XXIV. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. In a letter to Francis Baily, Esq. FRS &c. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*(115): 513-583.

Granados-Amores, J., C.A. Salinas-Zavala, J.R. Flores-Ortega & M. Díaz-Santana-Iturrios. 2019. Length–weight relationship and condition factor for 7 loliginid squid species in Mexican waters. *Ciencias Marinas* 45(4).

Grant, W.S., J.L. García-Marín & F.M. Utter. 1999. 2. Defining Population Boundaries for Fishery Management. Pp: 27-71 In: Mustafs, S. (ed.) *Genetics in Sustainable Fisheries Management*. Fishing News Books, EE.UU.

Guerra, A. 1992. Mollusca Cephalopoda. Pp: 327 In: Ramos, M. A. (ed.) *Fauna Iberica*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid.

Guoping, Z., D. Xiaojie, S. Liming & X. LiUxiOng. 2011. Size at sexual maturity of bigeye tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the tropical waters: a comparative analysis. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 11(1): 149-156.

Guzmán-Intzin, H.A. 2019. Distribución y abundancia espacio-temporal de calamares loliginidos (Cephalopoda: Loliginidae) y su relación con las condiciones oceanográficas en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Mexico.

Guzmán-Intzin, H.A., M. Del Carmen Alejo-Plata, A.F. González-Acosta & S.S. León-Guzman. 2020. Distribución, tallas y proporción sexual del calamar *Lolliguncula panamensis* del Golfo de Tehuantepec, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 7(1): 1-11.

- Haddon, M. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman and Hall/CRC, pp.
- Hanlon, R. & J. Messenger. 1996. Cephalopod behaviour. *Oceanographic Literature Review* 11(43): 1131.
- Hernández-Vázquez, S. 1987. Pesquerías pelágicas y neríticas de la costa occidental de Baja California, México. *CalCOFI Rep* 38: 53-56.
- Jackson, G. & M. Domeier. 2003. The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California. *Marine Biology* 142(5): 925-935.
- Jackson, G.D. & M.N. A. 2001. Temporal variation in growth rates and reproductive parameters in the small near-shore tropical squid *Loliolus noctiluca*; is cooler better? *Marine Ecology Progress Series* 218: 167-177.
- Jereb, P. & C.F. Roper. 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO, pp.
- King, M. 1995. Fisheries biology assessment and management. 342 pp.
- León-Guzmán, S.S., M.D.C. Alejo-Plata, E. Morales-Bojorquez & F. Benitez-Villalobos. 2020a. Reproductive biology of the dart squid, *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) from Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 16(5): 327-339.
- León-Guzmán, S.S., H. Guzmán-Intzin & M. Del Carmen Alejo-Plata. 2020b. Cefalópodos de la fauna de acompañamiento en la pesca de arrastre del camarón en el Golfo de Tehuantepec, México. *Ciencia Pesquera* 28(1-2): 7-15.
- Leon Guzman, S. & M. Alejo Plata. 2019. Arms regeneration in the squid *Lolliguncula panamensis* (Mollusca: Cephalopoda). *Latin American Journal of Aquatic Research* 47(2): 356-360.
- Lluch-Belda, D., J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz. 2000. BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. México, 366 pp.

López, J.O., A.V. Olcay & A.O. Paz. 2019. Evaluación reproductiva de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en la XV, I y II región de Chile, año 2018. Centro de Investigación Aplicada Del Mar. Chile: 47.

Martins, R.S. & M. Juanicó. 2018. Biology, distribution and geographic variation of loliginid squids (Mollusca: Cephalopoda) off southwestern Atlantic. *Zoologia* 35: 1-16.

Melo, Y., W.H. Sauer & Fisheries. 2007. Determining the daily spawning cycle of the chokka squid, *Loligo reynaudii* off the South African Coast. *Reviews in Fish Biology* 17(2-3): 247-257.

Montesinos-López, A. 2011. Estudio del AIC y BIC en la selección de modelos de vida con datos censurados. Tesis de Maestría, Centro de Investigación en Matemáticas, Guanajuato, Mexico.

Neter, J., M.H. Kutner, C.J. Nachtsheim & W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. pp.

Olvera Mata, R.G. 2019. Desarrollo de ovocitos, fecundidad y estrategia de desove del calamar corto *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*, Brakoniecki & Roper 1985 (Mollusca: Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Universidad del mar, Puerto Ángel, México.

Padilla-Serrato, J., J. López-Martínez, J. Rodríguez-Romero, A. Acevedo-Cervante, F. Galván-Magaña & D. Lluch-Cota. 2017. Changes in fish community structures in a coastal lagoon in the Gulf of California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 52(3): 567-579.

Padilla-Serrato, J.G., M.O. Nevárez-Martínez, D.I. Arizmendi-Rodríguez, C.H. Rábago-Quiroz & A. Valdez-Pelayo. 2021. Aspectos biológicos y uso de hábitat del calamar dedal, *Lolliguncula panamensis*, capturado en el golfo de California. *Ciencias Marinas* 47(4): 211–225.

Pérez-Palafox, X.A., E. Morales-Bojórquez, M.D.C. Rodríguez-Jaramillo, J.G. Díaz-Uribe, A. Hernández-Herrera, O.U. Rodríguez-García & D.I. Arizmendi-Rodríguez. 2019. Evidence of Iteroparity in Jumbo Squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research* 38(1): 149-162, 14.

Pineda, S., N. Brunetti & N. Scarlato. 1998a. 2. Calamares loliginidos (Cephalopoda, Loliginidae). Pp: 13-36 In: Boschi (ed.) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Instituto nacional de investigación y desarrollo pesquero, Argentina.

Pineda, S., D. Hernández & N. Bruneit. 1998b. Statolith comparison of two south-west Atlantic loliginid squid: *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*. South African Journal of Marine Science 20(1): 347-354.

Reyes-Hernández, C., M.Á. Ahumada-Sempoal & R. Durazo. 2016. The Costa Rica Coastal Current, eddies and wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Southern Mexican Pacific. Continental Shelf Research 114: 1-15.

Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany 10(2): 290-301.

Rodhouse, P. 2005. Recursos mundiales de calamares. Documento Técnico de Pesca. 457. FAO. Roma: 194-207.

Rodrigues, A.R. & M.A. Gasalla. 2008. Spatial and temporal patterns in size and maturation of *Loligo plei* and *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) in southeastern Brazilian waters, between 23 S and 27 S. Scientia Marina 72(4): 631-643.

Ruiz Ruiz, T.M. 2017. Análisis comparativo de índices de eutrofización en lagunas costeras del estado de Sonora, México. Tesis de Doctorado, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Mexico.

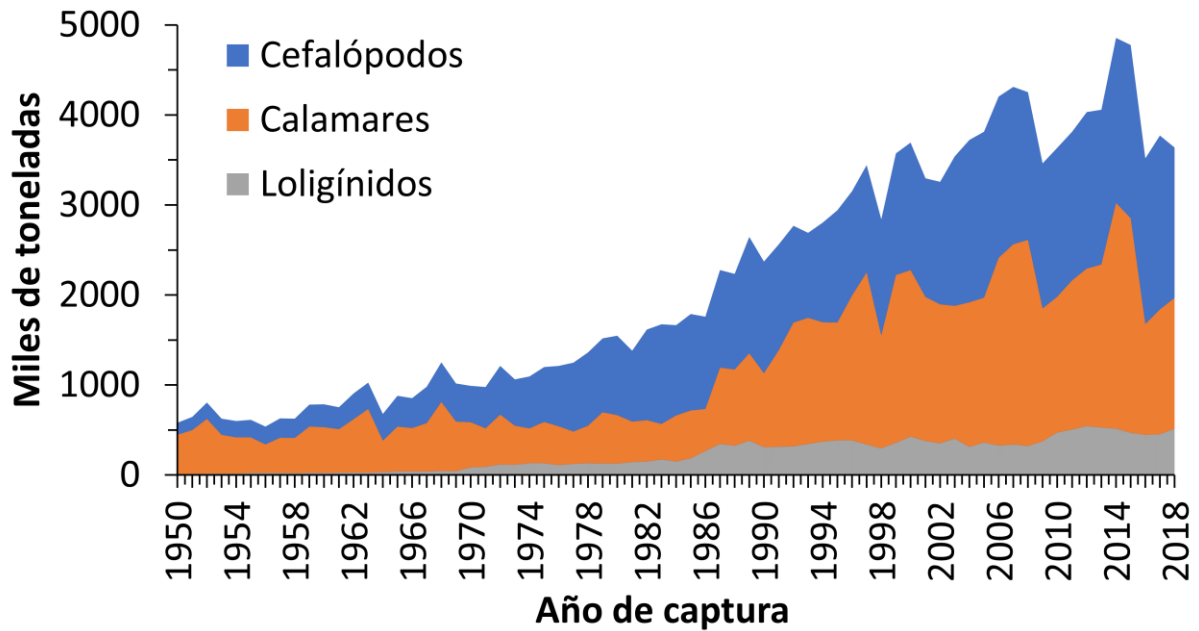
Sales, J.B., P.W. Shaw, M. Haimovici, U. Markaida, D.B. Cunha, J. Ready, W.M. Figueiredo-Ready, H. Schneider & I. Sampaio. 2013. New molecular phylogeny of the squids of the family Loliginidae with emphasis on the genus *Doryteuthis* Naef, 1912: mitochondrial and nuclear sequences indicate the presence of cryptic species in the southern Atlantic Ocean. Mol Phylogenet Evol 68(2): 293-299.

Sánchez Zalacaín, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. Scientia Marina 67(1): 81-90.

Sheehan, D. & B. Hrapchak. 1980. Theory and Practice of Histotechnology. 2nd ed. pp.

- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. *Ecological Genetics*: 3-17.
- Squires, H. & J. Barragan. 1979. *Lolliguncula panamensis* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Pacific coast of Colombia. *Veliger* 22: 67-74.
- Tapia-García, M., M. García-Abad, A. Carranza-Edwards & F. Vázquez-Gutiérrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica internacional* 46(4): 249-260.
- Tello, J., J.E. Sanchez, L.R. Gil, A. Gongora & J. Carrillo. Year. Estructura Génetica del Pulpo *Octopus maya* en los estados de Campeche y Yucatan en la Península de Yucatan.(pp. 1-10).In '57th Gulf and Caribbean Fisheries Institute'. San Petersburgo, Estados Unidos de America.
- Trasviña, A., E.D. Barton, J. Brown, H.S. Velez, P.M. Kosro & R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal Of Geophysical Research* 100(10): 20649-20663.
- Ulloa, P.M., C.E. Hernandez, R.J. Rivera & C.M. Ibanez. 2017. Biogeografía histórica de los calamares de la familia Loliginidae (Teuthoidea: Myopsida). *Latin American Journal of Aquatic Research* 45(1): 113-129.
- Vecchione, M., E. Shea, S. Bussarawit, F. Anderson, D. Alexeyev, C. Lu, T. Okutani, M. Roeleveld, C. Chotiyaputta & C. Roper. 2005. Systematics of Indo-West Pacific loliginids. *Phuket Marine Biological Center Research Bulletin* 66(1): 23-26.
- Velázquez-Muñoz, F., J. Martínez, C. Chavanne, R. Durazo & P. Flament. 2011. Wind-driven coastal circulation in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Ciencias Marinas* 37(4): 443-456.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Marine Freshwater Research* 41(2): 199-222.
- White, W., N. Hall & I. Potter. 2002. Size and age compositions and reproductive biology of the nervous shark *Carcharhinus caudatus* in a large subtropical embayment, including an analysis of growth during pre-and postnatal life. *Marine Biology* 141: 1153-1164.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Princeton-Hall, New Jersey, 633 pp.

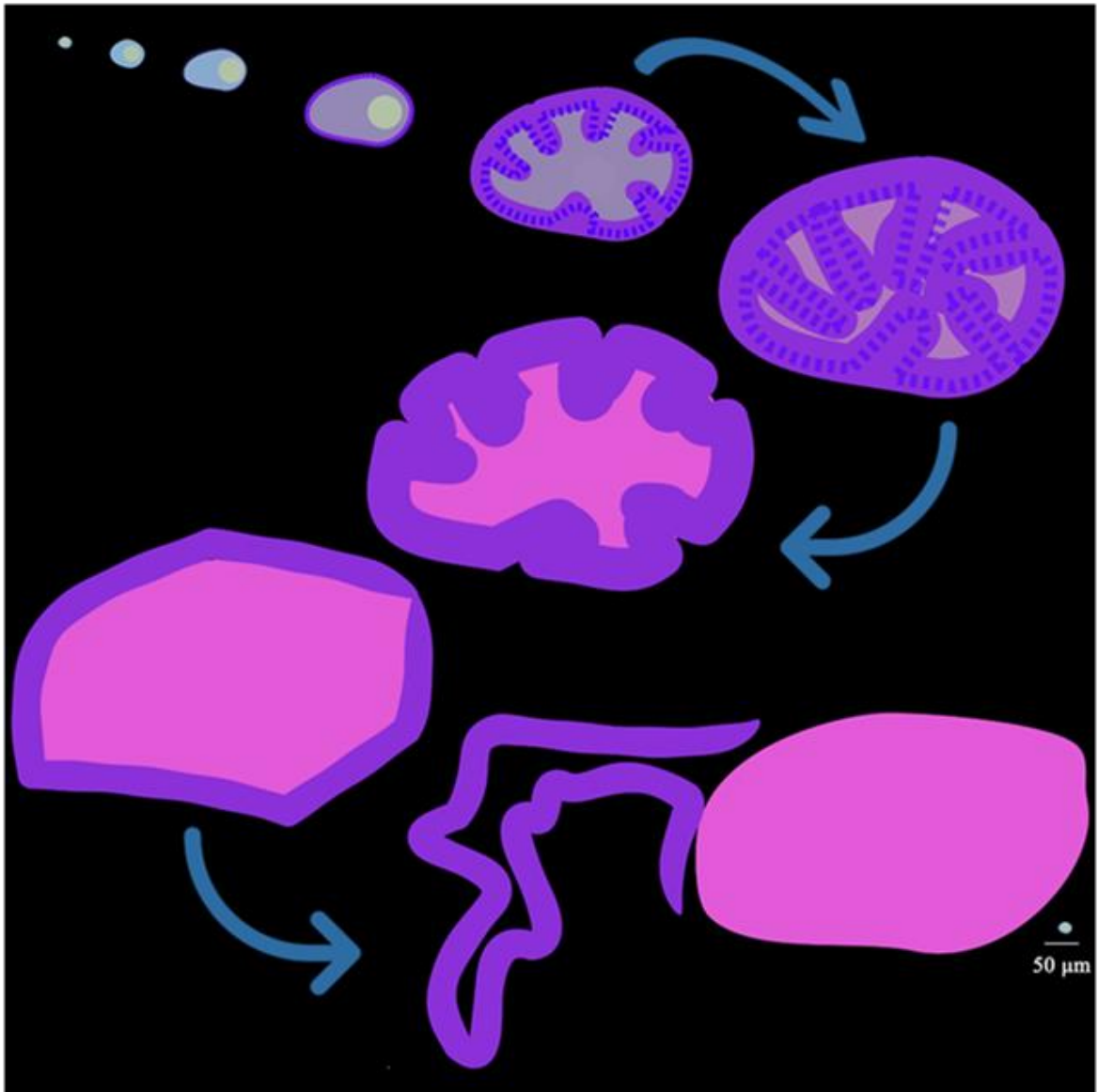
X. ANEXOS



Anexo 1. Captura mundial de cefalópodos, datos obtenidos a través de sistema de información mundial de pesca de la FAO, FIGIS por sus siglas en inglés.



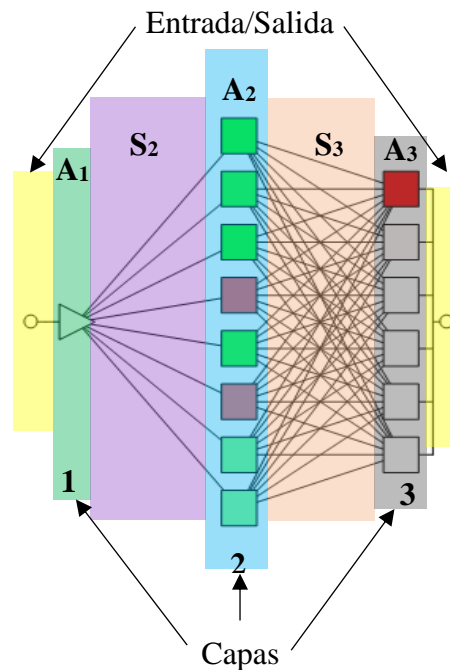
Anexo 2. Código QR direccionando a material complementario sobre el desarrollo continuo de un ovocito de *L. panamensis*.



Anexo 3. Esquemización del desarrollo ovocitario; se observa (de arriba hacia abajo) la forma más frecuente de los subestadios Op0, Op1, Op2, Ov1, Ov2 y Opv. Finalmente se compara un ovocito que ya ha sido desovado contra el tamaño de una ovogonia en una escala de 50micras.

Etapa	registro	ovocito (μm)	Tipo	registro	ovocito (μm)
Previtelogenica	1	ij	Op0	1	ij
	2	ij		$\dots n$	ij
	$\dots n$	ij	Op1	1	ij
Vitelogenica	1	ij		$\dots n$	ij
	2	ij	Op2	1	ij
	$\dots n$	ij		$\dots n$	ij
Postvitelogenica	1	ij	Ov1	1	ij
	2	ij		$\dots n$	ij
	$\dots n$	ij	Ov2	1	ij
		$\dots n$		ij	
			Opv	1	ij
				$\dots n$	ij

Anexo 4. Matrices empleadas para implementar redes neuronales, las ij casillas representan las longitudes de los ovocitos clasificados por etapa gonádica (izquierda) y por tipo de ovocito (derecha).



Anexo 5. Diagrama de la red neuronal implementada para estadios ovocitarios de *Lolliguncula panamensis*; perfil de la red: MLP 1:1-8-6:1, train error: 0.73; todos los espacios sinápticos (S) fueron lineales, mientras que las funciones de activación fueron: A1-Lineal, A2-Hiperbolica y A3-Softmax. Como entrada se empleó la longitud del ovocito obteniendo así una salida clasificada en 6 estadios ovocitarios: Op0, Op1, Op2, Ov1, Ov2 y Opv.