



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

REPRODUCCIÓN DEL PULPO *Octopus*  
*bimaculatus* Verrill, 1883 EN BAHÍA DE LOS  
ÁNGELES, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO EN  
CIENCIAS

PRESENTA

SHEILA CASTELLANOS MARTINEZ

La Paz, B.C.S., Junio de 2008



# INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

## SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

### ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 6 del mes de Junio del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"REPRODUCCIÓN DEL PULPO *Octopus bimaculatus* Verril, 1883  
EN BAHÍA DE LOS ÁNGELES, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

CASTELLANOS  
Apellido paterno

MARTÍNEZ  
materno

SHEILA  
nombre(s)

Con registro: 

B	0	6	1	1	3	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISION REVISORA

Director de tesis  
PRIMER VOCAL

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

PRESIDENTE

DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONES

SECRETARIO

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

SEGUNDO VOCAL

DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

TERCER VOCAL

M.C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN  
CICIMAR  
DIRECCION



# INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 10 del mes Junio del año 2008, el (la) que suscribe SHEILA CASTELLANOS MARTÍNEZ alumno(a) del

Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B061134 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"REPRODUCCIÓN DEL PULPO *Octopus bimaculatus*, Verril, 1883

EN BAHÍA DE LOS ÁNGELES, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: scastellanosm@ipn.mx marellam@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

SHEILA CASTELLANOS MARTÍNEZ

nombre y firma

# CONTENIDO

	<b>Página</b>
Índice de figuras	i
Índice de tablas	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	3
1. GENERALIDADES	3
1.1 Diagnósis	3
1.2 Distribución geográfica y hábitat	4
2. REPRODUCCIÓN DE OCTÓPODOS	5
2.1 Anatomía del sistema reproductor y formación de gametos	5
2.1.1 <i>Machos</i>	5
2.1.2 <i>Hembras</i>	6
2.2 Dimorfismo sexual	8
2.3 Cortejo y apareamiento	10
2.4 Desove	12
2.5 Determinación de la madurez sexual	13
2.6 Fisiología	17
2.7 Muerte postdesove y semelparidad	18
3. CONTEXTO ECONÓMICO	19
III. JUSTIFICACIÓN	21
IV. OBJETIVOS	22
V. MATERIAL Y METODOS	23
1. ÁREA DE ESTUDIO	23

2. OBTENCIÓN DE MUESTRAS	25
3. PROPORCIÓN DE SEXOS	26
4. ACTIVIDAD REPRODUCTIVA	26
4.1 Desarrollo gonádico	26
4.2 Ciclo reproductivo y época de reproducción	27
4.3 Diámetro de los ovocitos	27
4.4. ÍNDICES MORFOFISIOLÓGICOS	28
4.4.1 Índice gonadosomático	28
4.4.2 Índice de madurez	28
4.4.3 Índice de la glándula digestiva	29
5. INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA SOBRE EL CICLO REPRODUCTIVO	29
6. TALLA Y PESO DE MADUREZ	29
7. ANÁLISIS DE FRECUENCIA DE TALLAS	30
8. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	30
VI. RESULTADOS	31
1. PROPORCIÓN DE SEXOS Y DISTRIBUCIÓN DE TALLAS	31
2. DESCRIPCIÓN DE LAS FASES DE DESARROLLO GONÁDICO	33
3. CICLO REPRODUCTIVO	40
4. DIÁMETRO DE LOS OVOCITOS	42
5. ÍNDICES MORFOFISIOLÓGICOS	42
5.1 Índice gonadosomático	43
5.2 Índice de madurez	44
5.3 Índice de la glándula digestiva	45
6. RELACIÓN DEL CICLO REPRODUCTIVO CON LA TEMPERATURA	46
7. TALLA Y PESO DE MADUREZ	48

8. ANÁLISIS DE PROGRESIÓN MODAL	49
VII. DISCUSIÓN	52
VIII. CONCLUSIONES	66
IX. RECOMENDACIONES	68
X. BIBLIOGRAFÍA	69

## GLOSARIO

**CÁLAMO.-** Papila cónica o proyección sobre los hectocotilos de los octópodos. Se localiza en el extremo proximal del conducto espermático y distal con respecto a la última ventosa.

**CAVIDAD PALEAL.-** Espacio situado entre el manto y el cuerpo. Aloja a la masa visceral.

**CIRRINA (Suborden).-** Contiene a los pulpos con aletas que habitan aguas profundas ( $\approx 5000\text{m}$ ). Estos pulpos son de consistencia gelatinosa, la membrana interbraqueal (o umbrela) se extiende hasta la punta de los brazos y en cada uno de éstos, tienen sólo una hilera de ventosas bordeadas por dos hileras de cirros (Norman, 2000).

**CIRROS.-** Papilas alargadas, carnosas, en forma de dedo.

**COLEOIDEA.-** Cefalópodos de concha reducida, interna o ausente, que presentan de 8-10 apéndices (brazos & tentáculos). A esta subclase pertenecen los pulpos, calamares y cefalópodos relacionados (Brusca & Brusca, 1990).

**DUCTO EXCURRENTE.-** Porción final del vaso deferente, desprendida del manto. Algunas veces es referido como pene.

**ESPERMATECAS.-** Compartimientos ubicados en el lumen de las glándulas oviductales. En cada uno de ellos se almacenan los espermatozoides.

**ESPERMATÓFORO.-** Estructura tubular producida por los cefalópodos machos para empacar el esperma. Puede contener millones de espermatozoides.

**ESTATOLITO.-** Estructuras calcáreas pares, compuestas por carbonato de calcio en su forma de aragonita, de poca transparencia y consistencia dura. Se alojan en los estatocistos y su posición es ventro-posterior al cerebro.

**ESTILETE.-** Concha interna reducida en octópodos. Consiste en un par de pequeñas barras quitinosas, separadas entre sí y cada una embebida dentro del músculo del manto.

**GLÁNDULA DIGESTIVA.-** Órgano cuya función es la digestión de alimentos así como el almacenamiento de reservas energéticas.

**GLÁNDULAS NIDAMENTALES.-** Estructuras pareadas que secretan las cápsulas que contienen a los huevos de loliginidos, o el material gelatinoso que rodea a las masas de huevos de los omastréfidos.

**GLÁNDULA ÓPTICA.-** Pequeñas estructuras situadas en el pedúnculo óptico que conecta al cerebro con el lóbulo óptico de cada lado.

**GLÁNDULAS OVIDUCTALES.-** Estructuras esféricas de color blanco localizadas en cada oviducto. En calamares, el interior de cada glándula secreta una cubierta protectora que cubre a los huevos mientras que en pulpos, éstas almacenan gametos masculinos.

**HECTOCOTILO.-** Un brazo modificado en los cefalópodos machos para transferir espermátóforos a la hembra. (Sweeney *et al.*, 1992).

**LÍGULA.-** Estructura terminal en forma de cuchara o espátula del hectocotilo de los octópodos.

**INCIRRINA (Suborden).-** Contiene a los pulpos comunes que habitan en el bentos y otras especies pelágicas. Todos los miembros de este suborden tienen en común la ausencia de aletas y cirros (Norman, 2000).

**ITERÓPARO.-** Organismo que tiene más de un ciclo reproductivo durante su vida.

**MUERTE POSTREPRODUCTIVA.-** Se refiere a la muerte de los cefalópodos después del evento reproductivo. En octópodos, las hembras mueren después de que ocurre la eclosión. También es referida como muerte postdesove.

**NAUTILOIDEA (Subclase).-** Grupo de cefalópodos que posee una concha externa (con muchas cámaras) y 80-90 tentáculos. La subclase está representada

por un solo género (*Nautilus*) con cinco o seis especies del Indo Pacífico (Brusca & Brusca, 1990).

**OCELO.-** Complejo (mancha) circular de diámetro fijo en el integumento de octópodos. Usualmente consiste de un centro pigmentado oscuro, con un anillo concéntrico u otro patrón iridiscente contrastante, un anillo externo de pigmento oscuro y finalmente un borde claro más angosto. Se localiza sobre la membrana interbraqueal (umbrela) o bien, en la base entre el segundo y tercer brazo o sobre el manto dorsal posterior de algunos octópodos (Sweeney *et al.*, 1992).

**PARALARVA.-** Cefalópodo en la primera etapa de crecimiento, después del desove, que es pelágico y tiene un modo de vida diferente a sus conoespecíficos adultos.

**SACO DE NEEDHAM.-** Estructura en la cual se almacenan los espermátóforos, de ahí que también reciba el nombre de saco espermatófórico.

**SEMÉLPARO.-** Organismo que se reproduce sólo una vez y muere.

**SERTOLI (Células).-** Células ubicadas en el interior de los túbulos seminíferos. Rodean y alimentan a los gametos masculinos en desarrollo. También fagocitan restos celulares producidos durante la diferenciación de las células germinales.

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Octopus bimaculatus</i>	3
Figura 2. Anatomía del sistema reproductor masculino	6
Figura 3. Anatomía del sistema reproductor femenino	7
Figura 4. Pliegue ventral del brazo hectocotilizado de <i>O. bimaculatus</i>	9
Figura 5. Hectocotilo de tres especies de octópodos	9
Figura 6. Apareamiento en octópodos	11
Figura 7. Localización del área de estudio	24
Figura 8. Datos morfométricos de <i>O. bimaculatus</i>	25
Figura 9. Distribución de frecuencia de tallas de hembras y machos	31
Figura 10. Distribución de frecuencia del peso total de hembras y machos	32
Figura 11. Proporción de sexos mensual	33
Figura 12. Desarrollo del testículo de <i>O. bimaculatus</i>	35
Figura 13. Ovario en distintas fases de desarrollo gonádico	37
Figura 14. Desarrollo de los ovocitos de <i>O. bimaculatus</i>	38
Figura 15. Ovocitos en desarrollo avanzado	39
Figura 16. Ciclo reproductivo de hembras y machos	41
Figura 17. Diámetro promedio de los ovocitos	42
Figura 18. Variación mensual del índice gonadosomático de hembras y machos	43
Figura 19. Variación mensual del índice de madurez de hembras y machos	44
Figura 20. Variación mensual del índice de la glándula digestiva en hembras y machos	45
Figura 21. Variación del índice de la glándula digestiva por fase de madurez en hembras y machos	46
Figura 22. Relación de la temperatura con la reproducción	47
Figura 23. Talla de madurez estimada en <i>O. bimaculatus</i>	48
Figura 24. Peso total de madurez estimado en <i>O. bimaculatus</i>	49
Figura 25. Distribución de frecuencia de tallas mensual	50



## INDICE DE TABLAS

Tabla I. Estudios de biología reproductiva en octópodos	13
Tabla II. Fases de desarrollo gonádico de machos	34
Tabla III. Fases de desarrollo gonádico de hembras	36
Tabla IV. Grupos modales obtenidos por el método Bhattacharya	51

## RESUMEN

### REPRODUCCIÓN DEL PULPO *Octopus bimaculatus* VERRILL, 1883 EN BAHÍA DE LOS ÁNGELES, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

El pulpo de dos machas de California (*Octopus bimaculatus*) es la principal especie capturada en Bahía de Los Ángeles, B. C. sin embargo, su biología es poco conocida en México. El conocimiento del ciclo reproductivo de animales silvestres es valioso para entender su ciclo de vida así como para proponer estrategias de administración pesquera. El objetivo de este estudio es aportar información acerca de la reproducción de *O. bimaculatus* en la Reserva de la Biosfera Bahía de Los Ángeles, B.C. Con base en capturas mensuales realizadas entre enero de 2006 y junio de 2007 (excepto marzo de 2007), se analizó un total de 446 pulpos de 54 a 240 mm de longitud del manto dorsal (LMD). De cada uno se registró el peso corporal (PC), del testículo (PT), complejo de Needham (PN), ovario (PO) y complejo oviductal (Povd). Se calcularon dos índices para determinar el estado reproductivo de los organismos: el índice gonadosomático (hembras:  $IGS = PO \cdot (PC - PO)^{-1} \cdot 100$ ; machos:  $PT \cdot (PB - PT)^{-1} \cdot 100$ ) y el índice de madurez (hembras:  $IM = Povd \cdot (Povd + PO)^{-1}$ ; machos:  $PN \cdot (PN + PT)^{-1}$ ). Una pequeña porción del ovario y testículo se analizaron de acuerdo con la técnica histológica estándar. En hembras, se determinaron cinco fases de madurez (I-inmadurez, II-desarrollo, III-madurez, IV-desove, V-post-desove) y cuatro en machos (I-inmadurez, II-desarrollo, III-madurez, IV- eyaculación). De los pulpos recolectados, el 54% fueron machos (115-2337 g) y el 46% hembras (130-3415 g). La proporción sexual mensual muestra que los machos predominaron en julio ( $\chi^2 = 3.84$ ,  $P < 0.05$ ). La variación mensual de los índices y la evidencia microscópica indican que los machos presentan actividad reproductiva continua, mientras que las hembras tienen un periodo de desove (junio y septiembre de 2006; junio de 2007). El patrón de ovulación de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Angeles, B. C. es sincrónico, con un desove tipo simultáneo terminal. La condición física de las hembras se deteriora después del desove; en contraste, la condición de los machos disminuye ligeramente en la misma fase. Los machos (124.5 mm DML) adquieren la madurez sexual antes que las hembras (147 mm DML). No se encontró relación entre la temperatura y los índices de las hembras ( $r = 0.3$ ,  $P > 0.05$ ) no obstante, la principal actividad reproductiva ocurre una vez que la temperatura del agua es entre 26 °C y 30 °C. El análisis de frecuencia de tallas revela la existencia de dos cohortes que podrían estar relacionados con los eventos reproductivos. Así, el ciclo de vida de *O. bimaculatus* es acorde con el modelo de alternancia de generaciones.

## ABSTRACT

### REPRODUCTION OF *Octopus bimaculatus* VERRILL, 1883 IN BAHIA DE LOS ANGELES, BAJA CALIFORNIA, MEXICO

The California two-spotted octopus (*Octopus bimaculatus*) is the main specie caught in Bahia de Los Angeles, B.C. however, its biology is poorly understood in Mexico. Knowledge of the reproductive cycle of wild animals is valuable to understand its life cycle and to propose a fishery management. The objective of this research is to provide information about the reproduction of *O. bimaculatus* in the Biosphere Reserve Bahia de Los Angeles, B. C. Based on monthly catches between January 2006 and June 2007 (except March 2007), a total of 446 octopuses ranging from 54 to 240 mm dorsal mantle length (DML) were analyzed. The weights of the body (BW), testis (TW), Needham's complex (NW), ovary (OW) and oviducal complex (ovdW) were registered. Two indexes for reproductive status were calculated: gonadosomatic index (females:  $GNI = OW * (WB - OW)^{-1} * 100$ ; males:  $TW * (WB - TW)^{-1} * 100$ ) and maturity index (females:  $MI = OCW * (OCW + OW)^{-1}$ ; males:  $NW * (NW + TW)^{-1}$ ). Small portions of ovary and testis were treated according to standard histological techniques. Five maturity stages were determined for females (I- immature, II- maturing, III- mature, IV- spawning, V- post-spawning). To males four maturity stages were established (I-immature, II-maturing, III- mature, IV-spawning). From the octopuses collected 54% were males (115-2337 g) and 46% females (130-3415 g). Monthly sex ratio shows that males predominated in July ( $\chi^2 = 3.84$ ,  $P < 0.05$ ). Seasonal variation of the indexes and microscopic evidence indicates that males present continuous reproductive activity, whereas females have a period of spawning (June and September 2006, and June 2007). The ovulation pattern of *O. bimaculatus* in Bahia de Los Angeles is synchronous with a simultaneous terminal spawning. The physical condition of females deteriorates after spawning; in contrast, male's condition decrease slightly at the same stage. Sexual maturity is attained earlier in males (124.5 mm DML) than females (147 mm DML). There was no relation between temperature and female indexes ( $r = 0.3$ ,  $P > 0.05$ ) nonetheless, the main reproductive activity occurs at water temperatures between 26 °C and 30 °C. The analysis of octopus size frequency revealed the existence of two cohorts that could be related to the reproductive events. Thus, the life cycle of *O. bimaculatus* is according to the alternating generation model.

## I. INTRODUCCIÓN

El phylum Mollusca se caracteriza por su gran diversidad morfológica. Entre los grupos que incluye se encuentra la clase Cephalopoda, la cual está constituida por las subclases Nautiloidea y Coleoidea (Brusca & Brusca, 1990). En esta última se clasifican la mayoría de los cefalópodos conocidos (pulpos, calamares, sepias). Consta de aproximadamente 718 especies exclusivamente marinas distribuidas desde el ecuador hasta las zonas polares (Lane, 1974; Nesis, 2003). Posiblemente, los organismos más carismáticos sean los pulpos (orden Octopoda) a causa de su habilidad para mimetizarse y la presumible capacidad de aprender (Young, 1965; Norman *et al.*, 2001).

La mayoría de los octópodos son bentónicos y habitan la zona costera (Mangold *et al.*, 1996). Su accesibilidad los vuelve un componente habitual en las pesquerías (Amaratunga, 1987) y, por su alto valor nutricional, también en el consumo humano ya que contienen una gran cantidad de proteínas y menos grasa que los peces (Zlatanov *et al.*, 2006). Además, el rápido crecimiento ( $> 5\%$  peso corporal día<sup>-1</sup>) y las altas tasas de conversión de alimento (Mangold & Boletzky, 1973; García-García & Aguado-Giménez, 2002), convierten a los pulpos en organismos atractivos para la acuicultura (Vaz-Pires *et al.*, 2004).

A nivel mundial existen importantes pesquerías de este molusco, en las cuales *Octopus vulgaris* es la especie más notable (Paust, 2000). En México, la pesquería de pulpo ocupa el octavo lugar (en cuanto a captura). Más del 90% de la producción nacional proviene de la península de Yucatán, donde se extrae *O. vulgaris* y *O. maya* (Solís-Ramírez & Chávez, 1986; Anónimo, 2006). En el Pacífico mexicano y Golfo de California la captura de pulpo es considerablemente menor (Anónimo, 2004) y está enfocada en *O. hubbsorum* y *O. bimaculatus* (Alejo-Plata y Cerdaneres-Ladrón de Guevara, 2002; López-Uriarte *et al.*, 2005). Este último, es la especie que predomina en las capturas en Bahía de Los Ángeles, B.C. durante todo el año.

Los pulpos son organismos dioicos. La reproducción es gamética y puede o no haber cortejo (Mangold, 1987). Presentan dimorfismo sexual el



cual, en pulpos pelágicos se manifiesta en extremo (Hanlon & Messenger, 1996). Existe una notable controversia (acerca de si realmente son organismos semélparos), pues algunos autores establecen que hay cefalópodos iteróparos (Rocha *et al.*, 2001), mientras que otros argumentan que sólo *Nautilus* spp. lo es (Boyle & Rodhouse, 2005). Más allá de esta controversia, una característica común en la estrategia reproductiva de todos los pulpos (suborden Incirrina) es que presentan cuidado parental (Boletzky, 1989).

Para realizar adecuadamente la administración de un recurso, es necesario conocer la biología de la especie de interés. En este sentido, estudiar la reproducción de los organismos aporta información (acerca de la fecundidad, temporada reproductiva, talla de madurez) que sirve de fundamento para regular su extracción. En el Pacífico mexicano, los estudios previos que incorporan la reproducción de pulpo están enfocados en *O. hubbsorum* (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; González-Rendón *et al.*, 1990; Aguilar-Chávez, 1995; Raymundo, 1995), y aunque recientemente la investigación en octópodos está cobrando atención (López-Uriarte, 2007), *O. bimaculatus* aún es prácticamente desconocido (Rodríguez-Mata, 1996).

Por lo anterior, el presente trabajo está encaminado a generar información sobre la reproducción del pulpo *O. bimaculatus* en Bahía de los Ángeles, B. C., la cual es sólo una de las piezas a considerar en las estrategias de la administración del recurso o bien, puede aplicarse en el potencial cultivo de este molusco.



## **II. ANTECEDENTES**

### **1. GENERALIDADES**

El orden Octopoda incluye pulpos comunes como *O. bimaculatus* (suborden Incirrina) que habitan zonas someras (hasta medianamente profundas) (Roper *et al.*, 1995), pulpos pelágicos y de aguas profundas ( $\approx$  5,000 m) (suborden Cirrina); los últimos presentan un par de aletas en el manto y cirros en cada brazo (Mangold *et al.*, 1996).

#### **1.1 Diagnosis**

*Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 (o pulpo de dos manchas) es un pulpo de cuerpo grande y musculoso. Aunque el color es variable generalmente se observa gris oscuro. Característicamente presenta una mancha azul iridiscente denominada ocelo en la base del segundo y tercer par de brazos (Hochberg, 1980) (Fig.1).



Figura 1. Vista dorsal de *Octopus bimaculatus* en la que se observan los ocelos (manchas azules) (Original, Sheila Castellanos).



*Octopus bimaculatus* antaño era confundido con *Octopus bimaculoides* debido a que ambas especies son muy similares y por tanto, son referidas como especies gemelas (Pickford & McConnaughey, 1949). Aunque la talla de los individuos adultos de ambas especies se traslapa, *O. bimaculatus* se distingue por ser más grande (Pickford & McConnaughey, 1949), sus huevos son más pequeños y una vez que ocurre la eclosión, los organismos presentan una fase planctónica (paralarva) (Ambrose, 1981; Lang, 1997). Además, cada pulpo porta especies particulares de simbiontes en los sacos renales (McConnaughey, 1949) y a simple vista, ambos pulpos se distinguen porque la conformación de los ocelos es diferente (Norman, 2000).

## **1.2 Distribución geográfica y hábitat**

*Octopus bimaculatus* se distribuye desde Santa Bárbara, California, E.U.A. e islas aledañas hasta punta Eugenia, Baja California en México; y en el Golfo de California desde La Paz, B.C.S. hasta San Felipe, B. C. (Hochberg, 1980; Hochberg & Fields, 1980). Probablemente su distribución abarque todo el pacífico mexicano (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; González-Rendón *et al.*, 1990; Rodríguez-Mata, 1996) puesto que, se han registrado pulpos con “ocelos” incluso hasta el Pacífico colombiano (F.G. Hochberg, com. pers.<sup>1</sup> Septiembre, 2006).

Típicamente *O. bimaculatus* habita costas rocosas de la zona intermareal y submareal (Ambrose, 1988), donde encuentra sitios apropiados para refugiarse de los depredadores y desovar (Ambrose, 1982). Se encuentra hasta cerca de 50 m de profundidad (Hochberg, 1980), aunque en Isla Catalina usualmente se encuentra a menos de 10 m y es poco frecuente a más de 15 m de profundidad (Ambrose, 1997).

<sup>1</sup>Dr. F.G. Hochberg. Museo de Historia Natural de Santa Bárbara (SBMNH), California. ([fghochberg@sb2nature.org](mailto:fghochberg@sb2nature.org))



## **2. REPRODUCCIÓN DE OCTÓPODOS**

### **2.1 Anatomía del sistema reproductor y formación de gametos**

#### **2.1.1 Machos**

El sistema reproductor masculino consiste de un solo testículo. En el interior se pueden observar desde espermatogonias hasta espermatozoides, y entre ellos se encuentran células de Sertoli cuya función es la nutrición de los gametos (Budelmann *et al.*, 1997). Cuando los espermatozoides salen del testículo pasan a un sistema de ductos enrollados y encapsulados por tejido conectivo donde son empaquetados en espermatóforos (Wells & Wells, 1977). En principio, los espermatozoides pasan al conducto deferente proximal, donde completan su desarrollo. Después, se enroscan para poder empaquetarse y continúan hacia la vesícula seminal (glándula espermatofórica 1); ahí, una sustancia gelatinosa se agrega al extremo posterior de los espermatozoides para aglutinarlos. Enseguida, éstos pasan a la próstata (glándula espermatofórica 2), donde son encapsulados en membranas. Finalmente, sale como un espermatóforo completo y entra en el conducto deferente distal, para dirigirse hacia el saco espermatofórico (saco de Needham). Ahí permanecen almacenados hasta el momento de la cópula (Fig. 2) (Budelman *et al.*, 1997).



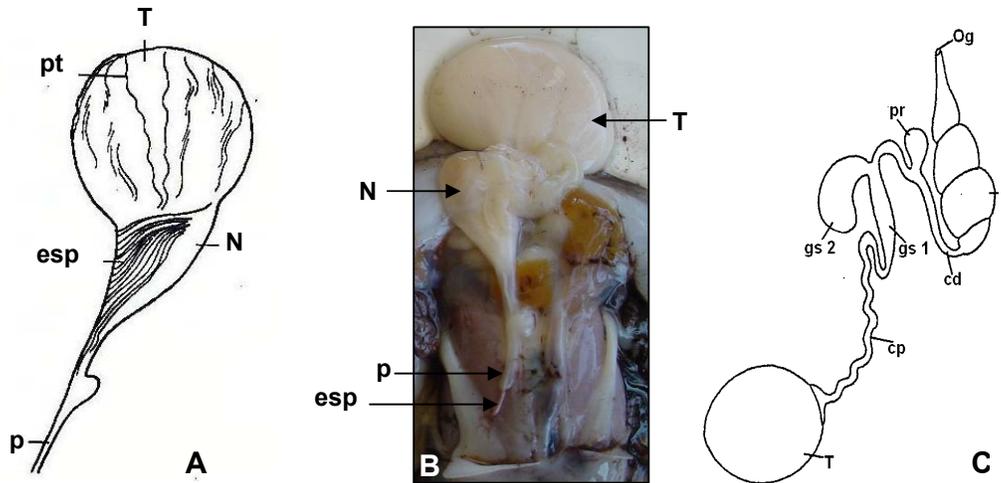


Figura 2.- Anatomía del sistema reproductor masculino. **A-B**: Anatomía externa. (T) testículo, (pt) pared del testículo, (N) complejo de la bolsa de Needham, (esp) espermatóforos, (p) ducto excurrente o pene; nótese el espermatóro en figura B. **C**: complejo de la bolsa de Needham extendido. (cp) conducto deferente proximal, (gs1,2) vesícula seminal, (pr) próstata, (cd) conducto deferente distal, (Nd) saco de Needham, (og) orificio genital (A: tomado de: Guerra, 1975; B: Original de *Octopus bimaculatus*, Sheila Castellanos; C: tomado de Budelman *et al.*, 1997).

### 2.1.2 Hembras

Las hembras tienen un solo ovario que desemboca en dos glándulas oviductales, de cada una surge un oviducto (Wells & Wells, 1977) (Fig. 3A). Los pulpos no presentan receptáculos seminales como en calamares y sepias (Boyle, 1991) por tanto, los espermatóforos son depositados dentro o muy cerca de los oviductos para que los gametos puedan llegar a las glándulas oviductales. Los espermatozoides se acumulan en las espermatecas ubicadas en el lumen de cada glándula (Fig. 4B) y permanecen ahí (un tiempo variable en cada especie) hasta que ocurre la fecundación (Arnold, 1984). Sólo en algunos casos (*Eledone*), los espermatóforos se desplazan hasta el ovario y en su interior se realiza la fecundación (Boyle & Knobloch, 1983).



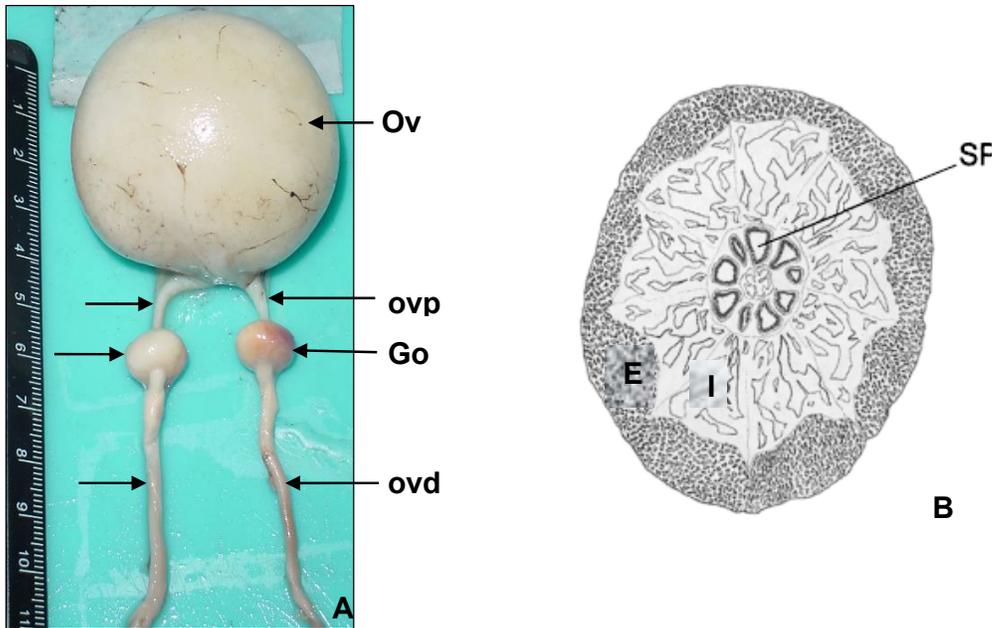


Figura 3. Anatomía del sistema reproductor femenino. **A:** Anatomía externa. (Ov) ovario, (Gov) glándulas oviductales; (ovp) oviducto proximal; (ovd) oviducto distal; **B:** Esquema de la sección transversal de una glándula oviductal. (SP) espermateca, (E) región externa y (I) región interna, ambas con respecto a la luz del oviducto. (A: Original de *Octopus bimaculatus*, Sheila Castellanos; B: Tomado de Di Cosmo *et al.*, 2001).

Budelmann *et al.* (1997) establecen que el proceso de maduración de los ovocitos comienza con la aparición de una capa de células foliculares que los rodean. Estas células proliferan y forman un epitelio plano, rodeado por tejido conectivo vascularizado. La multiplicación de células foliculares, origina pliegues que penetran en el citoplasma del ovocito y le dan un aspecto lobulado. Posteriormente, en el citoplasma se observan inclusiones lipídicas que finalmente son incorporadas en el vitelo. En las últimas etapas de la vitelogénesis, el corion es secretado por las células foliculares, que para entonces se observan alargadas y con núcleos en posición variable. Lentamente, el corion sufre un cambio de forma, de los pliegues iniciales pasa a ser liso y globular u ovalado. Cuando la superficie del ovocito (y el corion) alcanza su máxima expansión, las células foliculares se abren y lo liberan. Cada huevo se sujeta mediante un pedúnculo a una matriz principal (similar a un racimo de uvas) o bien, directamente al sustrato que la madre elija.



## **2.2 Dimorfismo sexual**

La gónada y órganos sexuales accesorios se desarrollan como rudimentos pareados durante el desarrollo temprano (Boletzky, 1989). La única manera de identificar a los juveniles (machos y hembras) es mediante disección, para observar directamente si hay o no oviductos. Sin embargo, Mangold (1983b) indica que los machos de *Eledone moschata* se distinguen por tener brazos más robustos y ventosas más grandes que las hembras. En *O. maya* los machos desarrollan ventosas engrandecidas en el primer y segundo par de brazos a los ocho meses de edad (Van Heukelem, 1983b). Pero sin duda, el dimorfismo sexual más extremo se observa en los pulpos pelágicos (Argonautidae, Alloposidae, Ocythoidae y Tremoctopodidae) (Laptikhovsky & Salman, 2003). El macho suele ser notablemente pequeño con respecto a la hembra (Norman *et al.*, 2002; Laptikhovsky & Salman, 2003) y en algunas especies (*Japetella diaphana*, *Eledonella pygmea*) (Voight, 1995; Norman, 2000), las hembras maduras desarrollan un órgano luminoso alrededor de la boca, probablemente, para atraer machos (Voight, 1995).

En pulpos bentónicos y pelágicos, cuando los machos son sub-adultos, (Boletzky, 1989) un brazo del tercer par (usualmente el derecho) presenta la punta modificada en lo que se denomina hectocotilo, estructura que sirve para la cópula (Boyle, 1991). En toda la longitud del brazo hectocotilizado se desarrolla un pliegue ventral (visible a simple vista) a manera de canal (Fig.4) (Wells & Wells, 1977) que recibe los espermatozoides. Éstos, son desplazados por peristálsis hasta el extremo distal del brazo para después ser transferidos a las hembras (Arnold, 1984). El hectocotilo es diferente en cada especie y por lo tanto, representa un carácter taxonómico importante para distinguirlas (Thompson & Voight, 2003) (Fig. 5).



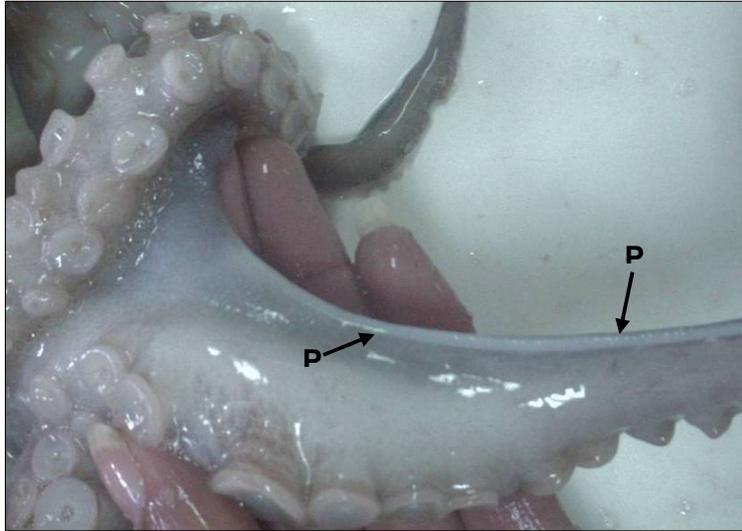


Figura 4. Brazo hectocotilizado de *Octopus bimaculatus* en el que se muestra el pliegue ventral (P) (Original, Sheila Castellanos).

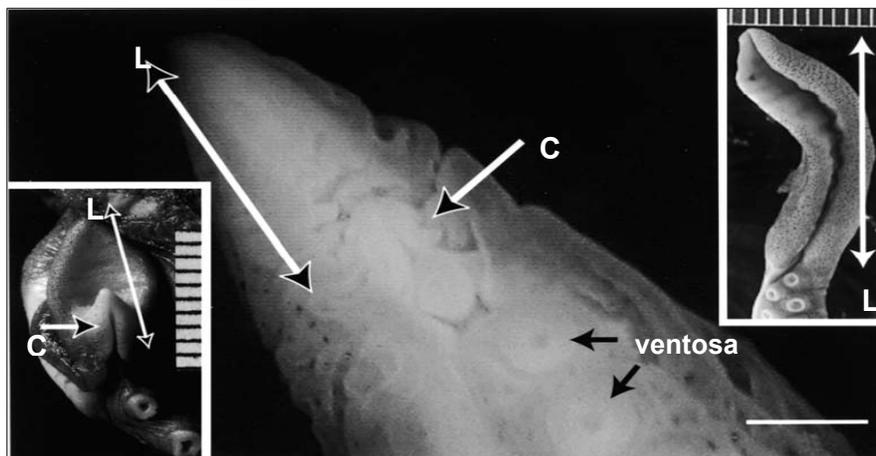


Figura 5. Vista oral del hectocotilo en tres especies de octópodos. En el centro: *Octopus bimaculoides*; esquina inferior izquierda: *Graneledone pacifica*; esquina superior derecha: *Bathypolypus bairdii*. Nótese la diferencia entre éstos y por lo cual son considerados un carácter taxonómico importante. Partes del hectocotilo: (L) lígula, (C) calamus (Tomado de Thompson & Voight, 2003).

## 2.3 Cortejo y apareamiento

En cefalópodos, el ritual previo a la cópula usualmente implica cambios súbitos en la coloración (Brusca & Brusca, 1990). En sepias (*Sepia officinalis*, *S. latimanus*), se observa un espectacular patrón de coloración tipo cebrá, principalmente en machos (Mangold, 1986; Hanlon & Messenger, 1996). En *Loligo opalescens* y *Loligo plei* también son los machos quienes exhiben un patrón de coloración particular (Mangold, 1986).

En pulpos, al parecer no predominan los vistosos despliegues de coloración para manifestar la disposición sexual, pero *Octopus cyanea* es una excepción. Los machos, muestran un patrón de bandas longitudinales y posturas características antes del apareamiento (Van Heukelem, 1983). En *O. vulgaris* no hay registro de un comportamiento similar en ninguna localidad a lo largo de su amplia distribución (Mangold, 1987). Incluso en especies de coloración aposemática, como *Hapalochlaena lunulata*, el cortejo parece estar ausente o ser moderado ya que, en organismos en cautiverio se observó a un macho introduciendo el hectocotilo en otro individuo del mismo género (Cheng & Caldwell, 2000). La actividad sexual, en algunas especies, comúnmente es iniciada por las hembras al tocar a los machos, por ello se piensa que la identificación sexual en octópodos es mediante quimiotactismo (Wells & Wells, 1972 en: Van Heukelem, 1983). Sin embargo, no se descarta que ocurra a través de algún tipo de despliegue en el que los machos muestran a las hembras las ventosas engrandecidas que presentan en el primer y segundo par de brazos (Hanlon & Messenger, 1996).

La competencia por las hembras no es muy clara en los pulpos. Pueden observarse apareamientos entre un macho y una hembra. O bien, situaciones como en Isla Sta. Catalina (California), donde seis machos de *O. bimaculatus* tratan de inseminar a la misma hembra (Hanlon & Messenger, 1996) (Fig. 6A). Puesto que los machos están lejos de la hembra, sólo extienden el brazo para introducir el hectocotilo en la cavidad paleal de ésta. Por tanto, se dice que el apareamiento ocurre a distancia (Fig. 6B). O bien, el macho se coloca sobre la



hembra (Fig. 6C) para depositar los espermátóforos en los oviductos (Mangold, 1987).

La duración del apareamiento es variable según la especie (30-80 minutos en *O. briareus*, dos a cuatro horas en *O. dofleini*) (Hanlon, 1983; Hartwick, 1983). Usualmente, los machos tienen actividad reproductiva durante todo el año (incluso siendo muy pequeños) y se aparean aún con hembras inmaduras (Boyle & Knobloch, 1984; Hernández-García *et al.*, 2002). Éstas adquieren la madurez sexual a una talla y peso mayor que los machos (Mangold & von Boletzky, 1973; Boyle & Knobloch, 1983; Silva *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005), pero pueden almacenar los espermatozoides alrededor de tres meses (duración variable según la especie) e incluso pueden ser viables durante diez meses (*Bathypolypus arcticus*) (Mangold, 1987).

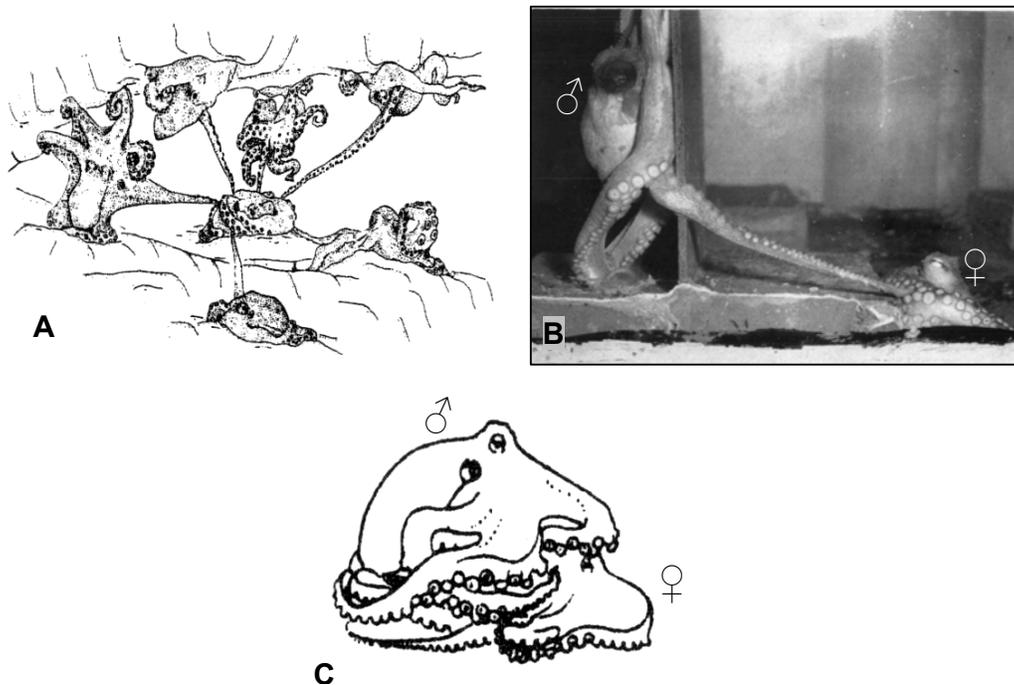


Figura 6. Apareamiento en octópodos. A: Seis machos de *Octopus bimaculatus* tratando de inseminar a una misma hembra. B: Apareamiento a distancia. El macho extendiendo el brazo hectocotilizado o bien, C: colocándose sobre la hembra (A y C: Tomado de Hanlon & Messenger, 1996; B: Tomado de Wells & Wells, 1959).



## 2.4 Desove

Mientras que el apareamiento ocurre continuamente, los desoves suelen ser estacionales, y una misma especie puede mostrar distintas temporadas reproductivas en cada localidad a lo largo de su distribución (Mangold, 1987).

La temperatura se reconoce como uno de los factores que tiene gran influencia en el crecimiento y reproducción de los organismos. Ambrose (1988) manifiesta la importancia de ésta en el éxito reproductivo de *O. bimaculatus*, ya que los huevos desovados al inicio del año no completan su desarrollo. En cambio, con el incremento de la temperatura también aumenta la frecuencia en los desoves y el éxito reproductivo.

Con algunas excepciones (pulpos pelágicos, *Octopus burryi*) (Laptikhovsky & Salman, 2003), en octópodos, las hembras buscan refugios entre las grietas de las rocas o algún otro lugar (conchas vacías de bivalvos, latas, etc.) para desovar, y ahí permanecen por varios días (Lane, 1974; Ambrose, 1982). En el interior del refugio fijan cada huevo de manera individual o bien, en racimos. La longitud y el número de racimos varía con la edad y la condición del pulpo (Lane, 1974). Cada hembra desova desde 25-50 huevos (*O. joubini*) hasta >100,000 (*O. cyanea*) (Van Heukelem, 1983a; Boyle, 1991). Poco antes del desove las hembras dejan de alimentarse y permanecen cuidando la puesta de huevos hasta la eclosión. Casi al mismo tiempo, o poco después que estos eclosionan, ocurre la muerte de la hembra (Van Heukelem, 1979; Ignatius & Srinivasan, 2006).

El periodo entre el desarrollo embrionario y la eclosión mantiene una estrecha relación inversa con la temperatura (Boletzky, 1989). En *O. bimaculatus* el desarrollo embrionario ocurre en 90 días a 16.1 °C, 50.4 días a 19.0 °C y 31 días a 19.7 °C (Ambrose, 1981). Mangold & Boletzky (1973) muestran que el desarrollo embrionario de *O. vulgaris* (en condiciones de cultivo) es de ≈100 días a 13 °C. En contraste, aquellos huevos que se encuentran a 20 °C se desarrollan entre 30 y 40 días, según la profundidad a la



que se encuentren. Lo anterior se observó también en Senegal para la misma especie (Caverivière *et al.*, 1999).

Los pulpos que producen huevos menores al 10% de la longitud del manto (LM) del adulto, presentan en su ciclo de vida una fase planctónica (Villanueva *et al.* 1995; Boletzky, 2003) denominada paralarva (Sweeney *et al.*, 1992). En muchas especies se desconoce su duración, pero los estudios de laboratorio sugieren que son algunas semanas o incluso meses (Hochberg *et al.*, 1992), como es el caso de *O. bimaculatus* (Ambrose, 1981), *O. vulgaris* (Mangold, 1983) y *O. mimus* (Warnke, 1999; Castro-Fuentes *et al.*, 2002). En cambio, cuando el tamaño del huevo es mayor al 10% de LM, eclosiona un juvenil que inmediatamente adopta los mismos hábitos bentónicos del adulto (Boletzky, 2003); tal es caso de *O. maya* (Van Heukelem, 1983b) y *O. bimaculoides* (Lang, 1997).

## **2.5 Determinación de la madurez sexual**

Aunque hay numerosos estudios de biología reproductiva en octópodos (Mangold *et al.*, 1971; Boyle & Knobloch, 1982; Álvarez-Pérez & Haimovici, 1991; Silva *et al.*, 2004) (Tabla I), no existe una escala de madurez que pueda aplicarse de manera general o para ambos sexos, a menos que sean clasificados como inmaduros, en desarrollo y maduros (Mangold, 1987). Cada fase del desarrollo gonádico es susceptible de determinarse mediante el color de la gónada o de las glándulas nidamentales, translucidez de los huevos, etc., pero está sujeta a errores según la experiencia del observador (Hatfiel & Murray, 1999).



Tabla I. Estudios de biología reproductiva en octópodos

Especie	Localidad	Temporada reproductiva	Madurez			
			Peso (g)	Talla (mm LMD)		
			♀	♂	♀	♂
<i>Eledone cirrhosa</i> Boyle & Knobloch (1982,1983)	Mar del Norte (Aberdeen)	Julio-septiembre	800	200	ND	
<i>Eledone massyae</i> Álvarez-Pérez & Haimovici (1991)	Brasil	Noviembre-enero	ND		ND	
<i>Eledone gaucha</i> Álvarez- Pérez <i>et al.</i> (1997)	Brasil	Sin estacionalidad	ND		ND	
<i>Eledone moschata</i> Silva <i>et al.</i> (2004)	Golfo de Cádiz	Febrero-Mayo; Octubre	274	97	122	78
<i>Octopus vulgaris</i> Mangold & Boletzky (1973)	Francia	Marzo-octubre	>1000	140- 150	ND	
Hernández-García <i>et al.</i> (2002)	Islas Canarias	Enero-julio; Octubre- noviembre	1200- 1300	1125- 1250	113*	105*
Carvalho & Sousa-Reis (2003)	Cascais (Portugal)	Junio y agosto	1750	ND	ND	

Nota: la temporada reproductiva corresponde sólo a hembras. (\*) Talla del manto ventral, (ND) No disponible



Especie	Localidad	Temporada reproductiva	Madurez			
			Peso (g)		Talla (mm LMD)	
			♀	♂	♀	♂
<i>Octopus vulgaris</i>						
Carvalho & Sousa-Reis (2003)	Santa Luzia (Portugal)	Marzo y agosto	2400	ND	ND	
	Viana do Castelo (Portugal)	Febrero y mayo	1350	ND	ND	
Oosthuizen & Smale (2003)	Sudáfrica	Verano-otoño	1600	>190	ND	
Rodríguez-Rúa <i>et al.</i> (2005)	España (Andalucía)	Abril-octubre	1250	850	ND	
Idrissi <i>et al.</i> (2006)	Marruecos	Marzo-julio, sept-octubre		ND	143	121
Fernández-Rueda <i>et al.</i> (2007)	Asturias (NW España)	Febrero-junio	≈1000	ND	ND	
Otero <i>et al.</i> (2007)	Galicia (España)	Abril-julio	1788.3	903.4	ND	
<i>Octopus mimus</i>						
Cardoso <i>et al.</i> (2004)	Perú	Primavera-verano	1000	ND	ND	
<i>Octopus salutii</i>						
Quetglas <i>et al.</i> (2005)	Mediterráneo	Primavera-verano		ND	90	70

Nota: la temporada reproductiva corresponde sólo a hembras, (ND) No disponible.



Dada la complejidad para definir el desarrollo gonádico, se utilizan índices que relacionan la talla o peso del individuo con el peso de la gónada, de las glándulas nidamentales o la longitud de éstas con el fin de estimar la etapa de madurez sexual (Mangold, 1987). En octópodos, comúnmente se aplica el índice de madurez propuesto por Hayashi (originalmente desarrollado para *Todarodes pacificus*) y modificado por Guerra (1975). Este índice considera únicamente la variación en el peso de las estructuras que conforman el sistema reproductor. En función de lo anterior, machos y hembras se clasifican en diferentes fases de madurez (Mangold, 1987). El índice gonadosomático es frecuentemente utilizado (Boyle & Rodhouse, 2005) sin embargo, no se recomienda emplearlo como la única o la principal medida de madurez de la población debido a las variaciones que existen en cada especie (Lipiński & Underhill, 1995).

La reproducción requiere una gran inversión energética por tanto, la madurez de los individuos puede inferirse a partir de índices que contemplen el aporte energético de ciertas estructuras como el manto o la glándula digestiva (Cortez *et al.*, 1995). Esta última, además de sus funciones digestivas, es un sitio de almacenamiento de reservas energéticas (Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983). Una vez que los pulpos alcanzan la madurez sexual, varía el peso de la glándula (Cortez *et al.*, 1995) y puede disminuir hasta 90.4% durante el postdesove (Zamora & Olivares, 2004). Por ello, comúnmente se utiliza el peso de dicha estructura para expresar la condición de los organismos (Cortez *et al.*, 1995). También es factible usar el peso del manto ya que las hembras son las más susceptibles de utilizar proteínas almacenadas en éste durante el ayuno reproductivo (o ingieren muy poco alimento) (Cortez *et al.*, 1995). Sin embargo, no todas las especies siguen dicho patrón. *O. vulgaris* y *O. defilippi* utilizan la energía obtenida directamente del alimento (Rosa *et al.*, 2004), al igual que *Euprimna tasmanica* utiliza lípidos ingeridos del alimento tanto para la reproducción como para el crecimiento (Moltschanivskyj & Johnston, 2006).

Además de los métodos anteriores, el examen histológico de la gónada continúa siendo el indicador más confiable de la madurez de los organismos,



pese a que no es factible aplicarla en campo y a que consume gran cantidad tiempo y dinero (Hatfiel & Murray, 1999). Debido a ello, la mayoría de los estudios emplean descripciones histológicas de la gónada complementadas con índices cuantitativos (Boyle & Rodhouse, 2005).

## **2.6 Fisiología**

Aún cuando el control fisiológico de la reproducción en cefalópodos no es del todo claro, no hay duda de que el desarrollo gonádico de estos moluscos está regido por control hormonal (posiblemente  $17\beta$  estradiol y progesterona) (Wells & Wells, 1959; Di Cosmo *et al.*, 2001). Las glándulas ópticas aumentan de tamaño conforme avanza el desarrollo gonádico de hembras (Boyle & Thorpe, 1984), y son responsables de secretar las hormonas que desencadenan tanto el desarrollo de la gónada como los respectivos conductos en ambos sexos (Wells & Wells, 1975). Las glándulas ópticas también estimulan a las células foliculares para que sinteticen las proteínas que conforman el vitelo (O'Dor & Wells, 1973). En los machos, son necesarias para que se realice la división de las espermatogonias (Mangold, 1987).

En experimentos con pulpos que fueron cegados (cortándoles los nervios ópticos) se observó que alcanzaron la madurez sexual de manera precoz. Por ello se piensa que la luz (la intensidad o cierta longitud de onda) podría inhibir la acción de las glándulas ópticas o bien, sólo retrasar el desarrollo gonádico (Mangold, 1987). La cantidad y calidad del alimento afecta la tasa de crecimiento de los organismos y así, cuando están desnutridos, la madurez sexual puede retrasarse. Por otra parte, asumiendo que la disponibilidad de alimento no representa un problema, quizá el factor más importante relacionado con la madurez sexual sea la temperatura. Ésta varía según la temporada del año, latitud, profundidad, etc. Sin embargo, el incremento de la temperatura tiende a reflejarse en un aumento en la actividad general de los organismos, que conduce a un crecimiento rápido y maduración temprana. En cambio, a bajas temperaturas, los organismos tardan más tiempo



en crecer y los adultos adquieren tallas mayores (Forsythe & Van Heukelem, 1986; Mangold, 1987).

## **2.7. Muerte postdesove y semelparidad**

Un aspecto de dominio general acerca del ciclo de vida de los cefalópodos, es que los organismos mueren después de la reproducción, aspecto que nuevamente está marcado por la participación de las glándulas ópticas. Típicamente, las hembras reducen la ingesta de alimento antes de desovar y prácticamente no se alimentan mientras incuban los huevos. Pero cuando las glándulas ópticas son extirpadas en hembras que están en dicha etapa, los organismos interrumpen el cuidado parental y continúan alimentándose como antes del desove (Mangold, 1987). Por tanto, se sospecha que una vez que las glándulas ópticas han sido activadas, también desencadenan el proceso de envejecimiento que lleva a estos moluscos a morir después de reproducirse (Guerra, 1996).

Existen discrepancias respecto a considerar a los cefalópodos simplemente como organismos de rápido crecimiento, que se reproducen sólo una vez (reproducción big-bang) y mueren (Hanlon & Messenger, 1996; Bello, 2006). Diversas especies se reproducen durante un largo tiempo (*Graneledone pacifica*, *Loligo forbesi*) y ponen en entre dicho qué tan estricta es la semelparidad en el grupo (Hanlon & Messenger, 1996; Rocha & Guerra, 1996; Bello, 2006). A raíz de lo anterior, se intenta unificar el término iteróparo clasificando en éste a todos aquellos cefalópodos que desovan más de una vez (varias puestas), crecen y comen entre una puesta de huevos y otra (*Dosidicus gigas*, *Sepia officinalis* *Octopus chierchiae*). Por su parte, el término semélparo se reserva a aquellas especies que desovan en una sola ocasión y siguen el patrón habitual de la muerte postdesove, lo que es denominado desovador simultáneo terminal, y al cual pertenecen muchos octópodos (*O. vulgaris*, *O. mimus*, *O. cyanea*) (Rocha *et al.*, 2001). En contraste, Boyle & Rodhouse (2005) consideran inapropiado emplear el término iteróparo porque los coleoideos tienen sólo un periodo reproductivo. No hay ningún registro de algún



coleoideo que sufra una regresión cíclica y remaduración de la gónada o que desove en más de una temporada reproductiva (Boyle & Daly, 2000). Cabe señalar que todos ellos (llamados semélparos) presentan glándulas ópticas. En cambio, el único grupo de cefalópodos indiscutiblemente iteróparo (Nautiloidea) carece de ellas (Wells & Wells, 1959; O'Dor & Wells, 1973; Rocha *et al.*, 2001).

### **3. CONTEXTO ECONÓMICO**

Los cefalópodos siempre han sido un producto común en el consumo humano, principalmente en los países asiáticos y del Mediterráneo (Voss, 1985). Tradicionalmente, los calamares neríticos conforman la mayor parte de la captura de cefalópodos en el mundo (Caddy & Rhodhouse, 1998), mientras que los octópodos rondan aproximadamente el 8.8% (Vaz-Pires *et al.*, 2004). La creciente demanda de pulpo en el mercado ha favorecido que se enfoque un mayor esfuerzo al cultivo de este molusco. *O. vulgaris* es la especie cultivada debido a que presenta un ciclo de vida corto (12-18 meses), rápido crecimiento (hasta 13% de peso corporal por día) y altas tasas de conversión de alimento (15 a 43%); factores muy convenientes para la acuicultura (García-García & Aguado-Giménez, 2002; Moxica *et al.*, 2002; Vaz-Pires *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005).

En diversos lugares se desarrolla la captura de pulpo, pero las pesquerías más importantes se encuentran en Marruecos (país que aportó el 35% de la captura mundial en el 2003), Japón, Tailandia, España y México. En la mayoría de las localidades *O. vulgaris* es la especie más importante, seguida por aquellas del género *Eledone* sp. (Roper *et al.*, 1984; Domain *et al.* 2000; Paust, 2000; Vaz-Pires *et al.*, 2004).

La captura de pulpo en México se enfoca primordialmente en *O. maya* seguida por *O. vulgaris* (Wakida *et al.*, 2003), ambos provenientes del Golfo de México y el Caribe mexicano, principalmente de los estados de Veracruz, Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Esta región aporta el mayor volumen de



captura (14,734 t en 2003), superando ampliamente lo obtenido en el Pacífico mexicano (995 t en 2003) (Anónimo, 2004a). Además, genera un total de 15,000 empleos directos así como una derrama económica anual aproximada de 360 millones de pesos (Pérez-Pérez *et al.*, 2006a). La captura se realiza bajo la Norma Oficial Mexicana NOM-008-PESC-1993 (DOF, 1993) que establece el arte de pesca permitido (jimba), una talla mínima de captura de 110 mm de longitud del manto para *O. maya* y *O. vulgaris*, así como una cuota de captura y esfuerzo de pesca específico para cada especie y región (Pérez-Pérez *et al.*, 2006b). La NOM-009-PESC-1993 establece una veda desde el 16 de diciembre hasta el 31 de julio de cada año a fin de proteger el periodo reproductivo de *O. maya* (Pérez Pérez *et al.*, 2006a).

De acuerdo con Roper *et al.* (1995) se reconocen aproximadamente 10 especies de octópodos en el Pacífico mexicano y Golfo de California, de las cuales *O. hubbsorum* y *O. bimaculatus* son de importancia económica (Alejo-Plata & Cerdaneres-Ladrón de Guevara, 2002; López-Uriarte *et al.*, 2005). Hasta el 2004 ambas especies (entre otras) son señaladas en la Carta Nacional Pesquera, en la que se sugiere reforzar los estudios biológicos y pesqueros que permitan complementar la reglamentación de pesca y evitar la captura de individuos juveniles (Anónimo, 2004b). Sin embargo, en el 2006, este documento no considera a ninguna especie de pulpo del Pacífico mexicano (Anónimo, 2006).

Evidentemente en México, el estudio de los cefalópodos se ha enfocado en *O. maya*, *O. vulgaris* (Wakida *et al.*, 2003; Pérez-Pérez *et al.*, 2006b) y *Dosidicus gigas* (Sánchez, 2003) por su importancia económica. Algunos estudios realizados en el Pacífico mexicano están enfocados en *Octopus hubbsorum* en diferentes localidades. Éstos abordan principalmente, aspectos poblacionales (Raymundo, 1995) y pesqueros (técnicas de captura) (González-Rendón *et al.*, 1990), complementados con información de la temporada reproductiva, talla de madurez, entre otros aspectos biológicos (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; Aguilar-Chávez, 1995; Raymundo, 1995; López-Uriarte *et al.*, 2005; Castellanos-Martínez, 2006; López-Uriarte, 2007). En contraste, el esfuerzo ha



sido minúsculo con respecto a *O. bimaculatus* (Hochberg, 1980; Rodríguez-Mata, 1996) y hasta ahora insuficiente.

En el estado de Baja California actualmente existen alrededor de 20 cooperativas que se dedican a la captura de pulpo. De acuerdo con los registros históricos, las localidades más importantes del estado en esta actividad son Ensenada (Jesús María, El Rosario, San Quintín), San Felipe y Bahía de Los Ángeles (CONAPESCA, com.pers.<sup>2</sup>). La captura de pulpo está amparada por un permiso (uno por cooperativa) que de 2004 al 2007 disminuyó de 16 a 7 permisos expedidos (CONAPESCA com.pers.<sup>2</sup>). Durante 2004, la captura de pulpo en el estado de Baja California alcanzó 186 t (en peso vivo) (Anónimo, 2004). Se desconoce la especie sobre la cual incide la captura, ya que ésta se registra sólo como *Octopus* spp. Sin embargo, tomando en cuenta la distribución geográfica (Hochberg & Fields, 1980; Norman, 2002) y las observaciones *in situ*, en Bahía de Los Ángeles *O. bimaculatus* es la especie que predomina en la pesquería ribereña y es muy probable que sea el cefalópodo capturado en el resto del estado.

<sup>2</sup> (CONAPESCA, [www.sisi.org.mx](http://www.sisi.org.mx), Folio: 0000800010908)



### **III. JUSTIFICACIÓN**

*Octopus bimaculatus* es un recurso pesquero importante en Bahía de los Ángeles, B. C. La información biológica de la especie está basada en estudios tradicionales desarrollados en California mientras que en México, el escaso conocimiento de la especie se remite sólo a su taxonomía y generalidades. Hasta ahora, en el país no hay estudios que aborden las distintas facetas biológicas de la especie, situación que limita las pretensiones de establecer los lineamientos pertinentes para el desarrollo adecuado de una pesquería. Por tanto, los estudios enfocados en la biología básica, como en el presente caso, resultan una pieza fundamental para establecer, o bien complementar la administración de un recurso.

### **IV. OBJETIVOS**

#### **OBJETIVO GENERAL**

Generar conocimiento acerca de la biología reproductiva de *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 en Bahía de Los Ángeles, Baja California, México.

#### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. *Determinar la proporción de sexos.*
2. *Describir las fases de desarrollo gonádico de hembras y machos.*
3. *Describir el ciclo reproductivo de la población.*
4. *Establecer la época de reproducción de la población.*
5. *Calcular los índices gonadosomático y de madurez en la población.*
6. *Establecer la relación entre el ciclo reproductivo y la temperatura.*
7. *Establecer la talla y el peso de madurez de la población.*
8. *Efectuar un análisis de frecuencia de tallas de la población.*



## **V. MATERIAL Y MÉTODOS**

### **1. ÁREA DE ESTUDIO**

Bahía de Los Ángeles está situada en la costa noreste de Baja California (28° 55' N, 113° 30' W), rodeada por numerosas islas pequeñas (Barnard & Grady, 1968) frente a la Isla Ángel de la Guarda (Región de las Grandes Islas) (Fig. 7). En su borde Este se encuentra limitada por una pequeña trinchera de 1 a 2 m de profundidad, mientras que los canales que la comunican con el Canal de Ballenas alcanzan hasta 500 m (Barnard & Grady, 1968; Danemann & Peynador, 2004).

La región se caracteriza por la variación extrema de la temperatura superficial del mar que va de 14 °C en invierno a 30 °C o más en los meses de verano (Barnard & Grady, 1968). La salinidad es de 35-35.5 ups (Barnard & Grady, 1968). La concentración de nutrientes suele ser alta en el invierno y baja durante el verano (Pacheco-Ruíz & Zertuche-González, 2002). Sin embargo, en la bahía, constantemente ocurren surgencias debidas a las fuertes corrientes de marea que imperan todo el año (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991). Este evento trae agua proveniente del canal de Ballenas, donde se registran los máximos valores de nutrientes de todo el Golfo (Álvarez-Borrego *et al.*, 1978).

Las playas de arena y grava son comunes en la costa oeste y sur de la bahía mientras que, en las islas son típicos los acantilados y rampas rocosas (Barnard & Grady, 1968; Stapp & Polis, 2003).

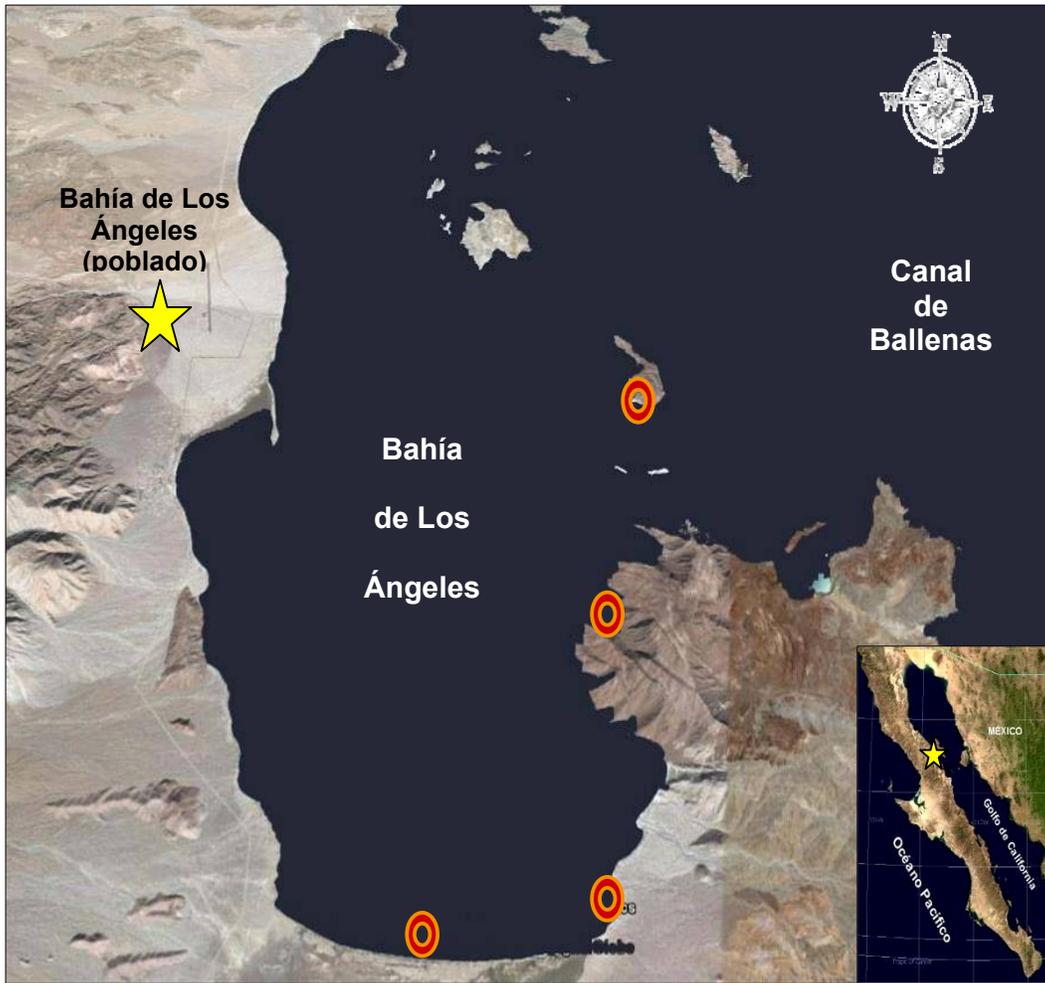


Figura 7. Localización de Bahía de Los Ángeles, B.C. y localidades de muestreo (📍).

## 2. OBTENCIÓN DE MUESTRAS

En el periodo de enero de 2006 a junio de 2007 se realizaron muestreos mensuales en los que se obtuvieron 30 pulpos de la captura comercial de la localidad. Ésta se realiza a lo largo del año por medio de buceo con hooka y gancho, a una profundidad no mayor a los 20 m.

De cada pulpo se midió la longitud total (LT) y la longitud del manto dorsal (LMD) con una cinta métrica ( $\pm 1$  mm de precisión). La LMD es considerada desde el extremo del manto hasta un punto ubicado entre los ojos (Hochberg, 1980) (Fig. 8). Asimismo, se utilizó una balanza granataria ( $\pm 0.1$  g de precisión) para registrar el peso total de cada pulpo, de la glándula digestiva y del sistema reproductor. En machos se pesó el testículo (PT) y el complejo de Needham (PN) (Fig. 2). En hembras, el ovario (POv) y el complejo oviductal (Povd) (glándulas oviductales y oviductos) (Fig. 3). En ambos casos, la gónada (ovario/testículo) fue fijada en formol al 10% durante 48 horas.

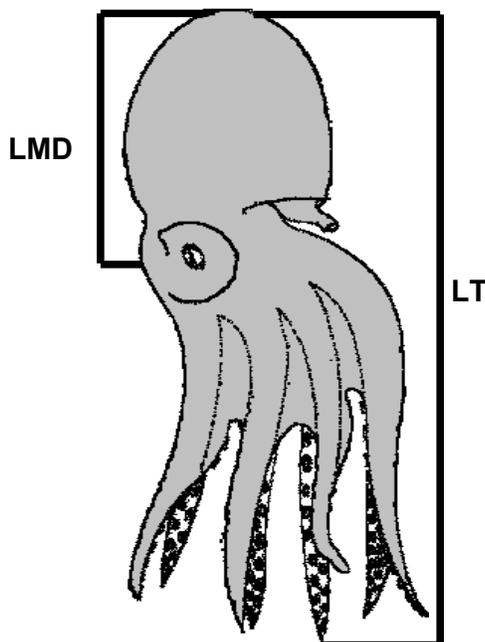


Figura 8. Datos morfométricos registrados de *Octopus bimaculatus* (Tomado de Roper *et al.*, 1995).

### **3. PROPORCIÓN DE SEXOS**

El sexo de cada pulpo fue determinado mediante la observación macroscópica de la gónada y confirmado con la observación microscópica del tejido gonadal. La proporción sexual se determinó dividiendo el número total de hembras entre el número total de machos. Para conocer si esta proporción difiere de 1:1 se aplicó la prueba de  $\chi^2$ .

$$\chi^2 = \frac{\sum (O - E)^2}{E}$$

Donde:

O = proporción de hembras o machos observados

E = proporción de hembras o machos esperada

### **4. ACTIVIDAD REPRODUCTIVA**

La reproducción de los organismos se caracterizó de manera cualitativa mediante el análisis histológico de la gónada. El análisis cuantitativo se realizó mediante un análisis de la variación temporal de índices morfofisiológicos y del diámetro medio mensual de los ovocitos. Adicionalmente, se estableció la talla de madurez en ambos sexos.

#### **4.1 Desarrollo gonádico**

Para describir el desarrollo gonádico, las muestras de gónada se procesaron histológicamente. De cada gónada se obtuvo una muestra de aproximadamente un centímetro de grosor, la cual fue deshidratada en una serie de alcohol etílico de concentración ascendente, transparentado con Hemo De® e incluido en Paraplast Xtra®. Posteriormente, se obtuvieron cortes de 7  $\mu\text{m}$  de grosor mediante un microtomo de rotación. Una vez obtenidos los cortes, éstos fueron teñidos utilizando la técnica hematoxilina-eosina



(Humason, 1979).

El desarrollo gonádico de los organismos se determinó mediante el examen microscópico de los cortes realizados a los tejidos. En éstos, se identificaron y describieron las distintas fases de desarrollo gonádico con base en la escala propuesta por Rodríguez-Rúa *et al.* (2005) para *O. vulgaris*, en la cual se establecen cuatro fases para ambos sexos: I) Inmadurez, II) Desarrollo, III) Madurez, IV) Desove). En hembras, la escala anterior se complementó con la descripción hecha para *O. mimus* (Olivares-Paz *et al.*, 2001). Dicha clasificación se modificó en cinco fases (I) Inmadurez, II) Desarrollo, III) Madurez, IV) Desove, V) Postdesove) para su aplicación en *O. bimaculatus*.

#### **4.2 Ciclo reproductivo y época de reproducción**

El ciclo reproductivo se determinó a partir de la frecuencia relativa mensual de cada fase de desarrollo gonádico. A su vez, la época de reproducción se estableció como el periodo en el que machos y hembras se encuentran en las fases de madurez y desove.

#### **4.3 Diámetro de los ovocitos**

A la caracterización cualitativa de la reproducción se integró la evaluación del crecimiento de los gametos femeninos. Para ello se utilizaron imágenes digitalizadas de los cortes histológicos, en las cuales se midió el área a 100 ovocitos elegidos al azar usando el programa SCAN PRO (Versión 5.0, Systat Software, Inc., Richmon, C.A., Estados Unidos). Para fines de comparación se utilizó el diámetro de los ovocitos, pese a que éstos no se mantienen esféricos durante todo el desarrollo. Tomando como base el área, se calculó el diámetro mediante la fórmula:

$$d = \sqrt{A/\pi}$$

Donde:

A= área

$\pi$  = constante pi



Sólo se consideraron los ovocitos seccionados a través del núcleo (Grant & Tyler, 1983) y de los cuales, se calculó un promedio mensual.

#### **4.4 INDICES MORFOFISIOLÓGICOS**

##### **4.4.1 Índice gonadosomático**

Como una medida de la madurez gonádica se aplicó el índice gonadosomático (IGS) propuesto por Silva *et al.* (2004):

$$IGS = \frac{PG}{PT - PG} \times 100$$

Donde:

PG: peso de la gónada (ovario/testículo)

PT: peso total

##### **4.4.2 Índice de madurez**

El índice de madurez (IM) se basa en la relación entre el peso de la gónada y las estructuras asociadas. Los machos se clasifican en tres fases: I) Inmadurez, II) Madurez, III) Eyacuación (Guerra, 1975). Conforme transcurre el desarrollo gonádico el índice de madurez aumenta gradualmente en machos. En cambio, en hembras disminuye debido a que los ovarios cada vez más pesados dan lugar a valores pequeños. El índice clasifica a las hembras en: I) Inmadurez, II) Desarrollo III) Madurez, IV) Posdesove (Guerra, 1975).

$$\begin{array}{cc} \text{Machos} & \text{Hembras} \\ IM = \frac{PN}{PN + PT} & IM = \frac{Povd}{Pov + Povd} \end{array}$$

Donde:

PT: peso del testículo

PN: peso del complejo de Needham

Pov: peso del ovario

Povd: peso del complejo oviductal



#### **4.4.3 Índice de la glándula digestiva**

Para evaluar la condición de los organismos durante el desarrollo gonádico, se utilizó el índice de la glándula digestiva (IGD) propuesto por Cortez *et al.* (1995):

$$IGD = \frac{(PGD * 100)}{(PT - PGD)}$$

Donde:

PGD= Peso de la glándula digestiva

PT= Peso total del pulpo

### **5. INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA SOBRE EL CICLO REPRODUCTIVO**

La temperatura del agua desde enero de 2006 hasta junio de 2007 se obtuvo de sensores remotos (Pacheco-Ayub & Bautista-Romero). Su influencia sobre la actividad reproductiva se examinó mediante una correlación de rangos de Spearman (Dowdy & Wearden, 1991) entre el promedio mensual del IGS de hembras maduras y en desove, el diámetro de los ovocitos y la temperatura del agua.

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum di^2}{n(n^2 - 1)}$$

Donde:

di= diferencia entre rangos x-y

n= tamaño de muestra

### **6. TALLA Y PESO DE MADUREZ**

La talla y peso de madurez es a partir del cual el 50% de los individuos de la población han alcanzado la madurez sexual. Para determinarlo, se graficó la frecuencia relativa acumulada de individuos maduros por intervalos de 15 mm LMD y 190g de peso total para ambos sexos. Estos datos se ajustaron al



modelo logístico  $y = a/(1+b*\exp(-cx))$  y con base en lo anterior, se calculó la talla y peso para el 50%.

## **7. ANÁLISIS DE FRECUENCIA DE TALLAS**

Los datos de LMD obtenidos en este trabajo se complementaron con datos provenientes de la pesquería que tiene lugar en Bahía de Los Ángeles, B.C. La frecuencia de tallas se agrupó mensualmente en intervalos de 20 mm LMD, con los cuales se realizó un análisis de progresión modal mediante el método Bhattacharya incluido en el programa FiSAT (Gayanillo *et al.*, 1994).

## **8. ANALISIS ESTADÍSTICOS**

La variación de los diferentes índices morfofisiológicos (IGS, IM, IGD), así como el diámetro de los ovocitos, se analizó mediante una prueba de varianza de una vía seguida, cuando ésta fue significativa, por una prueba *a posteriori* para comparación de medias (Tukey). Los datos que no siguieron una distribución normal fueron transformados previamente mediante una transformación angular (Zar, 1974).

$$p' = \arcseno \sqrt{p}$$

Donde:

$p'$  = valor transformado (en radianes)

arcsin= arcoseno del ángulo de interés (entre 1 y -1)

$p$  = valor original



## VI. RESULTADOS

### 1. PROPORCIÓN DE SEXOS Y DISTRIBUCIÓN DE TALLAS

Se obtuvo un total de 446 pulpos, de los cuales 46% fueron hembras (205) y 54% machos (241). El peso total de las hembras es de 130 a 3415g, en promedio 823.2 g (DE=537.40); su talla varió de 54 a 240 mm de LMD, con un promedio de 126 mm de LMD (DE=34.85). En machos el peso total varió de 115 a 2337 g, en promedio 771.3 g (DE=404.8); mientras que la talla abarca entre 58 y 200 mm de LMD, con un promedio de 120.02 mm de LMD (DE=27.54) (Fig. 9).

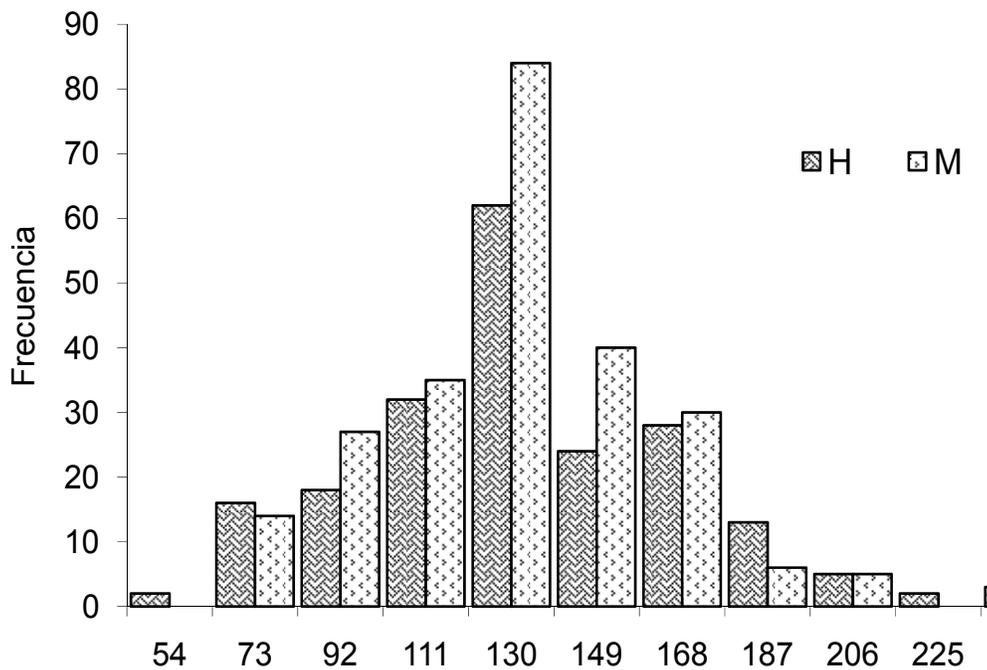


Figura 9. Distribución de frecuencia de tallas de hembras y machos de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C., México.



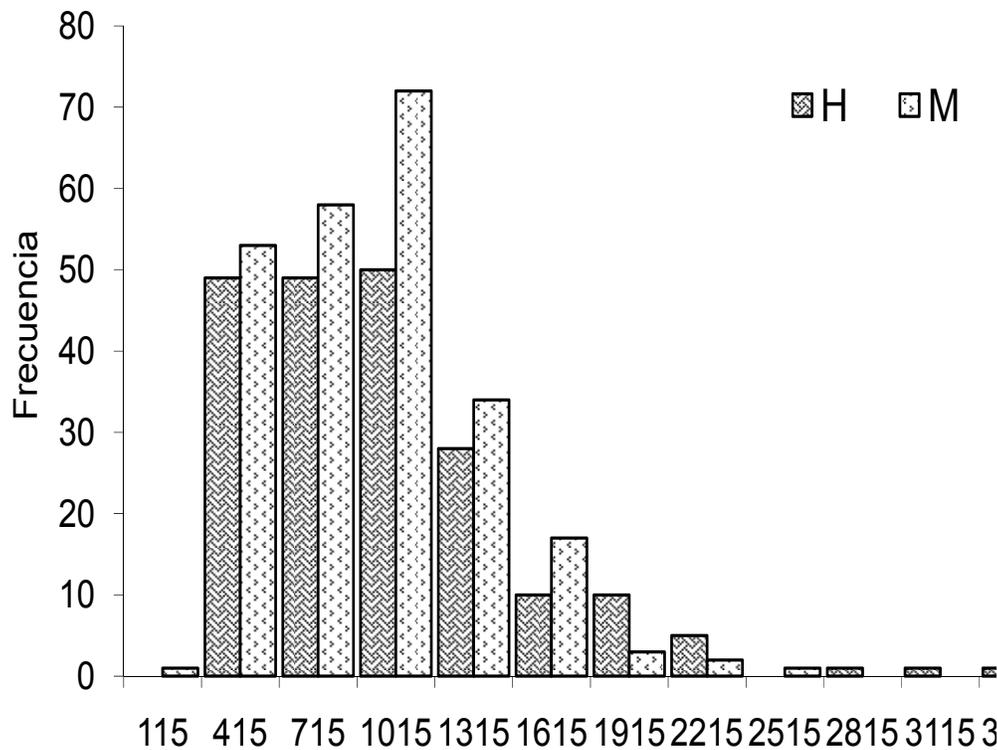


Figura 10.- Distribución de frecuencia del peso total de hembras y machos de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C., México.

La proporción sexual (hembra:macho) por intervalo de talla no fue significativamente diferente de la proporción esperada de 1:1 ( $\chi^2 = 2.90$ ,  $p > 0.05$ ). No obstante, el análisis mensual evidenció una mayor proporción de machos en julio de 2006 (0.44H:1M) ( $\chi^2 = 3.846$   $p < 0.05$ ) (Fig. 10).



Figura 11. Proporción de sexos mensual de *Octopus bimaculatus* durante el periodo de estudio en Bahía de Los Ángeles, B.C., México.

## 2. DESCRIPCIÓN DE LAS FASES DE DESARROLLO GONÁDICO

La maduración paulatina de las células germinales permite caracterizar el desarrollo gonádico en distintas fases. En *O. bimaculatus* el desarrollo gonádico de los machos se clasificó en cuatro fases descritas en la tabla II. En las hembras, el proceso de madurez se describe en cinco fases cuyas características se establecen en la tabla III.

Tabla II. *Características microscópicas de las fases de desarrollo del testículo de Octopus bimaculatus.*

Fase de desarrollo	Peso* testículo	Características histológicas
<i>Inmadurez</i>	0.28g (ES=0.11) (Fig. 11A)	Los túbulos seminíferos no están claramente definidos. Sólo se observan espermatogonias y tejido conjuntivo.
<i>Desarrollo</i>	5.08g (ES=0.58) (Fig. 11B)	Túbulos seminíferos definidos, pequeños. Se observan espermatogonias, numerosos espermatocitos localizados en la pared de los túbulos. También se encuentran espermatidas y espermatozoides.
<i>Madurez</i>	7.7g (ES=0.34) (Fig. 11C)	Túbulos seminíferos largos. Pocas espermatogonias y espermatocitos. Los espermatozoides son abundantes.
<i>Eyacuación</i>	6.8g (ES=0.43) (Fig. 11D)	La luz de los túbulos se observa vacía debido a que los espermatozoides han sido eyaculados y almacenados en espermatóforos. Permanecen algunas espermatogonias y espermatocitos.

\*valor promedio del peso del testículo.



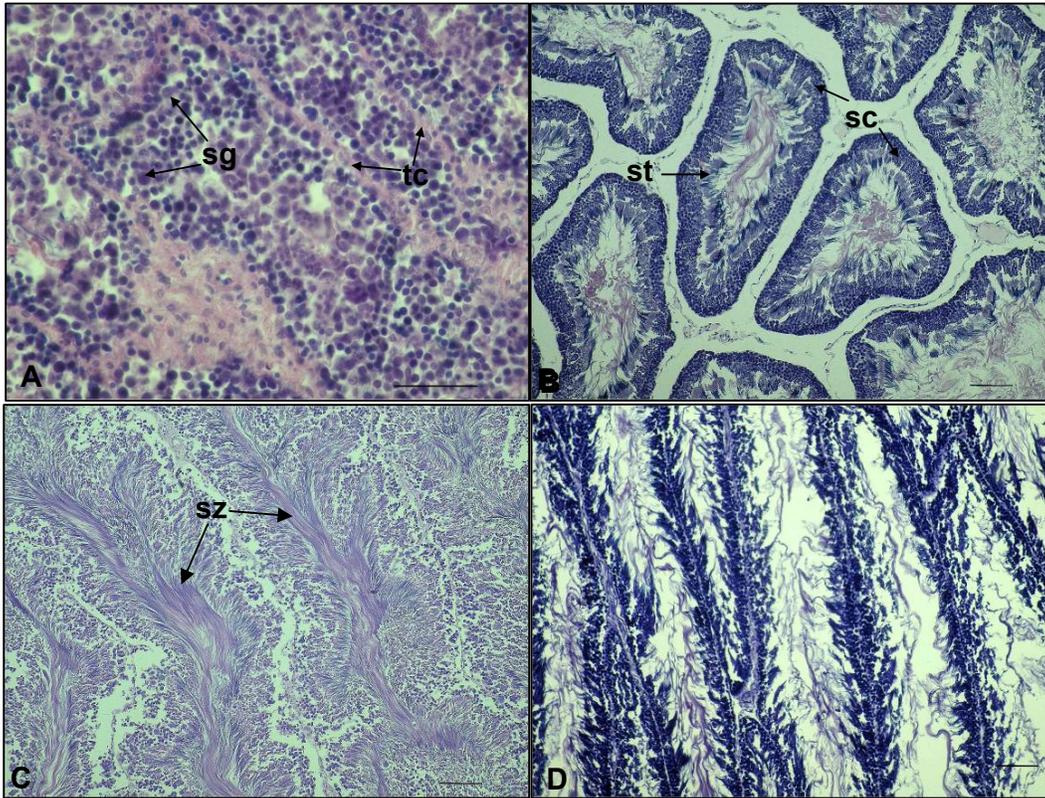


Figura 12. Fotomicrografías del desarrollo del testículo de *Octopus bimaculatus*. **A)** Inmadurez (barra=50 $\mu$ m): **B)** Desarrollo, **C)** Madurez, **D)** Eyaculación (barra=100  $\mu$ m). Espermatidas (st), espermatocitos (sc), espermatogonias (sg), espermatozoides (sz), tejido conjuntivo (tc).

De acuerdo con el tipo de células observadas en el desarrollo gonádico de las hembras, se determinaron cinco fases de desarrollo del ovario de *O. bimaculatus*.

Tabla III. *Características microscópicas de las fases de desarrollo del ovario de Octopus bimaculatus.*

Fase de desarrollo	Peso* ovario	Diámetro ovocitos	Características histológicas
<i>Inmadurez</i>	0.83 g (ES=0.07) (Fig. 13A)	89 $\mu$ m (28-162)	El epitelio germinativo presenta numerosas rosas ovogonias. Además, se observan ovocitos de forma redonda a ovalada rodeados por una o dos capas de células foliculares. El núcleo es esférico y central, o bien se ubica en un extremo de la célula. Ocasionalmente presentan más de un nucleolo (Fig. 14).
<i>Desarrollo</i>	8.72 g (ES= 0.91) (Fig. 13B)	150 $\mu$ m (75-306)	Los ovocitos están rodeados por una capa doble de células foliculares, cuboidal la interna y plana la capa externa. Se incrementa el número de las células foliculares y origina invaginaciones, dando lugar a ovocitos de forma irregular (folículos glandulares). En el citoplasma comienzan a observarse glóbulos de vitelo (Fig. 14).
<i>Madurez</i>	77.47 (ES= 16.8) (Fig. 13C)	448 $\mu$ m (106-1257)	Tiene lugar la depositación de vitelo, y en los ovocitos se observa en distinto grado de acumulación de éste. Esto va acompañado de un incremento en tamaño del ovocito y con el desplazamiento de las invaginaciones del epitelio folicular hacia la periferia. Las células foliculares forman un sincicio que recubre el corion (folículos preovulatorios) (Fig.15).
<i>Desove</i>	67.41 (ES= 23.2)	695 $\mu$ m (315-927)	Se encuentran ovocitos libres u ovulados (sólo recubiertos por el corion) y folículos postovulatorios. También se observan ovocitos de la fase anterior (Fig. 15).
<i>Postdesove</i>	4.3 (ES= 1.2) (Fig. 13D)		Sólo se encuentran folículos postovulatorios (Fig.15).

\*valor promedio del peso del ovario.





Figura 13. Ovario de hembras de *Octopus bimaculatus* en distintas fases de desarrollo. **A)** Inmadurez, **B)** Desarrollo, **C)** Madurez, **D)** Postdesove (Original, Sheila Castellanos).

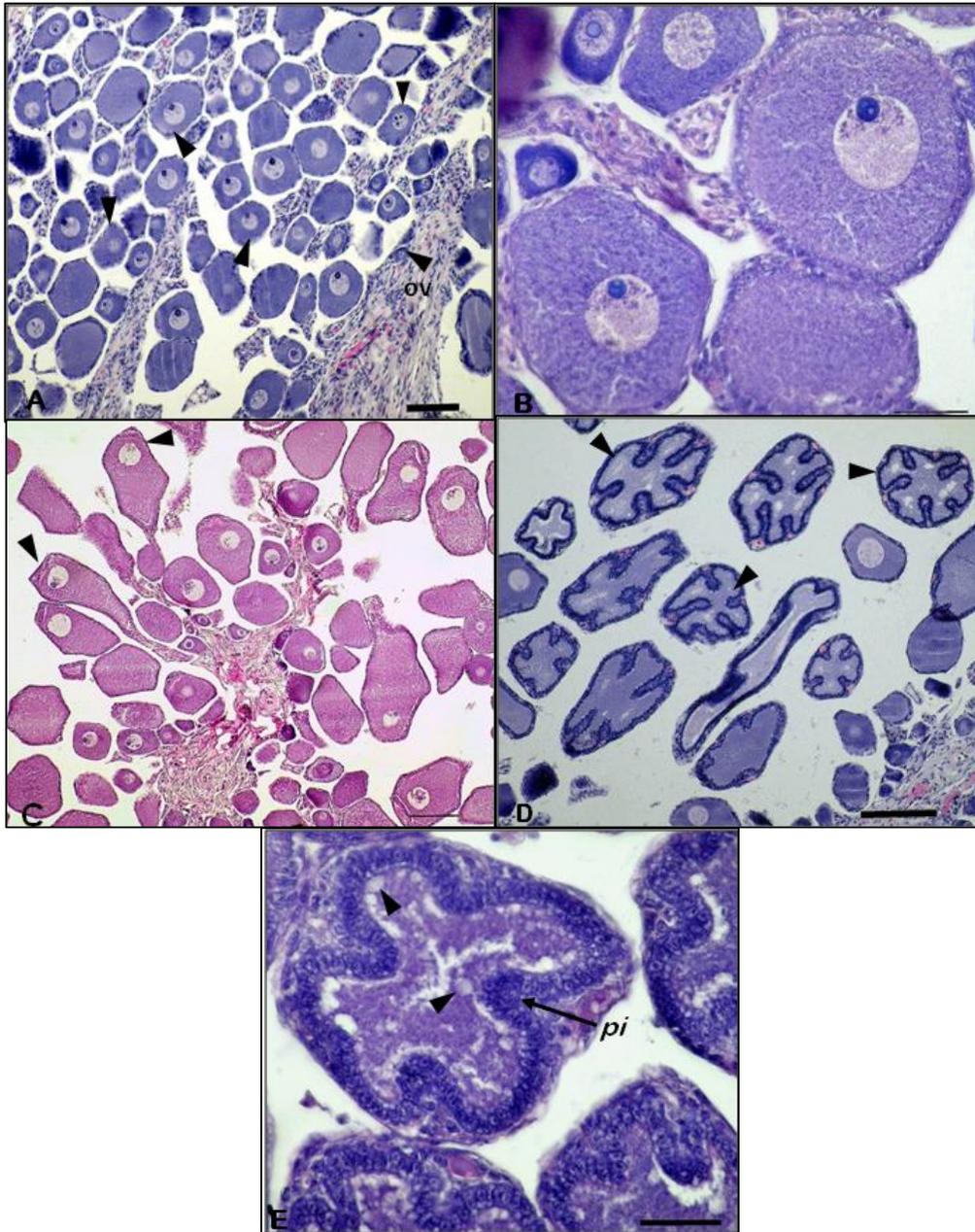


Figura 14. Desarrollo de los ovocitos de *Octopus bimaculatus*. **A)** Inmadurez: ovogonias (ov) y ovocitos con una capa de células foliculares (flechas) (barra=100  $\mu$ m), **B)** Detalle de un ovocito con una capa sencilla de células foliculares (barra= 40  $\mu$ m), **C)** ovocitos con doble capa de células foliculares (flecha), el núcleo migra hacia el polo animal de la célula (barra=100  $\mu$ m); **D)** Desarrollo: ovocitos con invaginaciones profundas (folículos glandulares) (barra=100  $\mu$ m), **E)** Detalle de un folículo glandular. Comienzan a formarse las invaginaciones (pliegues intraepiteliales) (pi) y presentan algunos pequeños glóbulos de vitelo (flechas) (barra=40  $\mu$ m).

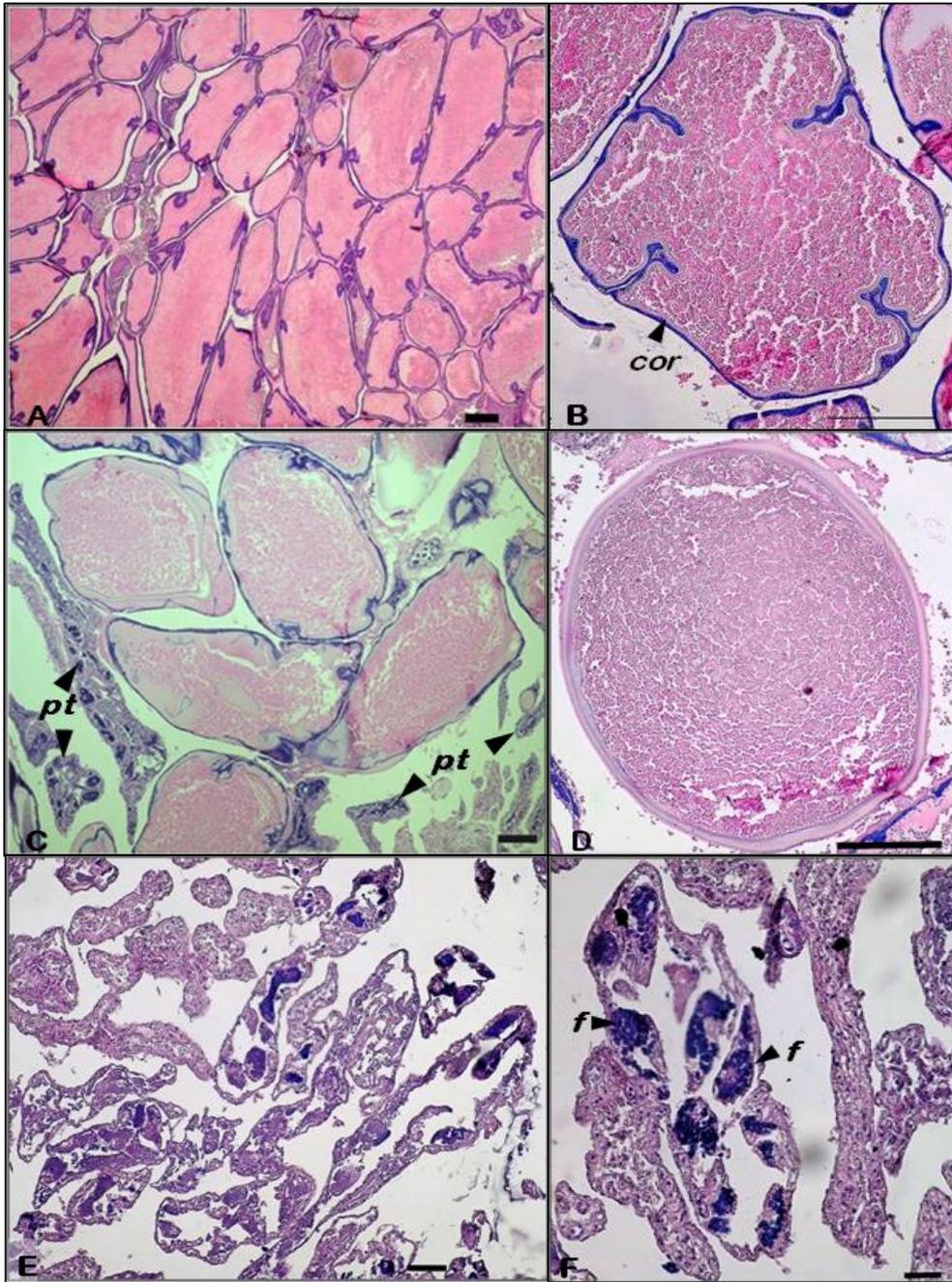


Figura 15. Ovocitos en desarrollo avanzado. **A)** Madurez: ovocitos preovulatorios. Adviértase la incorporación de vitelo y la reducción de los pliegues intraepiteliales (barra=200  $\mu$ m), **B)** Ovocito maduro (preovulatorio). Se distingue el corion (cor) por debajo de las células foliculares (barra=200  $\mu$ m), **C)** Desove: folículos postovulatorios (pt) evidencian el desove (barra= 200  $\mu$ m), **D)** Ovocito libre, recubierto sólo por el corion (barra=200  $\mu$ m); **E)** Postdesove: folículos postovulatorios visibles (barra=100  $\mu$ m), **F)** Folículo postovulatorio con restos de células foliculares (f) (barra=200  $\mu$ m).

### **3 . CICLO REPRODUCTIVO**

De acuerdo con la frecuencia relativa de las fases de desarrollo, en la figura 16 se muestra el ciclo reproductivo de hembras y machos de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C. En enero de 2006 se observa que las hembras inmaduras se encuentran en mayor proporción (91%) y disminuyen durante los meses siguientes hasta desaparecer en junio. A partir de julio nuevamente se encontraron hembras inmaduras cuya proporción aumentó en los meses posteriores (excepto septiembre en el que no se encontró ningún organismo inmaduro), alcanzando un máximo en noviembre (100%). Por su parte, las hembras en desarrollo se presentaron también en enero de 2006 aunque en menor proporción (9%), la cual se incrementó posteriormente desde febrero (65%) hasta julio (62.5%). En adelante, las hembras en desarrollo resurgen en baja proporción hasta el mes de diciembre (8%). El patrón anterior es similar tanto en hembras inmaduras como en desarrollo durante 2007.

Las hembras con gónada madura fueron notorias desde febrero de 2006 (10%), y su proporción aumentó paulatinamente hasta alcanzar un máximo en septiembre (46%). Por su parte, las hembras en desove se registraron en junio y septiembre (18% y 8% respectivamente). Además, en este último mes el 46% de las hembras se encontraron en postdesove y sólo un pequeño porcentaje en octubre. En 2007 se observa un patrón similar. Aunque durante este año, las hembras maduras surgen hasta abril, los desoves se registraron nuevamente en junio al igual que la fase de postdesove.

Por su parte, los machos prevalecieron en fase de madurez y eyaculación en la mayoría de los meses en proporciones variables. Sin embargo, los organismos maduros alcanzaron 91 y 100% en enero y junio 2007 respectivamente, mientras que en octubre el registro de éstos fue nulo. Los individuos en eyaculación son comunes durante gran parte de los meses de estudio, pero la mayor frecuencia de éstos ocurrió en junio (67%), julio (47%) y septiembre (33%) de 2006. Se observan machos en desarrollo gonádico de enero de 2006



a febrero de 2007, excepto en junio y julio de 2006. La mayor proporción de estos individuos se presentó en octubre (87%), donde el resto (13%) lo conforman organismos inmaduros, que también están presentes sólo en agosto y septiembre.

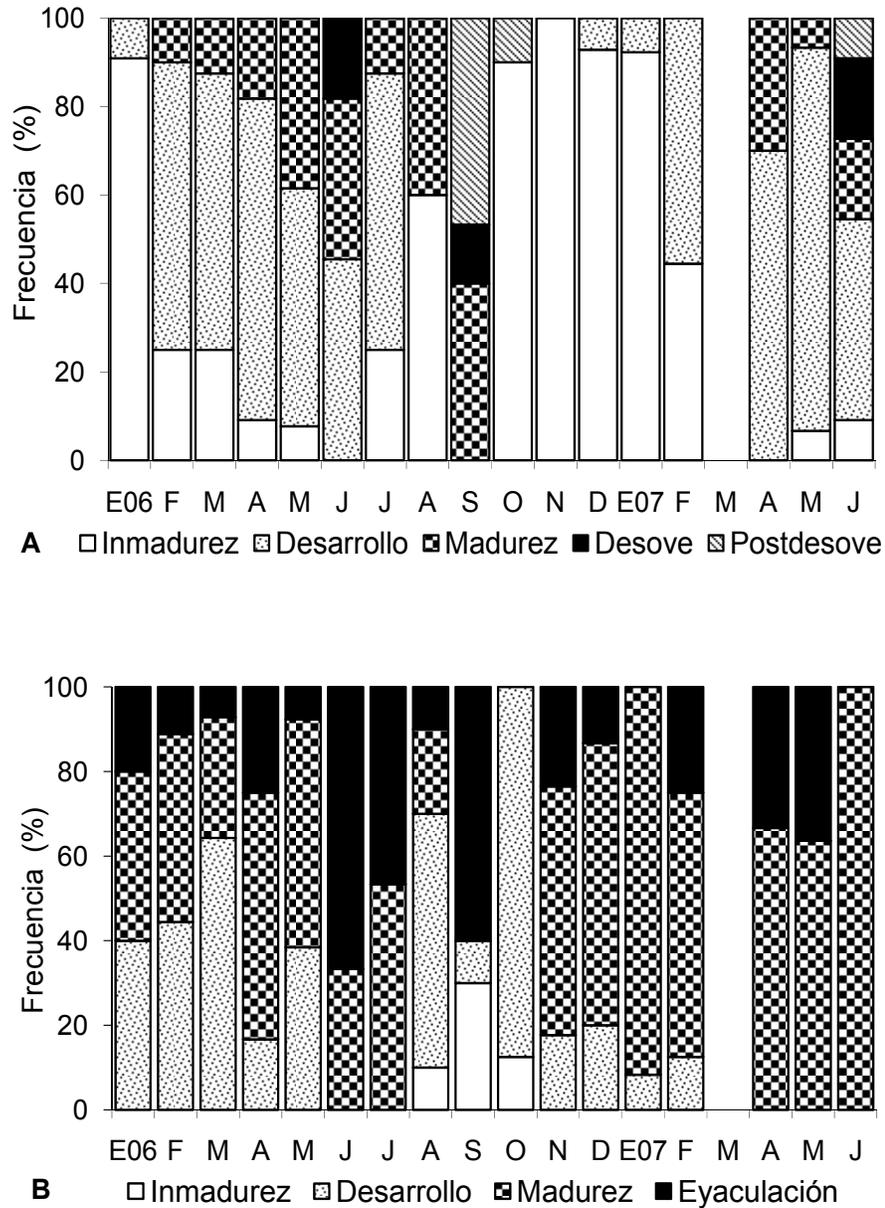


Figura 16. Frecuencia relativa de las fases de desarrollo gonádico en (A) hembras y (B) machos de *Octopus bimaculatus* de Bahía de Los Ángeles, B.C., México.

#### 4. DIÁMETRO DE LOS OVOCITOS

El tamaño de los ovocitos varió a lo largo del estudio (ANOVA,  $P < 0.05$ ) evidenciando claramente el grado de madurez de las hembras, así como los meses de principal actividad reproductiva (Fig. 17). El diámetro promedio de los ovocitos comienza a incrementarse a partir de enero de 2006. Un valor alto se presentó en junio del mismo año (449.3  $\mu\text{m}$ ), así como una disminución significativa durante julio y agosto que antecede a un incremento máximo en septiembre (506.8  $\mu\text{m}$ ,  $P < 0.05$ ). Los valores significativamente más bajos se alcanzaron de octubre de 2006 (64.48  $\mu\text{m}$ ) a enero de 2007 (82.2  $\mu\text{m}$ ). Un nuevo incremento se observa a partir de febrero de 2007, con valores máximos de abril a junio de 2007 (254.2  $\mu\text{m}$  - 242.2  $\mu\text{m}$ ,  $P < 0.05$  respectivamente).

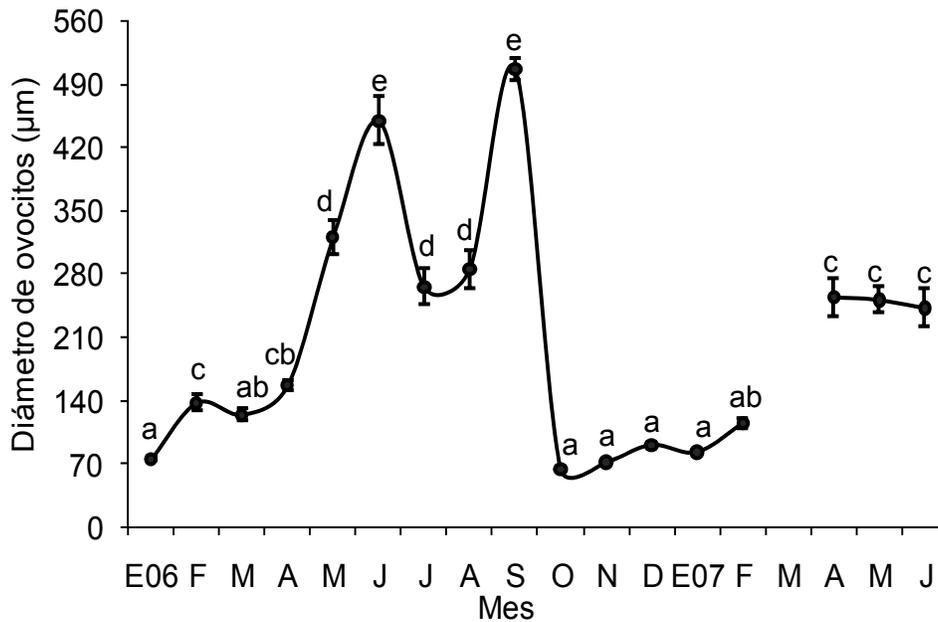


Figura 17. Variación temporal del diámetro promedio de los ovocitos de *Octopus bimaculatus* de Bahía de Los Ángeles, B.C., México. Las letras distintas expresan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Las barras indican el error estándar.

#### 5. ÍNDICES MORFOFISIOLÓGICOS

El patrón de madurez que establece el ciclo reproductivo es sustentado por los índices morfofisiológicos (IGS, IM), mismos que presentaron diferencias significativas (ANOVA,  $P < 0.05$ ) en ambos sexos durante los meses de estudio.



### 5.1. Índice gonadosomático

En hembras, el IGS muestra un leve incremento en febrero de 2006 debido a la presencia de algunos organismos en fase de madurez (Fig. 18). El aumento en el índice es gradual hasta alcanzar los valores más altos en junio (4.6%) y septiembre (5.8%) de 2006, aunque con una disminución significativa durante julio y agosto. De octubre de 2006 a febrero de 2007 los valores son significativamente bajos (0.13-0.36%). En 2007 nuevamente se evidencian dos picos importantes sin embargo, el primero de ellos se presenta en abril (4.7%), mientras que el segundo aparece en junio (4.3%).

En cuanto a los machos, se observan variaciones que hacen notar la constante presencia de organismos maduros y en eyaculación en el transcurso del estudio (Fig. 18). La disminución abrupta que se observa de agosto a octubre resalta la alta frecuencia de pulpos en los que el desarrollo del testículo aún no se ha completado, al mismo tiempo que se evidencia en septiembre la gran cantidad de machos en eyaculación y la presencia de individuos inmaduros en estos meses.

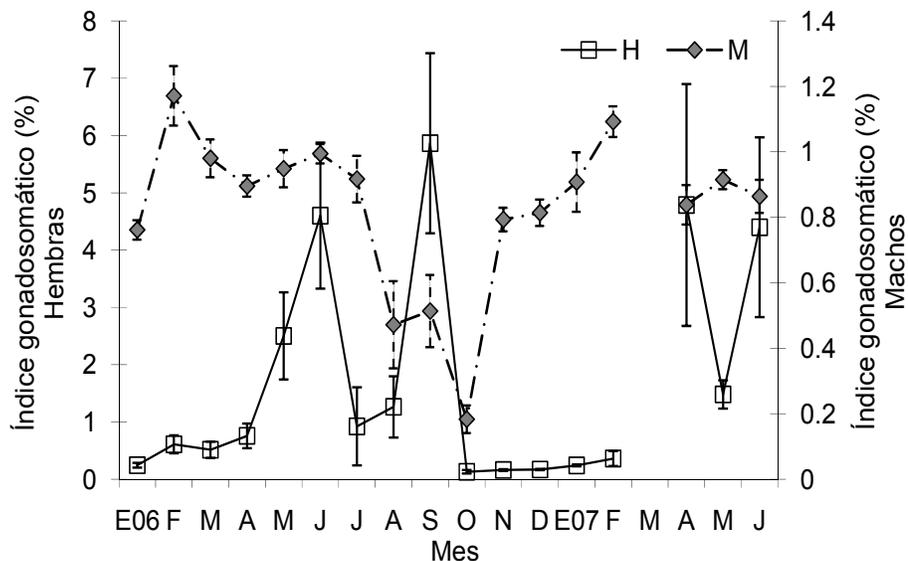


Figura 18. Variación mensual del índice gonadosomático de hembras y machos de *Octopus bimaculatus* de Bahía de Los Ángeles, B. C., México. Las barras indican el error estándar.

## 5.2. Índice de madurez

En la figura 19 se muestra la variación del IM, tanto de hembras como de machos. Cabe recordar que dicho índice es inverso sólo en hembras. Los valores bajos indican organismos en fase de madurez y predesove. Con base en lo anterior, se observa que los valores del IM de hembras disminuyen significativamente ( $P < 0.05$ ) en febrero (0.15), junio (0.04) y septiembre (0.10) de 2006; y de abril a junio de 2007, manteniéndose en concordancia con el IGS al mostrar una correlación inversa significativa ( $r = -0.707$ ,  $P < 0.05$ ) entre ambas variables. El resto de las hembras son consideradas por el índice como inmaduras.

En machos, el IM se mantuvo con valores altos a lo largo del periodo de estudio, aunque con algunas variaciones. No obstante, se evidencia un pico máximo durante septiembre y octubre (0.53-0.52), así como una disminución importante en noviembre (0.27). La correlación entre el IM y el IGS ( $r = -0.55$ ,  $P < 0.05$ ) fue significativa. En algunos meses se observan disminuciones que pueden deberse a la evacuación de espermátóforos y por lo tanto, muestran que los machos presentan actividad reproductiva todo el año.

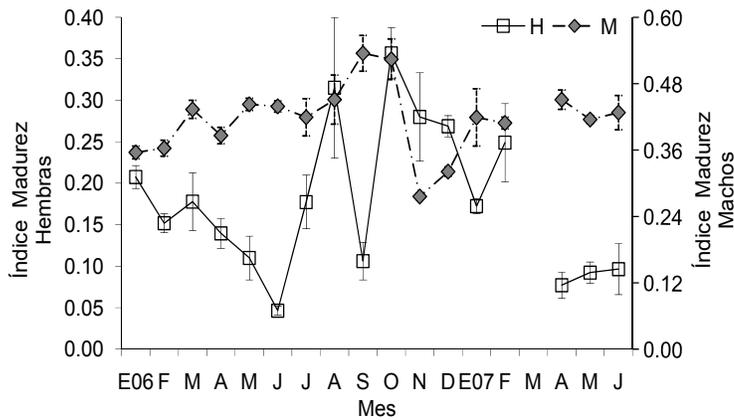


Figura 19. Variación del índice de madurez de hembras y machos de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C., México. Las barras indican el error estándar.



### 5.3. Índice de la glándula digestiva

El índice de la glándula digestiva varió, en ambos sexos, durante todo el periodo de estudio, aunque sin mostrar un patrón específico. En hembras, el valor más alto se encontró en junio de 2006 (6.61%) y el más bajo en enero de 2007 (3.54%). En machos, fue en octubre 2006 donde se registró el valor más alto (5.73%) y en septiembre el valor más bajo (2.70%) (Fig. 20). El IGD presentó una correlación significativa con el IM tanto en machos ( $r=-0.352$ ,  $P<0.05$ ) como en hembras ( $r=-0.147$ ,  $P<0.05$ ).

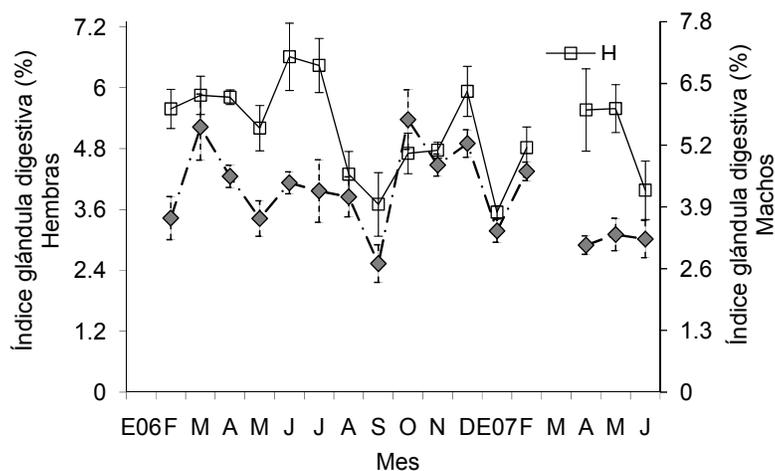


Figura 20. Variación mensual del índice de la glándula digestiva de hembras y machos de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C., México. Las barras indican el error estándar.

Por otro lado, el análisis del IGD por fase de madurez gonádica evidenció que la condición de los machos disminuye significativamente (ANOVA,  $P<0.05$ ) durante la fase de eyaculación (Fig. 21A). En el caso de las hembras, el peso de la glándula alcanza su valor máximo en la fase de madurez. Durante el desove y hasta el postdesove, el IGD disminuye notoriamente (Fig. 21B).

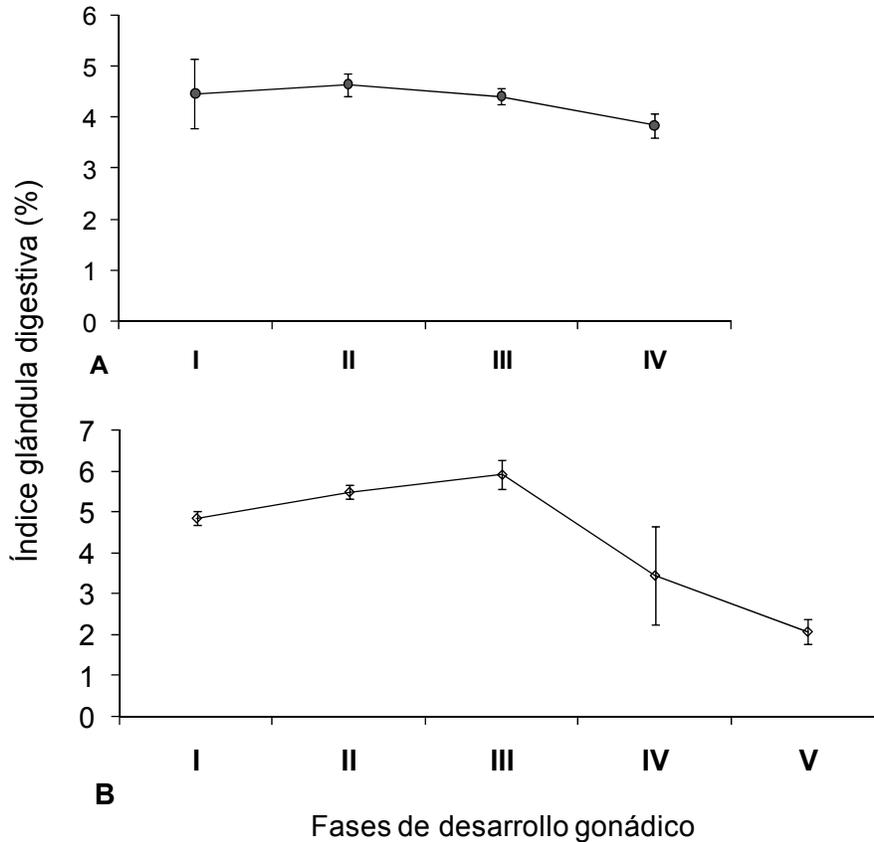


Figura 21. Variación del índice de la glándula digestiva de (A) machos y (B) hembras de acuerdo con la fase de desarrollo gonádico (I: inmadurez, II: desarrollo, III: madurez, IV: eyaculación/desove, V: postdesove). Las barras indican el error estándar.

## 6. RELACIÓN DEL CICLO REPRODUCTIVO CON LA TEMPERATURA

En Bahía de Los Ángeles, la variación en la temperatura suele ser drástica. Los meses más fríos son de enero a marzo mientras que, la máxima temperatura (30 °C) se registra desde julio hasta septiembre. Se observa que la frecuencia de hembras maduras y en desove (IGS entre 0.98% y 22.3%, DE= 5.2) se incrementa conforme lo hace la temperatura ( $r = 0.48$   $P = 0.04$ ), esto es, a partir de abril (Fig. 22A). Lo anterior se corresponde con el aumento significativo en la talla de los ovocitos ( $r = 0.48$ ,  $P < 0.05$ ) (Fig. 22B) y en conjunto, sitúan la temporada reproductiva durante los meses cálidos.

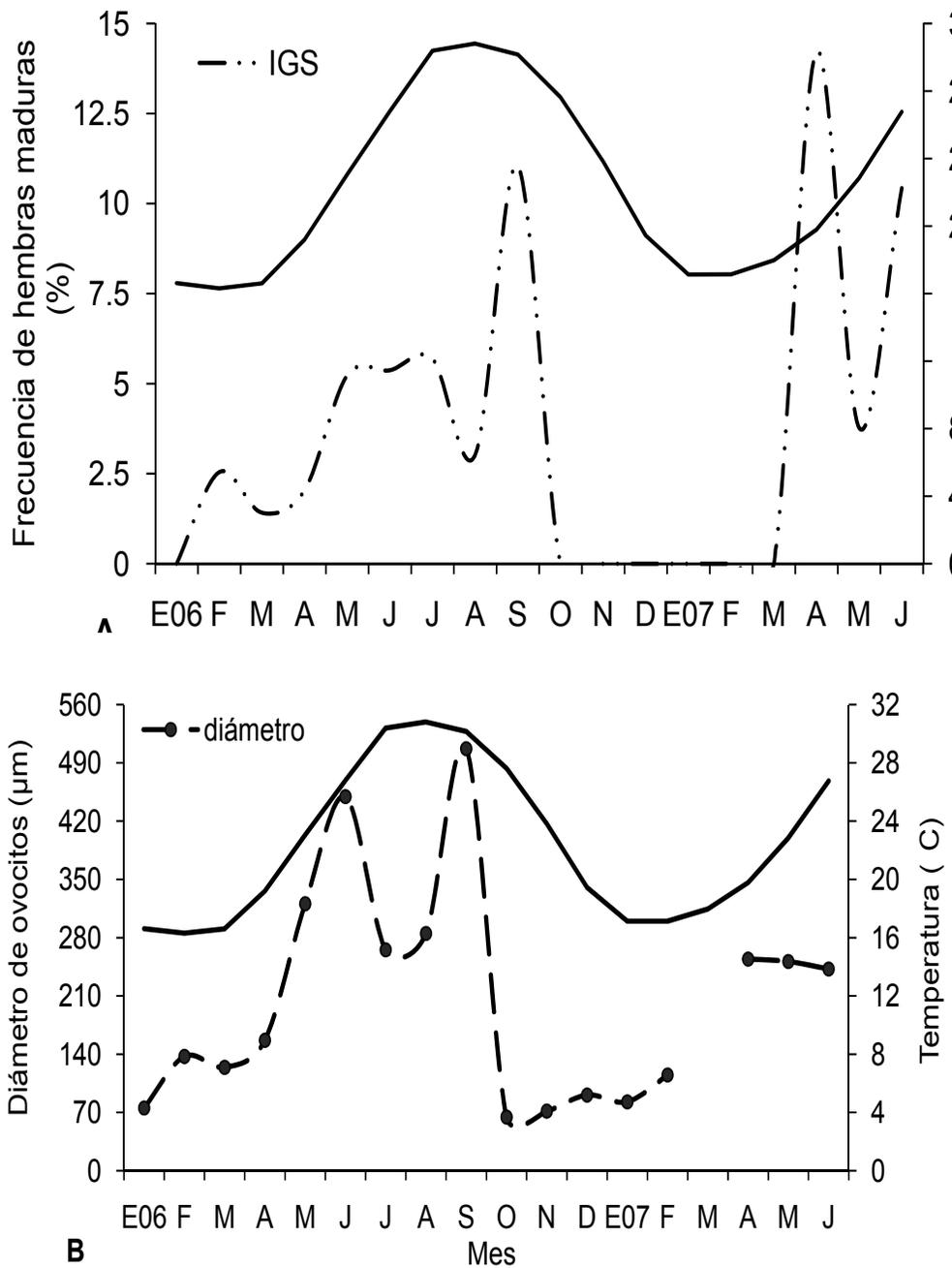


Figura 22. Relación de la temperatura con la reproducción de hembras de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C., México, A: con la frecuencia de hembras maduras y en desove, B: con el diámetro medio de los ovocitos.



## 7. TALLA Y PESO DE MADUREZ

El intervalo de talla en las hembras maduras fue de 90 a 240 mm de LMD, en promedio 145.7 mm de LMD (DE= 27.73), mientras que en los machos varió de 58 a 200 mm de LMD con un promedio de 123.5 mm de LMD (DE= 26.7). Con base en la frecuencia relativa acumulada, la talla de madurez de los machos es de 124.5 mm de LMD y un peso de 757 g (Fig. 23 y 24). Las hembras son sexualmente maduras cuando alcanzan 143.5 mm de LMD y un peso de 1029 g (Fig. 23 y 24). Sin embargo, se encontraron machos y hembras maduros desde 175 g y 255 g respectivamente.

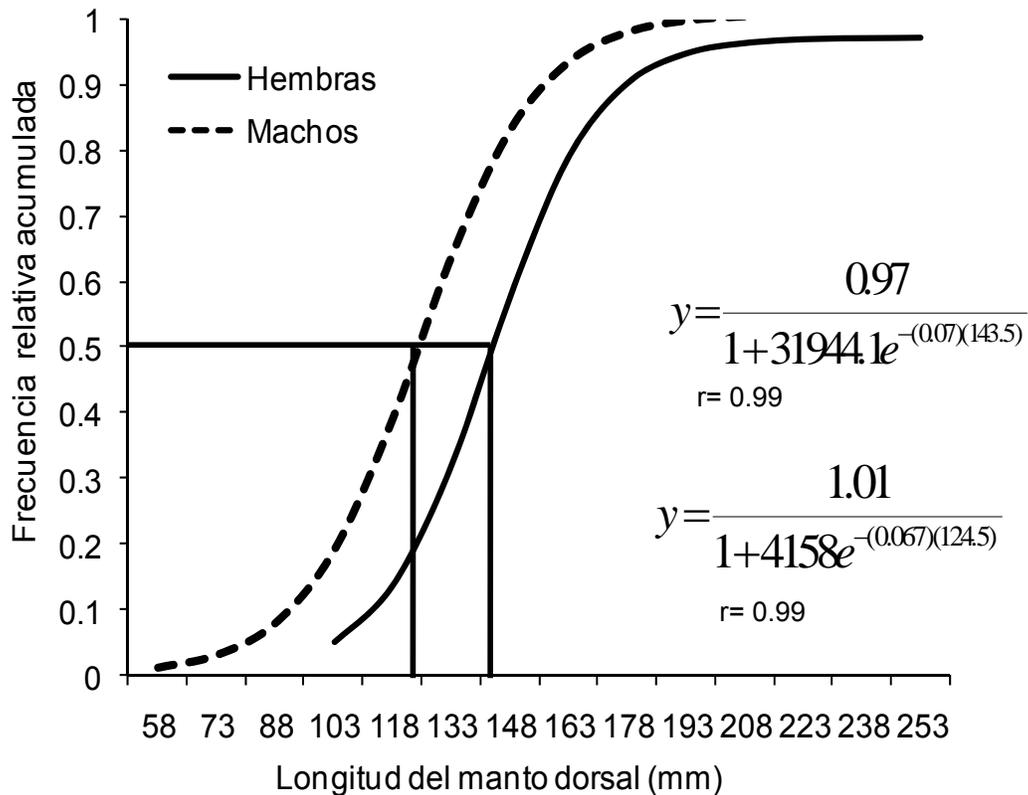


Figura 23. Talla de madurez estimada en machos y hembras de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C., México.

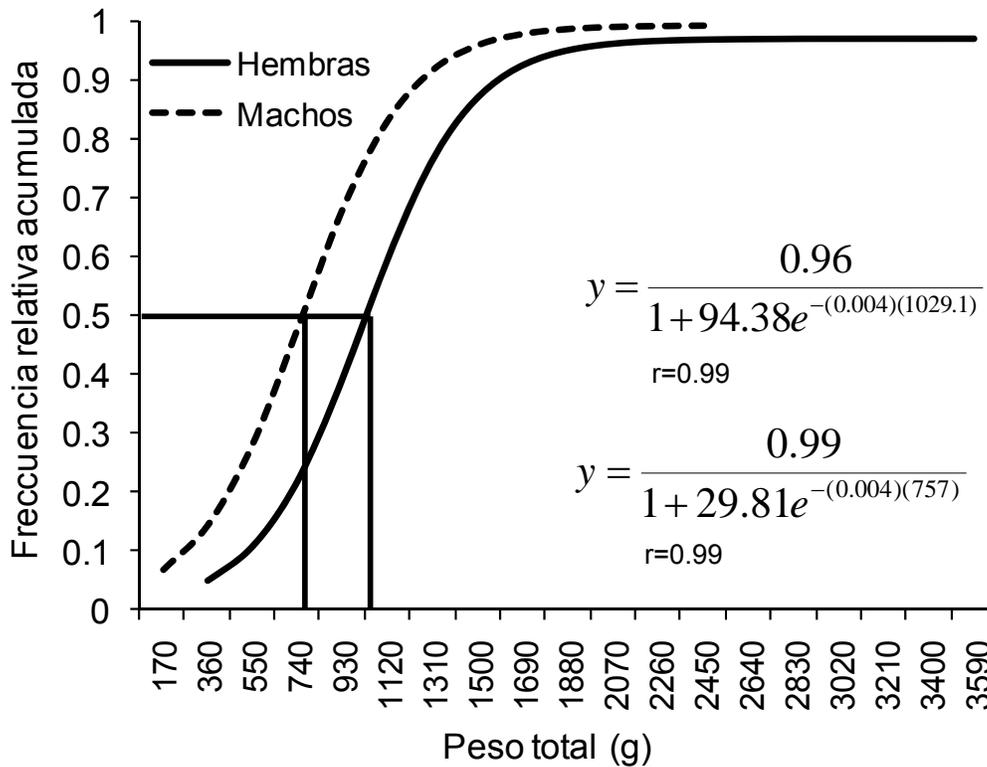


Figura 24. Peso total de madurez estimado en machos y hembras de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C., México.

## 8. ANÁLISIS DE PROGRESIÓN MODAL

El análisis de frecuencia de tallas se realizó con datos provenientes de 1037 pulpos obtenidos de la pesca comercial de la misma localidad. La longitud promedio mensual del manto de *O. bimaculatus* (machos y hembras) típicamente se mantiene por encima de 100 mm. La talla promedio más grande registrada corresponde al mes de mayo de 2006 (166.3 mm) mientras que, la LMD más pequeña se encontró en noviembre (69.8 mm), seguida por el mes de octubre (85.6 mm). Los pulpos más pequeños registrados preceden al pico reproductivo de septiembre en tanto que, los pulpos de mayor tamaño predominan en los meses que anteceden a la actividad reproductiva de junio (Fig. 16A). En la tabla IV se observa la longitud promedio del manto de las modas identificadas en cada mes de acuerdo con el método Bhattacharya. Sólo en agosto y septiembre se identifican dos modas que aluden a la existencia de dos cohortes (Fig. 25).



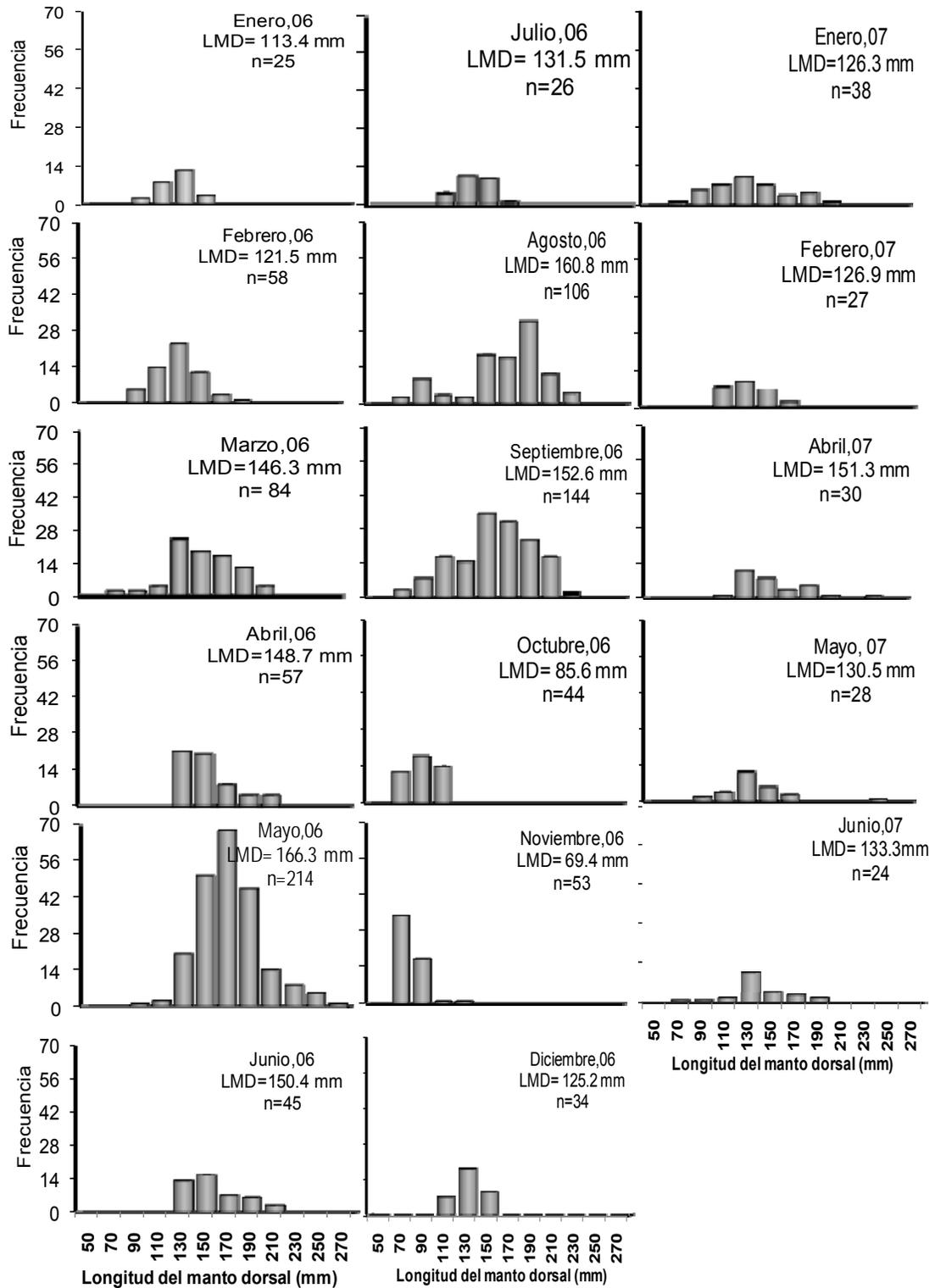


Figura 25. Distribución de frecuencia de tallas mensual de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C., México. LMD indica la talla promedio de los pulpos capturados en cada mes.



Tabla IV. Grupos modales mensuales obtenidos por el método Bhattacharya para machos y hembras de *O. bimaculatus*.

<b>Mes</b>	<b>No. grupos modales</b>	<b>LMD promedio (mm)</b>	<b>DE</b>
Ene06	1	121.95	16.99
Feb06	1	126.96	21.83
Mar06	1	160.00	26.05
Abr06	1	125.69	35.24
May06	1	169.41	21.99
Jun06	1	133.88	44.39
Jul06	1	134.42	15.54
Ago06	2	100.00	23.16
		188.32	23.44
Sep06	2	118.72	24.02
		170.98	21.49
Oct06	1	92.35	24.68
Nov06	1	73.52	13.67
Dic06	1	131.53	15.63
Ene07	1	127.84	26.71
Feb07	1	127.48	23.28
Abr07	1	160.00	23.59
May07	1	132.26	14.94
Jun07	1	146.62	30.90

## VII. DISCUSIÓN

No hay duda del importante rol ecológico que los cefalópodos ocupan en el medio marino (Hedd & Gales, 2001; Velasco & Sanchez, 2001; Markaida & Hochberg, 2005) y tampoco acerca de su importancia económica. En muchas localidades aún son un recurso potencial y en otras, incluso han sustituido a los peces en importancia (Guerra, 1992; Caddy & Rodhouse, 1998; Balguerías *et al.*, 2000; Piatkowski *et al.*, 2001). Por tanto, las características que enmarcan el ciclo de vida de los cefalópodos son valiosas para interpretar su ecología, así como imprescindibles para estructurar estrategias adecuadas para su extracción (Boyle & Rodhouse, 2005).

En este estudio, la proporción sexual hembra/macho por intervalo de talla no muestra diferencia alguna de la proporción 1:1, al igual que lo registrado para *O. salutii* en el Mediterráneo (Quetglas *et al.*, 2005), *O. vulgaris* en Sudáfrica (Oosthuizen & Smale, 2003) y Andalucía (Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005). No obstante, el análisis mensual mostró que en julio de 2006 existió diferencia significativa en favor de los machos ( $\chi^2 = 3.846$ ,  $P < 0.05$ ). Se asume que la proporción sexual en todos los octópodos es 1:1 y cualquier resultado distinto es sólo reflejo del método de muestreo (Wells & Wells, 1977). En algunas investigaciones se registra una mayor proporción de machos durante la temporada reproductiva, lo cual se debe a que las hembras han comenzado a desovar o se preparan para ello y por lo tanto, permanecen en sus refugios sin ser capturadas. En cambio, los machos andan en busca de hembras para aparearse, por lo que quedan expuestos a las artes de pesca (Hernández-García *et al.*, 2002). Sin embargo, la predominancia de machos durante el mes de julio en Bahía de Los Ángeles, B. C. no puede atribuirse al arte de pesca puesto que el gancho no es selectivo; pero podría deberse a migraciones como sucede en algunas especies de pulpos. Al respecto, Mangold (1983b) indica que durante la temporada invierno-primavera, en el mar Catalán, usualmente predominan machos de *Eledone moschata*, la mayoría maduros, los cuales después desaparecen. Por su parte, Smale & Buchan (1981) encontraron mayor proporción de hembras de *O. vulgaris* en Sudáfrica y proponen que



éstas migran a la costa sólo para alimentarse. Después, regresan hacia aguas profundas para desovar, lo cual favorece que ocurra una mayor proporción de machos en la costa. Estudios realizados en el Mediterráneo y zonas aledañas (Silva *et al.*, 2004; Carvalho & Sousa, 2003; Idrissi *et al.*, 2006; Fernández-Rueda & García-Flórez, 2007) también registran una mayor proporción de hembras, aunque se atribuye que éstas migran hacia la costa buscando sitios adecuados (zonas rocosas) para desovar (Quetglas *et al.*, 1998; Hernández-López, 2000) en los que además, la temperatura favorezca el desarrollo embrionario (Ambrose, 1988).

Hasta ahora, no hay pruebas de que *O. bimaculatus* realice migraciones de, o hacia la costa (Ambrose, 1997) que pudieran influir en la proporción sexual por lo tanto, dicha hipótesis no es aplicable en Bahía de Los Ángeles. Pero, suponiendo que el desarrollo embrionario de *O. bimaculatus* en esta localidad durara un mes, entonces, las hembras que desovaron en junio muy posiblemente ya habrían muerto. Esto conduce a pensar que la diferencia en la proporción de sexos mensual de machos y hembras de Bahía de Los Ángeles es resultado de la muerte postdesove. Si bien es cierto que esta última fase no se encontró durante julio y agosto, es preciso tomar en cuenta que las hembras dejan de alimentarse poco antes del desove y hasta la eclosión (Mangold, 1987). Para entonces, ya no tienen fuerza para moverse y quedan vulnerables a los depredadores, que comúnmente son morenas (*Gymnothorax mordax*) (Ambrose, 1988).

La examinación microscópica de la gónada permite determinar la madurez sexual de los organismos con mayor certeza (Grubert & Wadley, 2000). En los cefalópodos la ovogénesis está regida por la dinámica de las células foliculares, que forman pliegues hacia el interior del ovocito (Ould, 2001) y participan en la síntesis del vitelo (O'Dor & Wells, 1973). El desarrollo gonádico en hembras y machos de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles no difiere del proceso descrito en otros pulpos como *O. mimus* (Olivares-Paz *et al.*, 2001) y *O. vulgaris* (Ould, 2001, Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Idrissi *et al.*, 2006).



En este estudio se observó que la vitelogénesis no inició de manera simultánea en todas las células gaméticas (ya que se encontraron ovocitos con distinto grado de acumulación de vitelo) y en consecuencia, el tamaño de éstas fue muy variado (Fig. 17) durante casi todo el proceso de maduración. Olivares-Paz, *et al.* (2001) indican que la vitelogénesis también es asincrónica en *O. mimus*. De acuerdo con los autores, esto permite a los organismos desovar durante varios días (hasta 20 días), al igual que en *O. bimaculatus* (aunque se desconoce el tiempo exacto que dura el desove) (Ambrose, 1981), lo cual sugiere que el desarrollo de los ovocitos no es simultáneo como lo establecen Rocha *et al.* (2001) para algunas especies de pulpo (*O. cyanea*, *Vitreledonella* sp.). Al sur de Marruecos, Idrissi *et al.* (2006) demuestran que las hembras en postdesove de *O. vulgaris*, mantienen gametos residuales en distintas fases de desarrollo. Por lo tanto, sostienen que los ovocitos no se desarrollan de manera sincrónica. Sin embargo, Ould (2001) menciona que los ovocitos más avanzados detienen su desarrollo mientras el resto continúa creciendo. Razón por la cual, en la fase de madurez, todos los ovocitos (folículos preovulatorios) de *O. bimaculatus* se observan totalmente llenos de vitelo y con el corion bien definido (Tabla III, Fig. 13F). Por lo tanto, siguiendo la clasificación de Rocha *et al.* (2001), el patrón de ovulación en *O. bimaculatus* es sincrónico (todos los ovocitos se desarrollan más o menos al mismo tiempo). Además, el patrón de ovulación es acompañado por un desove tipo simultáneo terminal, que concluye con la muerte de la hembra (Rocha *et al.*, 2001) tal como en *O. cyanea* (Van Heukelem, 1983), *O. vulgaris* (Mangold, 1983; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Idrissi *et al.*, 2006; Otero *et al.*, 2007), *O. mimus* (Olivares-Paz *et al.*, 2001) y en las hembras de *O. bimaculatus* (en Isla Sta. Catalina, California) (Ambrose, 1988).

La maduración en los machos es centrípeta e implica dos procesos: 1) la producción de espermatozoides, y 2) la formación y acumulación de espermátóforos en el saco espermatófórico (saco de Needham) (Pérez & Haimovici, 1991). Una vez que los organismos adquieren la madurez sexual se pueden observar desde espermatogonias hasta espermatozoides (Ould, 2001). En el presente estudio, y con base en la escala de madurez empleada, los



machos en desarrollo ya presentaban algunos espermatozoides (Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005). Olivarez-Paz *et al.* (2003) encuentran machos de *O. mimus* que miden entre 68 y 103 mm de LMD que ya presentan espermatozoides, y los denominan machos maduros jóvenes. En este estudio se encontraron, de agosto a noviembre, machos de *O. bimaculatus* de tallas similares por lo que, probablemente también se trate de pulpos jóvenes (Olivarez-Paz *et al.*, 2003) que ya están produciendo gametos. De ahí que presentan algunos espermátóforos en el saco de Needham.

La eyaculación y la acumulación de espermátóforos se evidencia en el IM que, en este estudio alcanza el valor máximo en septiembre. Como en otras poblaciones de pulpo (Guerra, 1975; Smale & Buchan, 1981; Boyle & Knobloch, 1984, Hernández-López, 2000; Carvalho & Sousa, 2003; Idrissi *et al.*, 2006), predominaron machos maduros de *O. bimaculatus* durante todos los meses de estudio. Sin embargo, de junio a septiembre se observaron (*in situ*) espermátóforos en el ducto excurrente (también llamado pene) con mayor frecuencia. Lo anterior se corresponde con una gran proporción de machos en eyaculación (Fig. 16B) (durante los mismos meses) y coincide con el periodo reproductivo de las hembras (Fig. 16A) a lo cual, Oosthuizen & Smale (2003), indican que en *O. vulgaris* (Sudáfrica), los machos fecundan a hembras maduras para así aumentar su éxito reproductivo. Por otra parte, el incremento del IM en octubre sugiere que los organismos cuentan con varios espermátóforos almacenados. Esto podría indicar que tuvieron poca o nula actividad sexual, ya que tampoco se observaron espermátóforos en el ducto excurrente.

Considerando que los pulpos, en contraste con calamares, son organismos solitarios que no se reúnen en sitios específicos para reproducirse (Hanlon & Messenger, 1996), la presencia permanente de machos maduros les confiere la ventaja de aparearse con distintas hembras según la disponibilidad de éstas. En cambio, si los machos presentaran una temporada reproductiva no podrían inseminar a las hembras que encontraran fuera de esta temporada (Grubert & Wadley, 2000). Por su parte las hembras, no requieren esperar



hasta alcanzar la madurez sexual, ya que el apareamiento usualmente ocurre cuando aún son inmaduras, debido a que tienen la capacidad de almacenar los espermatozoides de diferentes machos. Mientras tanto, continúan creciendo y en el momento fisiológicamente apropiado se preparan para desovar (Joll, 1976). En 2007, dos hembras inmaduras de *O. bimaculatus* recolectadas en enero, al igual que dos hembras maduras en junio mostraron evidencia de lo anterior (Fig. 26). No se observaron apareamientos directamente pero, si se considera que éste ocurrió en enero de 2007 y que las hembras maduras se presentan en abril (tal vez marzo), entonces *O. bimaculatus* podría mantener los espermatozoides por lo menos durante tres o cuatro meses. Similar a los 100 días que se proponen para *O. briareus* (Hanlon, 1983) o 114 días para *O. maya* (Van Heukelem, 1983b).

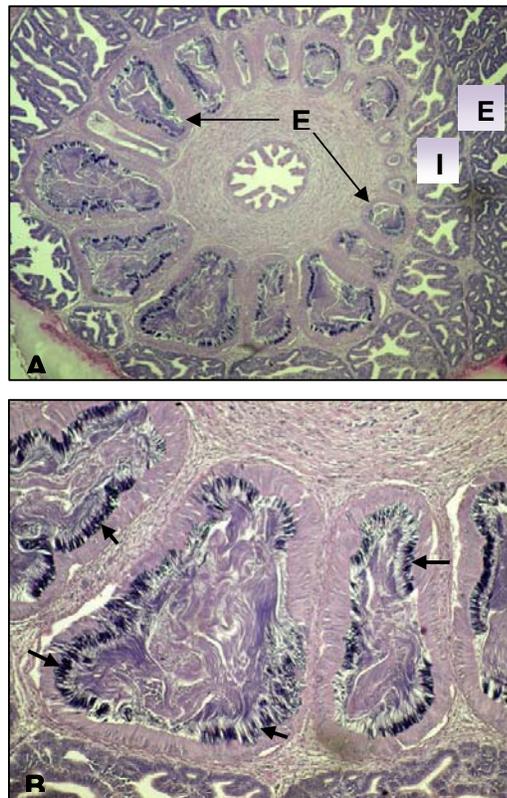


Figura 25.- Espermatozoides almacenados en la glándula oviductal de una hembra inmadura. **A)** Corte transversal de una glándula oviductal (4x), **B)** Detalle de algunas espermatecas (10x). Las flechas señalan la cabeza de los espermatozoides, el flagelo se distingue en la luz de cada espermateca. Espermateca (EP), región interna (I), (E) región externa (ambas con respecto a la luz del oviducto).

El fotoperiodo y la temperatura son dos factores exógenos que influyen notablemente en la reproducción de los organismos. El efecto de los factores exógenos deriva en la estacionalidad del evento reproductivo que usualmente se percibe en latitudes altas y templadas (Sumpter, 1990).

El Golfo de California es considerado un área subtropical (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991), pero Bahía de Los Ángeles, B. C. muestra características distintas a otras bahías del golfo debido a la influencia de las mareas (Canino-Herrera *et al.*, 1990) y se caracteriza por la variación extrema de la temperatura de invierno a verano (Barnard & Grady, 1968). La correlación significativa de la temperatura con la frecuencia de hembras maduras y el diámetro de los ovocitos revela que, la frecuencia de hembras maduras se incrementa a la par que lo hace la temperatura (Fig. 22); igual que en *Eledone cirrhosa* (Mar del Norte) (Boyle & Knobloch, 1983) y *O. vulgaris* (Portugal) (Carvalho & Sousa-Reis, 2003). En consecuencia, los índices IGS e IM (Fig. 18, 19) indican que la temporada reproductiva de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles (BLA), B. C. es durante el periodo primavera-verano, tal como se registró para la misma especie en California (isla Sta. Catalina) (establecida con base en los meses en que se encontraron puestas de huevos) (Ambrose, 1988). Evidentemente, ambas localidades son distintas, pero se observa que la temperatura (26-30 °C en Bahía de Los Ángeles, B.C. vs 15-20 °C en Cal.) favorece que los desoves se realicen durante los meses cálidos. De esta manera incrementan el éxito reproductivo ya que, (si es que hay desoves) durante los meses fríos, no se completa el desarrollo embrionario (Ambrose, 1988).

La temporada reproductiva de *O. vulgaris* alrededor de la península Ibérica (Mangold & Boletzky, 1973; Carvalho & Sousa-Reis, 2003; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Fernández-Rueda & García-Florez, 2007; Otero *et al.*, 2007), islas Canarias (Hernández-López, 2000; Hernández-García *et al.*, 2002) y Marruecos (Idrissi *et al.*, 2006) es muy variable. Sin embargo, de manera general, se identifica un periodo reproductivo en primavera y uno menos intenso en verano (o en la transición verano-otoño).



En el caso de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C. el pico reproductivo de primavera es moderado. En cambio, en verano es más intenso (septiembre), muestra mayor variación (debido a la alta frecuencia de hembras maduras y en postdesove) y coincide con el valor máximo de la temperatura. Como resultado de ésta, el metabolismo de los organismos se acelera (Carvalho & Sousa-Reis, 2003) y todas aquellas hembras en fase de madurez comienzan a desovar. Tomando en cuenta la relación inversa que guarda el desarrollo embrionario y la temperatura (Ambrose, 1981), es posible que los huevos se desarrollen rápidamente. Derivado de lo anterior, sobreviene la muerte de las hembras y en octubre se observa un remanente de algunas de ellas en postdesove (Fig. 16A).

La reproducción de pulpos tiene implicaciones directas en su captura. En Islas Canarias (durante la temporada reproductiva de *O. vulgaris*) las hembras migran hacia la costa para desovar (típicamente cuando la temperatura alcanza 20 °C), lo cual incrementa la captura (Hernández-García *et al.*, 2002). En Bahía de Los Ángeles, B. C., *O. bimaculatus* se pesca durante todo el año, pero (según el conocimiento empírico de los pescadores) en los meses de julio a octubre los pulpos son escasos (o los que hay son pequeños), lo que parece ser reflejo de la muerte postreproductiva de los organismos. Sin embargo, son reemplazados por machos maduros (Fig. 16B), así como una gran proporción de hembras inmaduras (Fig. 16A) que para el mes de noviembre dan lugar al restablecimiento de estos moluscos (al menos en los sitios habituales de pesca).

La disponibilidad de alimento no sólo es importante para los individuos adultos, también es determinante para la sobrevivencia de las crías (Johnson, 2000). Rocha *et al.* (1999) señalan que las paralarvas de los cefalópodos más comunes y abundantes de Galicia frecuentemente se encuentran cerca de la costa y frente a las Rías gallegas. Esto se debe a las surgencias que ocurren en la primavera, justamente cuando se desarrolla la principal actividad reproductiva de *O. vulgaris* tanto en el Atlántico (Hernández-García *et al.*, 2002;



Carvalho & Sousa- Reis, 2003; Fernández-Rueda et al., 2007; Otero et al., 2007) como en el Mediterráneo (Silva et al., 2004; Rodríguez-Rúa et al., 2005).

Es probable que la temporada reproductiva de *O. bimaculatus* esté influenciada de la misma manera. Las paralarvas presentes durante el verano (procedentes de los desoves de junio) encontrarían concentraciones bajas de nutrientes (Pacheco-Ruíz & Zertuche-González, 2002), pero en Bahía de Los Ángeles, B. C. constantemente ocurren surgencias originadas por las fuertes corrientes de marea que imperan todo el año (Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991). El aporte continuo de nutrientes proviene del Canal de Ballenas (Amador-Buenrostro et al., 1991; Muñoz-Barbosa et al., 1991), cuyos niveles de concentración pigmentaria son los mayores registrados en todo el golfo y permanecen durante todo el año; de ahí que sea reconocido como un centro de actividad biológica (BAC) (Lluch-Cota & Arias-Aréchiga, 2000). Con base en lo anterior, las paralarvas derivadas del pico reproductivo de septiembre también encontrarían condiciones favorables de alimento, aún cuando el desarrollo de éstas abarcara el invierno, pues la concentración de nutrientes suele ser alta en esa temporada del año (Pacheco-Ruíz & Zertuche-González, 2002). Por lo tanto, las paralarvas contarían con alimento disponible, pero enfrentarían los cambios abruptos de la temperatura del agua (Barnard & Grady, 1968), lo que se reflejaría en el crecimiento (Forsythe, 1993).

El cuidado parental es una característica en los octópodos (Boletzky, 1989). Durante este periodo la hembra cuida la puesta de huevos hasta la eclosión, sin alimentarse (Mangold, 1983a). Aunque en Sudáfrica se han observado hembras de *O. vulgaris* que se alimentan en un arrecife cercano a su refugio, y posteriormente regresan para continuar al cuidado de los huevos (Smale & Buchan, 1981), lo habitual es que utilicen sus propias reservas energéticas para mantenerse vivas y con ello, asegurar un desarrollo embrionario exitoso (Cortez et al., 1995). Por tal motivo, el peso de la glándula digestiva es un indicador de la condición de los organismos, dado que varía cuando éstos adquieren la madurez sexual (Cortez et al., 1995; Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983).



La condición de las hembras de *O. bimaculatus* aumenta una vez que son sexualmente maduras, al igual que en *O. salutii* (Quetglas *et al.*, 2005) y *O. vulgaris* (Atlántico NE) (Otero *et al.*, 2007). También, como sucede en *O. mimus* (Cortez *et al.*, 1995), la condición de las hembras de *O. bimaculatus* disminuye notablemente una vez que comienza el desove, en las cuales se observa una gran variabilidad individual (Fig. 21A). Otero *et al.* (2007) señalan que la condición de *O. vulgaris* se incrementa conforme las hembras maduran, debido a que los recursos energéticos se invierten en incrementar el tamaño, más que el número de los ovocitos. En *O. bimaculatus* algunas hembras en desove presentaron alimento en el tracto digestivo (Armendáriz-Villegas, 2008). Sin embargo, se advierte que éstas, predominantemente utilizan las reservas lipídicas de la glándula digestiva para sobrevivir al periodo de inanición (Mangold, 1983). Así, el peso de dicho órgano puede menguar hasta un 90.4% (*O. mimus*) en la fase de postdesove (Zamora & Olivares, 2004).

La senescencia es una etapa normal en el ciclo de vida de los pulpos (Guerra, 1997). Está ligada directamente con la reproducción de los organismos (en machos, se presenta después del apareamiento; en hembras, abarca desde el cuidado de los huevos hasta la eclosión de éstos) y se reconoce porque machos y hembras muestran síntomas claros de extenuación (Anderson *et al.*, 2002). Pollero & Iribarne (1988) establecen que en aquellas hembras de *O. tehuetchus* que se encuentran incubando los huevos, el desgaste energético se percibe a simple vista porque la piel se vuelve áspera. En *Sepia dollfusi*, la característica más obvia es la flacidez del músculo (Gabr *et al.*, 1999). En calamares, las glándulas nidamentales pierden su coloración, presentan manchas cafés y son flácidas, en tanto que la gónada se degenera; en los machos, el saco espermatofórico se encoje y los espermatóforos producidos en esta etapa tienden a tener malformaciones (Arnold & Williams-Arnold, 1977). Hacia el final de la vida de *O. vulgaris* el cuerpo se ve flácido (Mangold, 1983a; Oosthuizen & Smale, 2003). De acuerdo con Ambrose (1988), aquellas hembras de *O. bimaculatus* que aún están vivas al momento de la eclosión, además del músculo flácido, lucen de color gris opaco y no



responden a ningún estímulo. Mangold (1983a) menciona que todo ello es característico de una hembra en postdesove que ha consumido las proteínas del músculo, lo cual se manifiesta también en el incremento del contenido de agua del manto (*Sepia*) (Gabr *et al.*, 1999) o bien, agua y cenizas en la glándula digestiva (*O. mimus*) (Zamora & Olivares-Paz, 2004).

En machos de *O. bimaculatus* también se advierte la utilización de los sustratos energéticos (Fig. 21B). En algunos de ellos el testículo tenía apariencia lechosa, flácida e histológicamente predominan células cafés. Sin embargo, la inversión energética no resulta tan dramática (Fig. 21B) como en las hembras puesto que el apareamiento, al ser una actividad más o menos permanente cuando son sexualmente maduros, no es muy probable que resulte extenuante (Mangold, 1983a). Con respecto a las hembras, a excepción del ovario color morado en la fase de postdesove (Guerra, 1975) (Fig. 13D), ninguna de las características anteriores fueron registradas en los organismos de Bahía de Los Ángeles, B. C. Dado que el presente trabajo no aborda aspectos bioquímicos, no es posible determinar el papel del manto en cuanto al almacenamiento de energía. Sin embargo, se establece una pauta para enfocar futuras investigaciones y determinar si, en este aspecto, la estrategia reproductiva de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles es similar a la que presenta en California.

En distintas poblaciones y especies de pulpo prevalece el hecho de que los machos son precoces con el fin de poder inseminar a las hembras que sea posible, sin importar la talla o estado de madurez de éstas (Grubert & Wadley, 2000). Por tal motivo, es usual encontrar machos maduros de sólo 78 mm de LMD (*E. moschata*) (Silva *et al.*, 2004), 90 mm de LMD (*O. salutii*) (Quetglas *et al.*, 2005) o 105 mm de LMV (*O. vulgaris*) (Hernández-García *et al.*, 2004). En cambio las hembras, adquieren la madurez sexual a una talla y peso mayor que en los machos (Tabla I). En el presente estudio, los machos de *O. bimaculatus* alcanzan la madurez sexual de manera precoz (124.5 mm de LMD) con respecto a las hembras (143.5 mm de LMD) como en otras especies. En el caso de *O. bimaculatus* no hay registros previos que indiquen la talla de



madurez estimada no obstante, su ciclo de vida es similar al de *O. vulgaris*. Este último tiene una amplia distribución, pero en una localidad subtropical (Marruecos) la talla de madurez de machos (121 mm de LMD) y hembras (143 mm de LMD) (Idrissi *et al.*, 2006) es muy similar a la registrada para *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C.

El comportamiento precoz de los machos se evidencia también en su peso, puesto que pueden tener sólo 100 g (*O. vulgaris*) (Mangold & Boletzky, 1973) o 200 g (*Eledone cirrhosa*) (Boyle & Knobloch, 1982) y ser sexualmente maduros. Esto es variable según la especie pero, típicamente, las hembras son más pesadas (800 g en *E. cirrhosa*; 1000 g en *O. mimus*) (Boyle & Knobloch, 1983; Cardoso *et al.*, 2004) cuando adquieren la madurez sexual. En Bahía de Los Ángeles, B.C., *O. bimaculatus* no difiere de lo anterior debido a que, el peso de madurez estimado en machos (757 g) es inferior al de las hembras (1029 g). Algunos organismos maduros incluso fueron muy pequeños, pero se mantiene el patrón de machos precoces (175 g) con un peso menor al de las hembras (255 g).

El crecimiento en pulpos ha sido estudiado mediante el análisis de frecuencia de tallas (Cortez *et al.*, 1999); la edad, a través de estructuras duras como el pico (Hernández-López *et al.*, 2001) y más recientemente se emplean los estiletes (Doubleday *et al.*, 2006).

En general, se ha observado que en climas templados los pulpos que habitan en el litoral maduran lentamente durante el invierno y desovan en verano (Wells & Wells, 1977). Ambrose (1988) establece que en Isla Catalina (Cal.), la baja temperatura del agua no permitiría que los organismos crecieran lo suficientemente rápido para reproducirse en el verano siguiente. Por tanto, sugiere que el ciclo de vida de *O. bimaculatus* en esta localidad, corresponde al modelo de alternancia de años. De acuerdo con éste, a cada cohorte le toma dos años desovar (a partir del momento en que adquieren la vida bentónica).

En el presente estudio, el análisis de progresión modal refleja la



presencia de dos cohortes en Bahía de Los Ángeles, B. C., y el mes de octubre de 2006 es el punto de inflexión entre ambas (Fig. 25, tabla IV).

Las altas temperaturas al interior de la bahía superan a las registradas en isla Catalina. Esto daría lugar a que los pulpos que eclosionaron al inicio de la temporada reproductiva crecieran rápidamente y se reprodujeran al siguiente año (13 meses después de pasar al modo de vida bentónico) (Ambrose, 1988; Boyle & Rodhouse, 2005), lo cual Forsythe & Hanlon (1988) consideran altamente probable incluso a 16 °C. En cambio, aquellos pulpos que eclosionaron al final de la temporada reproductiva, no podrían reproducirse en la época más próxima sino que, requerirían más tiempo para crecer (aproximadamente 17 meses después de adoptar la vida bentónica) (Ambrose, 1988; Boyle & Rodhouse, 2005). Por consiguiente, y en contraste con lo establecido para la población de California (Ambrose, 1988), el ciclo de vida de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C. es acorde con el modelo de alternancia de generaciones. Su nombre refiere que, a lo largo del ciclo de vida de los pulpos, se alternan una generación grande y una pequeña (al menos con respecto a las hembras) (Boletzky, 1983).

El mismo modelo (alternancia de generaciones) ha sido descrito en poblaciones de *Sepia*. Estas especies desovan en la zona costera a inicios de la primavera y al final del verano (Mangold, 1987). Se observa que machos y hembras maduros de tallas grandes, migran hacia la costa en primavera para reproducirse. Los juveniles provenientes de los primeros desoves crecen rápidamente durante el verano, y comienza el desarrollo gonádico antes de que migren hacia aguas más profundas en otoño. Aunque la temperatura es baja en invierno, la reducida intensidad luminosa acelera la maduración de la gónada. En consecuencia, las hembras descendientes de los primeros desoves alcanzan la madurez sexual entre 14-16 meses. Estas hembras pequeñas migran hacia la costa y desovan en verano. Por su parte, los juveniles que descienden de los últimos desoves (verano), sólo alcanzan un periodo corto de tiempo en el que las condiciones son favorables para el crecimiento. Por tanto, migran hacia aguas más profundas cuando la gónada aún no se ha



desarrollado. Por ende, durante el invierno, no alcanzan a madurar para la próxima temporada reproductiva. Sin embargo, crecen rápidamente en el siguiente verano, maduran en el transcurso del invierno y desovan en la primavera. Para entonces tienen cerca de 18 meses de edad (Boletzky, 1983; Mangold, 1987).

En pulpos, el modelo se ha sugerido para *E. cirrhosa* y *E. moschata* (Mangold, 1983b; 1987). La migración de pulpos grandes hacia la costa para desovar en primavera, origina el aumento en la captura de *O. vulgaris* en islas Canarias (Hernández-García *et al.*, 2002). Con respecto a *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B. C. la hipótesis del ciclo de vida, de acuerdo con el modelo de alternancia de generaciones, se plantea de la siguiente manera:

El desarrollo embrionario de *O. bimaculatus* mantiene una relación inversa con la temperatura. El tiempo estimado en laboratorio es de 31 días a 19.7 °C (Ambrose, 1981). En Bahía de Los Ángeles, los primeros desoves se encontraron en el mes de junio (ambos años) a 26 °C. Por tanto, es factible suponer que el desarrollo embrionario en esta localidad dura 30 días (probablemente menos). Esto conduce a que en julio se presente la fase de paralarva. En California, se estima que esta fase del ciclo de vida dura dos o tres meses (Hochberg, com. pers. *En*: Ambrose, 1981). En *O. vulgaris* ésta concluye entre 33 y 40 días a 24.7 °C (en promedio) (Wodinsky, 1972), pero de 35 a 60 días a 20 °C (Mangold & Boletzky, 1973). Considerando que en Bahía de Los Ángeles la temperatura es de 30.3 °C en julio, la paralarva de *O. bimaculatus* también podría transcurrir en 30 días. Así, los primeros pulpos que pasen a la fase bentónica se encontrarían en agosto. En isla Catalina estos organismos miden 5 mm de LMD (Ambrose, 1988). Puesto que estos pulpos se desarrollan en los meses cálidos, crecerán rápidamente en contraste con aquellos que eclosionen al final de la temporada reproductiva (Forshyte, 1993). De acuerdo con el modelo, podrían reproducirse aproximadamente 13 meses después. Es decir, en septiembre del siguiente año, lo que coincide con las hembras pequeñas (maduras y en postdesove) capturadas en dicho mes (Fig. 16A, 25).



Cuando ocurren los desoves de septiembre la temperatura también es alta (30.16 °C) por lo tanto, el desarrollo embrionario y la fase de paralarva podrían transcurrir en un mes (octubre a 27.6 °C). De ser así, los organismos pasarían a la fase bentónica en el mes de noviembre. A partir de entonces, las bajas temperaturas de invierno producirían un lento crecimiento (Forsythe, 1993). La gónada aún no comienza a madurar y por tanto, no podrían reproducirse en la temporada del siguiente año (junio-septiembre). Los organismos continúan creciendo y, con base en el modelo, podrían desovar 17 meses después (una vez que adquirieron la vida bentónica) (Boyle & Rodhouse, 2005). Esto sería en abril. Sin embargo, en Bahía de Los Ángeles los primeros desoves sólo se registraron en junio (Fig. 16A), lo que sugiere que los organismos provenientes de los desoves de septiembre probablemente se reproducen a los 18 o 19 meses (después de pasar a la vida bentónica). En el transcurso de ese tiempo los pulpos han alcanzado tallas considerables. Estos organismos son capturados en la primera mitad del año (enero hasta ≈ julio o agosto) (Fig. 25), pero después desaparecen debido a la muerte postdesove.

Si bien, el planteamiento anterior está centrado en las hembras y aparentemente no se toma en cuenta a los machos, cabe mencionar que éstos son un componente importante para mantener el flujo genético de la población (Mangold, 1983a). De ahí que los machos adquieran la madurez sexual siendo más pequeños que las hembras (en talla y peso) (Tabla I). Además, se presume que los machos viven un poco más de tiempo que las hembras (Mangold, 1983a), lo que en conjunto les brinda mayor posibilidad de aparearse tanto con hembras maduras como inmaduras (Gruber & Wadley, 2000) (indistintamente de la cohorte a la que pertenezcan). Motivo por el cual, la reproducción no ocasiona que la condición de los machos sufra un deterioro drástico.

## VIII. CONCLUSIONES

- ◆ Los pulpos *Octopus bimaculatus* de Bahía de Los Ángeles, B.C. en promedio miden 126 mm de LMD (DE= 34.8) y pesan 823.2 g (DE= 537.4) las hembras. La talla y peso promedio de los machos es de 120.02 mm de LMD (DE= 27.5) y 771.3 g (DE= 404.8) respectivamente.
  
- ◆ La talla máxima registrada de *Octopus bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C. es de 240 mm de LMD, poco mayor a la que otros autores establecen para misma especie.
  
- ◆ El desarrollo de los ovocitos de *Octopus bimaculatus* es sincrónico. El desove es de tipo simultáneo terminal.
  
- ◆ La época de reproducción en Bahía de Los Ángeles, B.C. abarca de junio a septiembre de 2006 y a partir de junio de 2007.
  
- ◆ La proporción sexual no fue significativamente diferente de 1:1 durante el periodo de estudio excepto en julio, cuando se encontró mayor proporción de machos que de hembras.
  
- ◆ Los índices gonadosomático y de madurez se encontraron relacionados con el estadio gonádico de hembras. En machos, el índice gonadosomático fue confuso en los individuos más pequeños. En cambio, el índice de madurez se mantuvo como un buen indicador de la actividad reproductiva en hembras y machos.
  
- ◆ La condición de las hembras sufre un claro deterioro a partir del desove. Puesto que cesan de alimentarse, los sustratos energéticos almacenados en la glándula digestiva se utilizan para sobrevivir hasta la eclosión de los huevos. En los machos, igualmente se advierte una disminución en la condición de los organismos en madurez y eyaculación, pero es menos severa que en las hembras.



- ◇ La temperatura es un factor de gran influencia en la reproducción de *O. bimaculatus* en Bahía de Los Ángeles, B.C. Los desoves ocurren entre 26 °C y 30 °C.
- ◇ La talla y peso de madurez estimados en machos es de 124.5 mm de LMD y 757 g respectivamente. Las hembras adquieren la madurez sexual cuando miden 143.5 mm de LMD y pesan 1029 g.
- ◇ En Bahía de Los Ángeles, B.C. se distinguen dos cohortes cuyo ciclo de vida presenta una alternancia de generaciones. Al parecer, los pulpos provenientes de los desoves de junio se reproducen en septiembre del siguiente año a la edad de 13 meses. En cambio, los descendientes de los desoves de septiembre requieren poco más de un año para reproducirse (desoves de junio) y podrían tener 18-19 meses de edad.



## **IX. RECOMENDACIONES**

Tomando en cuenta que el presente estudio surge del interés por reglamentar la pesquería de pulpo en Bahía de Los Ángeles, B.C., es importante señalar que los estudios con fines de monitoreo son imprescindibles para tomar medidas adecuadas (cada año, mes, temporada de pesca). Por otra parte, es fundamental realizar estudios que aporten información acerca de otros aspectos biológicos y con base en este estudio, resalta la necesidad de efectuar un estudio de edad y crecimiento que compruebe o rechace la hipótesis del modelo de alternancia de generaciones. Asimismo, se requiere conocer la fecundidad de este pulpo en Bahía de Los Ángeles, B.C. y/u otras localidades. Su estudio se puede complementar con organismos que desoven en cautiverio para determinar la fecundidad real y a partir de lo anterior, sería posible abordar el estudio de las paralarvas ya sea, para determinar el reclutamiento de este pulpo en Bahía de Los Ángeles, B.C. o para esclarecer la incertidumbre que predomina acerca de las primeras etapas en el ciclo de vida de *O. bimaculatus*. Otros estudios pueden ser dirigidos a estudiar la participación del manto y la glándula digestiva en el almacenamiento de sustratos energéticos mediante métodos bioquímicos.

Queda demostrado que tanto el índice gonadosomático como el índice de madurez son factibles de utilizar en hembras, pero en los machos se recomienda utilizar sólo el índice de madurez. Si en trabajos futuros se aplica este último, sería conveniente complementarlo con el conteo de espermatóforos.



## X. BIBLIOGRAFIA

- Aguilar-Chávez, S.G. 1995. *Estudio biológico-pesquero del pulpo Octopus sp. (Cephalopoda: Octopoda) en la costa sur del estado de Jalisco*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 60 p.
- Alejo-Plata. Ma. C. & G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara. 2002. Caracterización de la pesca de pulpo (Cephalopoda: Octópoda) en las costas de Oaxaca, México. *Memorias del I Foro Científico de Pesca Ribereña*. 17-18 de Octubre. INP- CRIP. Guaymas, Son.
- Álvarez-Borrego, S. & J.R.Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, 47: 555-567. *En: Dauphin, J.P. & b. Simoneit (Eds.) The Gulf and the peninsular province of the Californias*. Amer. Assoc. of Petrol. Geol, Memoir.
- Álvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, Acosta-Ruíz, M.J. & R. A. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 5(2):53-71.
- Álvarez-Pérez, J.A. & M. Haimovici. 1991. Sexual maturation and reproductive cycle of *Eledone massyae* Voss 1964 (Cephalopoda:Octopodidae) in Southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 49 (1-2): 270-279.
- Álvarez-Pérez, J.A., M. Haimovici & R. Aguiar dos Santos. 1997. Observations on the reproductive biology of the octopod *Eledone gaucha* Haimovici, 1988, in southern Brazil. *Amer. Malac. Bull.*, 14 (1): 81-84.
- Amador-Buenrostro, A., Serrano-Guzmán, S.J. & M.L. Argote-Espinoza. 1991. Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de Los Ángeles, B.C., México. *Ciencias Marinas*, 17(3): 39-57.
- Amaratunga, T. 1987. Population Biology, 239-252. *En: Boyle, P. R. Cephalopod life cycles. V.II. Comparative Reviews*. 440 p.
- Ambrose, R.F. 1981. Observations on the embryonic development and early post-embryonic behaviour of *Octopus bimaculatus*. *The Veliger*, 24(2):139-146.
- Ambrose, R.F. 1982. Shelter utilization by the molluscan cephalopod *Octopus bimaculatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 67-73.



- Ambrose, R.F. 1984. Food preferences, prey availability, and the diet of *Octopus bimaculatus* Verrill. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 77: 29-44.
- Ambrose, R.F. 1988. Population dynamics of *Octopus bimaculatus*: influence of life history patterns, synchronous reproduction and recruitment. *Malacologia* 29 (1): 23-39.
- Ambrose, R.F. 1997. *Octopus bimaculatus*, 11-22. En: Lang, M.A. & F.G. Hochberg (Eds). *Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of Octopus in California*. Smithsonian Institution. Washington. 192 p.
- Anderson, R.C., Wood, J.B. & R.A. Byrne. 2002. Octopus senescence: the beginning of the end. *J. Appl. Anim. Welf. Sci.*, 5(4):275-83.
- Anónimo. 2004a. *Anuario Estadístico de Pesca*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. Gobierno Federal, México. 266 p.
- Anónimo. 2004b. Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*. México, D. F.
- Anónimo. 2006. Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*. México, D. F.
- Arnold, J. M. 1984. Cephalopods. 419-454. En: Tompa, A.S., N.H. Verdonk & J.A.M. Van Den Biggelaar (Eds.). *The Mollusca. Vol.7. Reproduction*. Academic Press. 486p.
- Arnold, J.M. & L.D. Williams-Arnold. 1977. Cephalopoda: Decapoda. 243-290. En: Giese, A. & J.S. Pearse (Eds.). *Reproduction of marine invertebrates*. Academic Press. New York. 369 p.
- Balguerías, E., Quintero, M. E. & C. L. Hernández-González. 2000. The origin of the saharan bank cephalopod fishery. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 15–23.
- Barnard, J.L. & J.R. Grady. 1968. A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. I. General Account. *San Diego Soc. Nat. Hist., Trans.*, 15(6):51-66.
- Bello, G. 2006. Signs of multiple spawning in *Graneledone pacifica* (Cephalopoda: Octopodidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86:1183-1186.
- Boletzky, S. V. 1983. *Sepia officinalis*, 31-52. En: Boyle, P.R. *Cephalopod life cycles (Ed.)*. Vol.1. *Species accounts*. Academic Press. Reino Unido. 475 p.



- Boletzky, S. V. 1989. Recent studies on spawning, embryonic development and hatching in the cephalopoda. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 85-115.
- Boletzky, S. V. 2003. Biology of early life stages in cephalopod mollusks. *Adv. Mar. Biol.*, 44: 143-203.
- Boucaud-Camou, E. & R. Boucher-Rodoni. 1983. Feeding and digestion in cephalopods, 149-187. *En: A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur (Eds.) The Mollusca*, Vol.5, part 2. Academic Press. New York. 500 p.
- Boyle, P. R. 1990. Cephalopod biology in the fisheries context. *Fisheries Research*, 8: 303-321.
- Boyle, P.R. 1991. *The UFAW handbook on the care and management of cephalopods in the laboratory*. Universities Federation for Animal Welfare. Londres. 63p.
- Boyle, P.R. & H.I. Daly. 2000. Fecundity and spawning in a deep-water cirromorph octopus. *Marine Biology*, 137:317-324.
- Boyle, P.R. & D. Knobloch. 1982. Sexual maturation in the octopus *Eledone cirrhosa* Lamarck. *Malacologia*, 22 (1-2): 189-196.
- Boyle, P.R. & D. Knobloch. 1983. The female reproductive cycle of the octopus, *Eledone cirrhosa*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 63(1): 71-83.
- Boyle, P.R. & D. Knobloch. 1984. Male reproductive maturity in the octopus, *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 64:573-579.
- Boyle, P. R. & P. G. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science Ltd. Oxford. 452 p.
- Boyle, P. R. & R. S. Thorpe. 1984. Optic gland enlargement and female gonad maturation in a population of the octopus *Eledone cirrhosa*: a multivariate analysis. *Marine Biology* 79: 127-132.
- Brusca, R.C. & G. J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sinauer. New York. 922 p.
- Budelmann, B.U., R. Schipp & S. von Boletzky. 1997. Cephalopoda. 119-414. *En: Harrison, F.W. & A. J. Kohn (Eds.). Micros. Anat. Inv. Vol. 6A. Mollusca II. Wiley-Liss, Inc. E.U.*
- Caddy, J.F. & P.G. Rodhouse. 1998. Cephalopod and groundfish landings: evidence for ecological change in global fisheries? *Rev. Fish Biol. Fish.*, 8: 431-444.



- Canino-Herrera, S.R., Gilberto-Gaxiola, C. & J. A. Segovia-Zavala. 1990. Efecto de procesos físicos sobre la variación de clorofila, seston y productividad primaria en la ensenada norte de Bahía de Los Ángeles (verano 1986). *Ciencias Marinas*, 16(2): 67-85.
- Cardoso, F., Villegas, P. & C. Estrella. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) en la costa peruana. *Rev. Peru. Biol.*, 11(1):45-50.
- Carvalho J.M.N. & C. Sousa-Reis. 2003. Contributions to knowledge on the maturation and fertility of the common octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 on the Portuguese coast. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 19 (1-4): 473-481.
- Castellanos-Martínez, S. 2006. *Parásitos del phylum Dicyemida Hochberg, 1982 en el pulpo Octopus hubbsorum Berry, 1953 de la Bahía de La Paz, Baja California Sur*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 63 p.
- Castro-Fuentes, H., A. Olivares-Paz, Quintana-Fellay, A. & O. Zúñiga-Romero. 2002. Descripción del desarrollo embrionario y paralarva de *Octopus mimus* (Gould, 1852) (MOLLUSCA: CEPHALOPODA) en cautiverio. *Estudios Oceanológicos*, 21: 13-25.
- Caverivière A., Domain, F. & A. Diallo. 1999. Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). *Aquat. Living Resour.*, 12 (2): 151-154.
- Cortez, T., Castro, B. G. & A. Guerra. 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Marine Biology*, 123: 505-510.
- Cheng, M. W. & R.L. Caldwell. 2000. Sex identification and mating in the blue-ringed octopus, *Hapalochlaena lunulata*. *Animal Behaviour*, 60: 27–33.
- Danemann, G. & C. Peynador. 2004. *Estudio Técnico Justificativo para la creación del Parque Nacional “Bahía de Los Ángeles”, Baja California*. Versión preliminar para revisión (séptima edición). Comunidad de Bahía de los Ángeles; Pronatura Noroeste; Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada; Comunidad y Biodiversidad A.C.; Conservación Internacional México A.C.; Departamento de Fauna Silvestre, Pesquerías y Biología de la Conservación de la Universidad de California en



- Davis; Ejido Ganadero y Turístico “Tierra y Libertad”; Grupo de Ecología y Conservación de Islas A.C.; Investigación y Conservación de Mamíferos Marinos de Ensenada A.C.; ProEsteros, Lagunas y Marismas de las Californias S.C.; Sociedad de Historia Natural Niparajá A.C.; Wildcoast; WWF-Programa México. 156 p. y siete anexos.
- Di Cosmo, A. Di Cristo, C. & M. Paolucci. 2002. Sex steroid hormone fluctuations and morphological changes of the reproductive system of the female of *Octopus vulgaris* throughout the annual cycle. *J. Exp. Zool.*, 289:33–47.
- Domain, F., D. Jouffre & A. Caverivière. 2000. Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 80:699-705.
- Doubleday, Z., J. M Semmens, Pecl, G. & G. Jackson. 2006. Assessing the validity of stylets as ageing tools in *Octopus pallidus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 338: 35–42.
- Dowdy, S. & S. Wearden. 1991. *Statistics of Research*. Wiley and Sons, New York, 270-273 p.
- Fernández-Rueda, P. & L. García-Flórez. 2007. *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) fishery management assessment in Asturias (north-west Spain). *Fisheries Research*, 83: 351–354.
- Forsythe, J.W. 1993. A working hypothesis of how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods, 133-143. En: Okutani, T., O’Dor, R.K. & T. Kubodera (Eds.). *Recent advances in fisheries biology*. Tokai University Press. Tokyo.
- Forsythe, J.W. & W.F. Van Heukelem. 1987. Growth, 135-156. En: Boyle, P.R. *Cephalopod life cycles. Vol.II. Comparative reviews*. Academic Press. Gran Bretaña. 440.
- Forsythe, J.W. & R.T. Hanlon. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology*, 98: 369-379.
- Gabr, H.R., R.T. Hanlon, Mahmoud, H.H. & S.G. El-Etreby. 1999. Reproductive versus somatic tissue allocation in the cuttlefish *Sepia dollfusi* Adam (1941). *Bull. Mar. Sci.*, 65(1):159-173.
- García-García, B. & F. Aguado-Giménez. 2002. Influence of diet on on growing



- and nutrient utilization in the common octopus (*Octopus vulgaris*). *Aquaculture*, 211: 171–182.
- Gayanillo, F.C., P. Sparre & D. Pauly. 1994. The FAO-ICLARM stock assessment tools (FISAT). FAO computerized information series (Fisheries) No. 8. Vol. 1, User's guide; Vol. 2, Reference manual. FAO, Roma. 186 p. (Vol. 1) y 249 p. (Vol. 2).
- Grant, A. & P. A. Tyler. 1983. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. II. The analysis of oocyte size/frequency data, and comparison of different types of data. *Int. J. Invertebr. Rep.*, 6: 259-269.
- Guerra, A. 1975. Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lamarck, mediante un índice de madurez. *Investigaciones Pesqueras*, 39 (2): 397-416.
- Guerra, A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. *En*: Ramos, M.A. et al. (Eds.) *Fauna Ibérica*, vol. 1, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid. 327 p.
- Guerra, A. 1996. Algunas consideraciones sobre el envejecimiento de los cefalópodos. *Iberus*, 14(2):125-130.
- González-Rendón- R., B. Mejía-Sarmiento, Lizárraga-Castañeda, F. & S. Lizárraga-Ortíz. 1990. Artes y métodos de captura para el pulpo en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Memoria de servicio social. Universidad Autónoma de Sinaloa. 51 p.
- Grubert, M. A. & V. A. Wadley. 2000. Sexual maturity and fecundity of *Octopus maorum* in Southeast Tasmania. *Bull. Mar. Sci.*, 66 (1): 131-142.
- Hanlon, R. T. & J. B. Messenger. 1996. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge University Press. Reino Unido. 232 p.
- Hatfield, E. M. C. & A.W.A. Murray. 1999. Objective assessment of maturity in the patagonian squid *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Falkland Islands waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 746–756.
- Hedd, A. & R. Gales. 2001. The diet of shy albatrosses (*Thalassarche cauta*) at Albatros island, Tasmania. *J. Zool. Lond.*, 253:69-90.
- Hernández-López, J. L. 2000. *Biología, ecología y pesca del pulpo común ("Octopus vulgaris", Cuvier 1797) en aguas de Gran Canaria*. Tesis de Doctorado. Universidad de las Palmas de Gran Canaria. 197 p.
- Hernández-García, V., J. L. Hernández-López & J. J. Castro-Hernández. 2002.



- On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. *Fisheries Research*, 57:197-203.
- Hernández-López, J. L., Castro-Hernández, J. J. & V. Hernández-García. 2001. Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks. *Fish. Bull.*, 99:679–684.
- Hochberg, F.G. 1980. Class Cephalopoda, 201-204. *En*: Brusca, R.C. (Ed.). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 513 p.
- Hochberg, F.G. & W.G. Fields. 1980. Cephalopoda: the squids and octopuses, 429-444. *En*: Morris, R.H., Abbott, D.P. & E.C.Haderlie (Eds.). *Intertidal invertebrates of California*. Stanford Univ. Press. Stanford, CA.
- Hochberg, F. G., Nixon, M. & R. B. Toll. 1992. Order Octopoda Leach, 1818. 213-271pp. *En*: Sweeney, M. J., C. F. E. Roper, K. M. Mangold, M. R. Clarke & S. V. Boletzky (Eds.). *“Larval” and juvenile cephalopods: a manual for their identification*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 282 p.
- Humason, L. G. 1979. *Animal Tissue Techniques*. W. H. Freeman y Co. San Francisco. 661 p.
- Idrissi, F.H., N.Koueta, M. Idhalla, Belghyti, D. & S. Bencherifi. 2006. Les modalités du cycle sexuel du poulpe *Octopus vulgaris* du sud marocain (Tantan, Boujdour). *C. R. Biologies*, 329: 902–911.
- Ignatius, B. & M. Srinivsan. 2006. Embryonic development in *Octopus aegina* Gray, 1849. *Current Science*, 91(8): 25.
- Johnsons, D. L. 2000. Preliminary examination of the match-mismatch hypothesis and recruitment variability of yellowtail flounder, *Limanda ferruginea*. *Fisheries Bulletin*, 98: 854-863.
- Joll, M. L. 1976. Mating, egg-laying and hatching of *Octopus tetricus* (Mollusca: Cephalopoda) in the laboratory. *Marine Biology*, 36:327-333.
- Lang, M.A. 1997. *Octopus bimaculoides*, 1-9. *En*: Lang, M.A. & F.G. Hochberg (Eds.). *Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of Octopus in California*. Smithsonian Institution. Washington. 192 p.
- Laptikhovsky, V. & A. Salman. 2003. On reproductive strategies of the epipelagic octopods of the superfamily Argonautoidea (Cephalopoda:



- Octopoda). *Marine Biology*, 142: 321-326.
- Leyva-Villarreal, M.M., S.A. Osuna-Marroquín, A. L. Ley-Montoya, Cervantes-Galaviz, F. & J.A. Quiñonez-Cruz. 1987. *Contribución al conocimiento biológico del pulpo Octopus sp. en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México*. Memoria de servicio social. Universidad Autónoma de Sinaloa. 73 p.
- Lipiński, M.R. & L.G. Underhill. 1995. Sexual maturation in squid: quantum or continuum?. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 15:207-223.
- López-Uriarte, E., E. Ríos-Jara & M. Pérez-Peña. 2005. Range extension for *Octopus hubbsorum* Berry 1953 (Mollusca: Octopodidae) in the Mexican Pacific. *Bul. Mar. Sci.*, 7 (2): 171-176.
- López-Uriarte, E. 2007. *Ciclo vital y pesca del pulpo Octopus hubbsorum Berry 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) en la costa de Jalisco, México*. Tesis de Doctorado. Universidad de Guadalajara. 194 p.
- Lluch-Cota, S. & J.P. Arias-Aréchiga. 2000. Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: el caso del Golfo de California. 255-263. *En: Lluch-Belda, D., J. Elourduy-Garay, Lluch-Cota, S. E. & G. Ponce-Díaz (Eds.). BAC Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México 367 p.
- Mangold, K. 1983a. *Octopus vulgaris*, 335-364. *En: Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol.I. Species accounts*. Academic Press. Londres. 475 p.
- Mangold, K. 1983b. *Eledone moschata*, 387-400. *En: Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol.I. Species accounts*. Academic Press. Londres. 475 p.
- Mangold, K. 1987. Reproduction, 157-200. *En: Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol.II. Comparative reviews*. Academic Press. Londres. 440 p.
- Mangold, K. & S. von Boletzky. 1973. New Data on Reproductive Biology and Growth of *Octopus vulgaris*. *Marine Biology*, 19: 7-12.
- Mangold, K., von Boletzky, S. & D. Frösch. 1971. Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda: Octopoda). *Marine Biology*, 8:109-117.
- Mangold, K.M., Young, R.E. & M. Vecchione. 1996. Octopoda Leach, 1818. Octopods or devilfishes. <http://tolweb.org/Octopoda/20083/2008.04.28> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>



- Markaida, U. & F.G. Hochberg. 2005. Cephalopods in the diet of swordfish (*Xiphias gladius*) caught off the west coast of Baja California, Mexico. *Pacific Science*, 59(1):25-41.
- McConnaughey, B. H. 1949. *Mesozoa of the family Dicyemidae from California*. University of California Publications in Zoölogy, 55 (1): 1 - 34.
- Moltschanivskyj, N. & D. Johnston. 2006. Evidence that lipid can be digested by the dumpling squid *Euprymna tasmanica*, but is not stored in the digestive gland. *Marine Biology*, 149: 565–572
- Moxica, C., F. Linares, J. J. Otero, Iglesias J. & F. J. Sánchez. 2002. Cultivo intensivo de paralarvas de pulpo, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, en tanques de 9 m<sup>3</sup>. *Bol. Ins. Esp. Oceanogr.*, 18(1-4): 31-36.
- Muñoz-Barbosa, A., Gaxiola-Castro, G. & J.A. Segovia-Zavala. 1991. Variabilidad temporal de productividad primaria, clorofila y seston en la Bahía de Los Ángeles, Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 17(4): 47-68.
- Norman, M. 2000. *Cephalopods a World Guide*. Conch Books. Alemania. 320 p.
- Nesis, K. N. 2003. Distribution of recent cephalopoda and implications for plio-pleistocene events, 199-224. *En: Warnke, K., Keupp, H. & S.V. Boletzky (Eds.) Coleoid cephalopods through time*. Berliner Paläobiol. Abh., 3: 266 S.
- O'Dor, R. K. & M. J. Wells. 1973. Yolk protein synthesis in the ovary of *Octopus vulgaris* and its control by the optic gland gonadotropin. *J. Exp. Biol.* 59: 665-674.
- Olivares-Paz, A., M. Zamora-Covarrubias, P. Portilla-Reyes & O. Zúñiga-Romero. 2001. Estudio histológico de la ovogénesis y maduración ovárica en *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae) de la II región de Chile. *Estud. Oceanol.*, 20:13-22.
- Oosthuizen, A. & M. J. Smale. 2003. Population biology of *Octopus vulgaris* on the temperate south-eastern coast of South Africa. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 83: 535-541.
- Otero, J., A.F. González, Sieiro, M.P. & A. Guerra. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries Research*, 85: 122–129.
- Ould, M. F. K. 2001. Etude de la gametogenese chez le poulpe *Octopus*



- vulgaris* (Cuvier, 1797). *Bulletin Scientifique CNROP*, 28: 44-52.
- Pacheco-Ruíz, I. & J. A. Zertuche-González. 2002. Red Algae (Rhodophyta) from Bahía de Los Ángeles, Gulf of California, Mexico. *Botanica Marina*, 45: 465–470.
- Paust, B.C. 2000. Fishing for octopus. A guide for comercial fishermen. *Report No. 88-03*. Univ. Alaska Sea Grant. Petersburg. 48 p.
- Pérez-Pérez, M., R. Burgos-Rosas, Wakida-Kusunoki, A. & J. Santos-Valencia. 2006a. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la península de Yucatán 2006. Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. Crip Yucalpetén. Doc. Interno, 11 p.
- Pérez-Pérez, M., A. Wakida-Kusunoki, R. Solana-Sansores, Burgos-Rosas, R. & J. Santos. 2006b. La pesquería de pulpo, 523- 543. *En: Instituto Nacional de la Pesca (Ed.). Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. 544 p.
- Piatkowski, U., Pierce, G.J. & M. M. da Cunha. 2001. Impact of cephalopods in the food chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. *Fisheries Research*, 52:5-10.
- Pickford, G.E. & B.H. McConnaughey. 1949. *The Octopus bimaculatus problem: a study in sibling species*. Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection., U.S.A. 66 p.
- Pollero, R.J. & O. Iribarne. 1988. Biochemical changes during the reproductive cycle of the small Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*, D'Orb. *Comp. Biochem. Physiol.*, 90B(2):317-320.
- Quetglas, A., González M. & I. Franco. 2005. Biology of the upper-slope cephalopod *Octopus salutii* from the western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 146: 1131–1138.
- Raymundo, H. A. 1995. *Análisis de la abundancia relativa del pulpo Octopus hubbsorum (Cephalopoda: Octopoda) y su distribución espacial durante la temporada de pesca 1993 en el área denominada "El Estrecho"*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 73 p.
- Rocha, F. & A. Guerra. 1996. Signs of an extended and intermittent terminal spawning in the squids *Loligo vulgaris* Lamarck and *Loligo forbesi*



- Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 207:177-189.
- Rocha, F., Guerra, A. & A.F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.*, 76:291-304.
- Rocha, F., Guerra, A. & U. Piatkowski. 1999. Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician waters (NW Spain). *J. Plankton Res.*, 21(1): 21-33.
- Rodríguez-Mata, F. 1996. *Aspectos biológicos y pesqueros del complejo Octopus bimaculatus Verrill, 1883 y O. bimaculoides Pickford y McConnaughey, 1949 (pulpos) de la Bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 64 p.
- Rodríguez-Rúa, I., M. A. Pozuelo, M. J. Prado, Gómez & M. A. Bruzón. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on the Atlantic coast of Andalusia (south of Spain). *Marine Biology*, 147 (4): 927-933.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen. 1984. *FAO species catalogue. Vol.3. Cephalopods of the world. Annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries*. FAO Fish. Synop., 125 (3): 277 p.
- Roper, C. F. E., M. J. Sweeney & F. G. Hochberg. 1995. Cefalópodos. 306-353. *En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V.H. Niem (Eds.). Guía FAO para la identificación para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen I. Plantas e Invertebrados. Roma, Italia.*
- Rosa, R., Costa P.R. & M.L. Nunes. 2004b. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defilippi* (Mollusca: Cephalopoda). *Marine Biology*, 145:563–574.
- Sánchez, P. 2003. Cephalopods from off the pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Scientia Marina*, 67(1):81-90.
- Silva, L., Ramos, F. & I. Sobrino 2004. Reproductive biology of *Eledone moschata* (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cádiz (south-western Spain, ICES Division IXa). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 84: 1221-1226.
- Solís-Ramírez, M.J. & E. A. Chávez. 1986. Evaluación y régimen óptimo de pesca del pulpo en la península de Yucatán, México. *An. Inst. Cien. del Mar*



- y Limnol. Univ. Aut. México.*, 13(3): 1-18.
- Smale, M. J. & P. R. Buchan. 1981. Biology of *Octopus vulgaris* Off the East Coast of South Africa. *Marine Biology*, 65: 1-12.
- Stapp, P. & G. A. Polis. 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia*, 134: 496–504.
- Sumpter, J.P. 1990. General concepts of seasonal reproduction. Chapter 2. 13-31. *En: Munro, D.A., Scott, P.A. & T. J. Lam (Eds.). Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences.* CRC Press. 254 p.
- Sweeney, M. J., C. F. E. Roper, K. M. Mangold, Clarke, M. R. & S. V. Boletzky (Eds.). "*Larval*" and juvenile cephalopods: a manual for their identification. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 282pp.
- Thompson, J. T. & J. R. Voight. 2003. Erectile tissue in an invertebrate animal: the *Octopus* copulatory organ. *J. Zool. Lond.*, 261: 101–108.
- Van Heukelem, W. F. 1979. Environmental control of reproduction and life span in *Octopus*: an hypothesis. 123-133. *En: Stancyk, S.E. (Ed.). Reproductive Ecology of Marine Invertebrates.* University of Carolina Press. Columbia, E.U. 283 p.
- Van Heukelem, W. F. 1983a. *Octopus cyanea*, 267-276. *En: Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol.I. Species accounts.* Academic Press. Reino Unido. 475 p.
- Van Heukelem, W. F. 1983b. *Octopus maya*, 311-323. *En: Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol.I. Species accounts.* Academic Press. Reino Unido. 475 p.
- Vaz-Pires, P., Seixas, P. & A. Barbosa. 2004. Aquaculture potential of the common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797): a review. *Aquaculture*, 238: 221-238.
- Villanueva, R., C. Nozais & S. v. Boletzky. 1995. The planktonic life of octopuses. *Nature*, 377:107.
- Voight, J.R. 1995. Sexual dimorphism and niche divergence in a mid-water octopod (Cephalopoda: Bolitaenidae). *The Biological Bulletin*, 189:113-119.
- Voss, L. G. 1985. Octopus fishery information leaflet. *Gulf and South Atlantic Fisheries Development Foundation.* Miami. 11 p.
- Wakida, K.A., M. Pérez-Pérez, R. Burgos-Rosas, J. Santos-Valencia, K.



- Cervera- Cervera, Espinosa-Méndez, J.C. & R. Mena Aguilar. 2003. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la península de Yucatán 2003. Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. Crip Yucalpetén. Doc. Interno., 12 p.
- Webber, H. H. 1977. Gastropoda: Prosobranchia. 1-97. *En: Giese, A. & J. S. Pearse (Eds.). Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. IV. Molluscs: Gastropods and Cephalopods.* Academic Press. New York. 369pp.
- Wells, M.J. & J. Wells. 1959. Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*. *Experimental Biology*, 36(1): 1-33.
- Wells, M. J. & J. Wells. 1975. Optic gland implants and their effects on the gonads of *Octopus*. *J. Exp. Biol.*, 62: 579-588.
- Wells, M. J. & J. Wells. 1977. Cephalopoda: Octopoda. 291-336. *En: Giese, A. & J. S. Pearse (Eds.). Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. IV. Molluscs: Gastropods and Cephalopods.* Academic Press. New York. 369 p.
- Wodinsky, J. 1972. Breeding season of *Octopus vulgaris*. *Marine Biology*, 16: 59-63.
- Young, J.Z. 1965. The nervous pathways for poisoning, eating and learning in *Octopus*. *J. Exp. Biol.*, 43: 581-593.
- Zamora, C.M. & P.A. Olivares. 2004. Variaciones bioquímicas e histológicas asociadas al evento reproductivo de la hembra de *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Int. J. Morphol.*, 22(3): 207-216.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. *Prentice-Hall*. New Jersey. 619 p.
- Zlatanos, S., K., Laskaridis, Feist, Ch. & A. Sagredos. 2006. Proximate composition, fatty acid analysis and protein digestibility-corrected amino acid score of three Mediterranean cephalopods. *Mol. Nutr. Food Res.*, 50: 967-970.

