



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL PULPO
Octopus hubbsorum Berry, 1953
(CEPHALOPODA, OCTOPODIDAE) EN LA ISLA
ESPÍRITU SANTO, GOLFO DE CALIFORNIA,
MÉXICO.

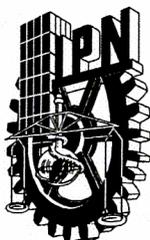
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

RICARDO PLIEGO CÁRDENAS

LA PAZ, B.C.S., MARZO DE 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO 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 4 del mes de Marzo del 2009 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:

**“BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL PULPO *Octopus hubbsorum* Berry, 1953
(CEPHALOPODA, OCTOPODIDAE) EN LA ISLA ESPÍRITU SANTO, GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO”**

Presentada por el alumno:

PLIEGO
Apellido paterno

CÁRDENAS
materno

RICARDO
nombre(s)

Con registro:

A	0	7	0	3	3	2
---	---	---	---	---	---	---

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. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

PRESIDENTE

DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONES

SECRETARIO

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ

SEGUNDO VOCAL

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ
2°. DIRECTOR

TERCER VOCAL

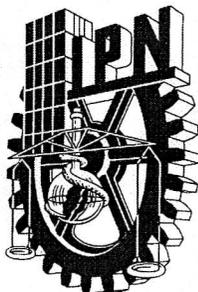
MC. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 4 del mes Marzo del año 2009, el (la) que suscribe BIOL. RICARDO PLIEGO CÁRDENAS alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A070332 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ y DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL PULPO *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (CEPHALOPODA, OCTOPODIDAE) EN LA ISLA ESPÍRITU SANTO, GOLFO DE 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: rip_rojo@hotmail.com fdoming@ipn.mx

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

BIOL. RICARDO PLIEGO CÁRDENAS

nombre y firma

A mis padres

y

a Fa

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, Dr. Federico García Domínguez y Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez. Gracias por todo el apoyo y ayuda brindada.

Al Dr. Marcial Arellano Martínez, Dr. Oscar Holguín Quiñones y M. en C. Marcial Villalejo Fuerte por sus respectivos comentarios y sugerencias para el presente trabajo.

Al Dr. Jorge López Rocha, gracias por enseñarme y auxiliarme con el proceso histológico.

A Manuel y Ciro por ayudarme en la recolección de los pulpos.

A toda mi familia, la cual es bastante. Gracias por todo, especialmente por el tiempo invertido para revisar la tesis y por sus comentarios sobre la misma.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por permitirme realizar el posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Fomento de Investigadores (PIFI) por el soporte económico otorgado.

Y finalmente, pero no menos importante, a mis compañeros del CICIMAR y del Laboratorio de Invertebrados. Gracias por la ayuda.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	I
LISTA DE TABLAS	II
GLOSARIO	III
RESUMEN	VI
ABSTRACT	VII
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	3
2.1. Descripción de <i>Octopus hubbsorum</i>	3
2.2. Sistema reproductor del género <i>Octopus</i>	4
2.3. Maduración	5
2.4. Escalas de madurez.....	6
2.5. Ciclo gametogénico.....	6
2.6. Fertilización y fecundación en <i>Octopus</i>	8
2.7. Fecundidad	8
2.8. Patrón de desove	8
2.9. Temporadas reproductivas en <i>Octopus</i>	9
2.10. Temporada reproductiva de <i>Octopus hubbsorum</i>	10
III. JUSTIFICACIÓN	11
IV. OBJETIVO GENERAL	12
4.1 Objetivos específicos	12
V. ÁREA DE ESTUDIO	13
5.1. Localización geográfica.....	13
5.2. Clima.....	13
5.3. Temperatura superficial del mar.....	14
5.4. Salinidad	14
5.5. Productividad	14
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	16
6.1. Proporción sexual	16
6.2. Madurez gonádica y época de reproducción	16
6.2.1. Fases de desarrollo gonádico.....	16

6.2.2. <i>Diámetro promedio mensual de los ovocitos</i>	17
6.2.3. <i>Índices biológicos</i>	17
6.3. Talla y peso de madurez.....	18
6.4. Fecundidad	18
6.4.1. <i>Muestra mínima</i>	18
6.4.2. <i>Fecundidad potencial</i>	18
6.4.3. <i>Fecundidad relativa</i>	19
6.5. Temperatura.....	19
VII. RESULTADOS	20
7.1. Proporción sexual	20
7.2. Madurez gonádica.....	21
7.3. Ciclo reproductivo y época de reproducción	24
7.4. Diámetro de los ovocitos	25
7.5. Índices biológicos.....	26
7.6. Relación entre la temperatura y el periodo reproductivo	29
7.7. Talla y peso de madurez.....	31
7.8. Fecundidad	33
VIII. DISCUSIÓN	36
IX. CONCLUSIONES	44
X. RECOMENDACIONES	45
XI. LITERATURA CITADA	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	<i>Octopus hubbsorum</i> recién capturado (a) y a punto de ser disecado (b).	3
Figura 2.	Esquema del sistema reproductor femenino (a) y masculino (b) de <i>Octopus bimaculatus</i>	4
Figura 3.	Cambios morfológicos en los folículos de <i>Octopus vulgaris</i>	7
Figura 4.	Localización de la Isla Espíritu Santo.	15
Figura 5.	Número de machos y hembras de <i>Octopus hubbsorum</i> recolectados en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	20
Figura 6.	Fases de desarrollo gonádico de hembra de <i>Octopus hubbsorum</i>	22
Figura 7.	Fases de desarrollo gonádico de macho de <i>Octopus hubbsorum</i>	23
Figura 8.	Variación mensual de las fases de desarrollo gonádico de hembras de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	24
Figura 9.	Variación mensual de las fases de desarrollo gonádico de machos de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	25
Figura 10.	Diámetro promedio mensual de los ovocitos de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	26
Figura 11.	Variación mensual del índice gonadosomático de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	27
Figura 12.	Variación del índice gonadosomático respecto al estado de desarrollo gonádico de hembra de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	27
Figura 13.	Variación mensual del índice hepatosomático de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	28
Figura 14.	Variación del índice hepatosomático respecto al estado de desarrollo gonádico de hembra de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	29
Figura 15.	Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y del índice gonadosomático de las hembras de <i>Octopus hubbsorum</i>	30

Figura 16.	Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y del diámetro de los ovocitos de <i>Octopus hubbsorum</i> .	30
Figura 17.	Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y de la frecuencia de hembras maduras y en predesove de <i>Octopus hubbsorum</i>	31
Figura 18.	Curva de madurez de la longitud total de hembras y machos de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.....	32
Figura 19.	Curva de madurez del peso total de hembras y machos de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.	32
Figura 20.	Relación entre la fecundidad potencial y el peso del ovario de hembras en predesove de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S.....	34
Figura 21.	Relación entre la fecundidad potencial y el peso total de hembras de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S.	34
Figura 22.	Relación entre la fecundidad potencial y la talla total de hembras de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S..	35

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Fases de desarrollo gonádico de hembra de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo.	21
Tabla 2.	Fases de desarrollo gonádico de macho de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo.	22
Tabla 3.	Constantes del modelo logístico (α y β) y coeficiente de regresión (r) para la longitud y el peso total de hembras y machos de <i>Octopus hubbsorum</i> en la Isla Espíritu Santo, B. C. S.	33

GLOSARIO

Cavidad del manto. Cavidad localizada entre el manto y la masa visceral en donde están alojadas las branquias y donde desembocan los nefridios y el ano.

Células foliculares. Células que envuelven a los ovocitos y que se encargan de la nutrición de los mismos y de permitir el paso de precursores de vitelo.

Ciclo gametogénico. La serie de fases o eventos que ocurren repetidamente en la gónada para la producción de gametos.

Ciclo reproductivo. La proporción de las distintas fases de desarrollo de un organismo a través del tiempo.

Cirros. Apéndices o papilas alargadas, en forma de dedo, que están presentes a lo largo de los costados de los brazos en la región oral de los pulpos cirrados

Complejo insular. Conjunto o grupo de islas geográfica y/o geológicamente relacionadas.

Corión. Membrana que rodea al ovocito y que es secretada por las células foliculares. Es la primera capa que cubre al gameto.

Epitelio germinal. Epitelio peritoneal colonizado por las células germinales y que al final del desarrollo embrionario se localiza en las gónadas conteniendo las células sexuales.

Espermatóforo. Estructura tubular producida por los cefalópodos machos y que contiene a los espermatozoides.

Excurrente. Cuando se refiere a conductos u orificios cuyos contenidos fluyen hacia el exterior.

Fecundidad. Número de huevos desovados individualmente por una hembra.

Fecundidad potencial. Número de ovocitos en el ovario antes del desove.

Fecundidad relativa. Número de ovocitos por gramo de hembra.

Gonocórico. Organismo que posee un solo aparato reproductor (masculino o femenino).

Glándula digestiva. Órgano del aparato digestivo que se encarga de la síntesis y secreción de enzimas, absorción, almacenamiento de reservas lipídicas y excreción de los residuos de la alimentación.

Glándula óptica. Órgano localizado en el tracto óptico de los cefalópodos y que secreta hormonas que controlan la madurez sexual. Está conectada a los lóbulos ópticos del cerebro.

Glándula oviductal. Órgano situado en la región distal de los oviductos y que se encarga de secretar las capas finales que envuelven al huevo y en el caso del género *Octopus*, de almacenar los espermatozoides.

Hectocotilo. Brazo modificado en los machos de los cefalópodos utilizado para transferir los espermátóforos a las hembras.

Oviducto. Conducto genital de las hembras por el que los óvulos son dirigidos hacia el exterior en el desove

Panga. Embarcación menor con un motor fuera de borda, y ocasionalmente, con motor estacionario.

Pie. Órgano muscular de los moluscos que, generalmente, sirve para la locomoción y adherencia del organismo.

Pesca artesanal. Actividad de extracción de recursos acuáticos, ejecutada con embarcaciones menores que no cuentan con maquinaria de cubierta accionada con fuerza electromotriz para el auxilio de las operaciones de pesca.

Saco de Needham. Bolsa membranosa que forma parte del aparato reproductor de los cefalópodos machos y que sirve para el almacenamiento de los espermátóforos.

Talla de madurez. Talla a la cual el 50 % de los individuos de una población son sexualmente activos o maduros.

Peso de madurez. Peso en el cual el 50 % de los individuos de una población son sexualmente activos o maduros.

Vitelo. Sustancia nutritiva en forma de gránulos localizada en el citoplasma del ovulo y que sirve para que el embrión se alimente.

Vitelogénesis. Proceso de síntesis de vitelo en el ovocito.

Zona núcleo. Área delimitada para protección cuyo fin es la preservación de los ecosistemas y sus respectivos elementos.

RESUMEN

El pulpo *Octopus hubbsorum* es una especie bentónica que habita hasta una profundidad de 30 metros y tiene una distribución que comprende desde el Golfo de California hasta el sur de Oaxaca. Es el principal componente de la pesca artesanal de pulpo de la costa oeste de México. A pesar de su importancia, son pocos los estudios biológicos con los que se cuenta para esta especie. El objetivo principal de este trabajo fue describir algunas características reproductivas de *O. hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California. La recolecta de los organismos se realizó de junio del 2006 a junio del 2007. Se registró la longitud y el peso total de cada ejemplar. El periodo reproductivo se determinó utilizando la técnica histológica y el índice gonadosomático (IGS). Se calculó el índice hepatosomático (IHS) con el propósito de evidenciar si las sustancias de reserva de la glándula digestiva son utilizadas para el crecimiento de las estructuras reproductivas. Adicionalmente se calcularon la talla y peso de madurez y la fecundidad potencial y relativa. Un total de 230 individuos fueron recolectados, 106 (46%) hembras y 124 (54%) machos. La proporción sexual total (0.85hembra:1macho) no fue significativamente diferente de 1:1 ($P>0.05$) excepto en noviembre (0.3:1). Se establecieron cuatro etapas de madurez gonádica para ambos sexos (inmaduro, desarrollo, maduro y predesove/eyaculado). Las hembras en predesove se observaron de septiembre a diciembre y en marzo. La maduración del ovario es asincrónica durante las primeras etapas y sincrónica durante la última. Los machos maduros se encontraron durante todo el muestreo. Los resultados del IGS para hembras mostraron valores altos en septiembre y en diciembre mientras que para machos no hubo una tendencia clara. La temporada reproductiva ocurrió cuando los valores de la temperatura eran de 24 a 30°C. Se observó que en la fase de desarrollo de las hembras los nutrientes almacenados en la glándula digestiva son utilizados para el crecimiento de las gónadas. La talla y peso de madurez fue de 390 mm y 444 g para los machos y de 490 mm y 686 g para las hembras, respectivamente. La fecundidad potencial fue de $205,144 \pm 67,207$ ovocitos por hembra y la relativa de 242 ± 145 ovocitos por gramo de hembra.

ABSTRACT

Octopus hubbsorum is a benthic species that is found down to a depth of 30 m. It is distributed from the Gulf of California to the southern coast of Oaxaca. It is the main species of octopods targeted by artisanal fisheries all over the west coast of Mexico. Despite this importance the species has been poorly studied. The main objective of this work was to describe some reproductive aspects of *O. hubbsorum* at Isla Espíritu Santo, Gulf of California. The organisms were sampled between June 2006 and June 2007. The total length and weight were measured. The reproductive cycle was determined using the histological technique and the gonadosomatic index (GSI). The hepatosomatic index (HSI) was estimated in order to determine whether storage materials in this digestive gland are used towards the growth of reproductive structures. Additionally, the size and weight of maturity and the potential and relative fecundity were estimated. A total of 230 octopuses was recollected, 106 (46%) were females and 124 (54%) were males. The total sex ratio (0.85 female:1male) was not different of a 1:1 relationship ($P>0.05$) except in November (0.3:1). Four different stages were identified for both sexes (immature, maturing, mature, prespawning/eyaculated). Prespawning females were found from September to December and March. The ovary maturation was asynchronous during the early stages and synchronous during the last stage. Mature males were found throughout the sampling period. While high values of GSI were observed during September and December for the females, no clear trends were observed for the males. No correlation was found ($P>0.05$) between GSI and temperature, nevertheless the reproductive season occurs at temperatures ranging from 24 to 30°C. The results of the HSI suggest that maturing females use the nutrients allocated in the digestive gland towards gonad growth. The size and weight at maturity was 390 mm and 444 g for males and 490 mm and 686 g for females, respectively. The potential fecundity was $158,525 \pm 103,41$ oocytes per female and the relative fecundity was 242 ± 145 oocytes per gram of female.

I. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos tienen características muy particulares que los distinguen de los demás moluscos; las más notables son la ausencia de una concha externa, a excepción de *Nautilus*, y la modificación del pie en brazos y tentáculos. Son organismos gonocóricos, los machos se distinguen de las hembras por tener un brazo modificado llamado hectocotilo cuya función es la de transferir los espermátóforos a las hembras. No se han reportado organismos hermafroditas. Quizá la característica más interesante en los cefalópodos es la semelparidad. La mayoría de los cefalópodos son semélparos, es decir, el organismo se reproduce en una sola ocasión pero también existen la iteroparidad, en donde el individuo tiene varios periodos reproductivos y es capaz de regenerar la gónada entre cada ciclo.

La clase Cephalopoda se divide en tres subclases: Ammonoidea, Nautiloidea y Coleoidea, en esta última se encuentra la familia Octopodidae, la cual comprende a pulpos incirrados de hábitos principalmente bentónicos que se caracterizan por tener ocho brazos circumorales que están provistos de ventosas dispuestas en una o dos líneas. El género *Octopus* es el que sobresale de esta familia por su importancia pesquera y su gran variedad de especies, se han descrito alrededor de 100 taxa, además ha sido la base para el conocimiento general de los cefalópodos (Boyle y Rodhouse, 2005).

En México se han registrado nueve especies de *Octopus* para las costas del Pacífico y el Golfo de California: *O. alecto*, *O. bimaculatus*, *O. chierchiae*, *O. digueti*, *O. fitchi*, *O. hubbsorum*, *O. penicillifer*, *O. rubescens* y *O. veligero* (Keen, 1971; Hochberg, 1980; Roper *et al.*, 1995; Sánchez, 2003; Kerstitch y Bertsch, 2007). De todos estos, *O. hubbsorum* es el pulpo que más se captura a lo largo de la costa occidental mexicana (López-Uriarte *et al.*, 2005) y es el que soporta la pesquería de pulpo en las costas de Jalisco y Oaxaca (Aguilar-Chávez, 1995; Alejo-Plata y Cerdaneres-Ladrón de Guevara, 2002).

O. hubbsorum es un cefalópodo común en el Pacífico Mexicano; se distribuye desde el Golfo de California hasta Salina Cruz, Oaxaca pero posiblemente también se

encuentra al sur de las costas mexicanas (López-Uriarte *et al.*, 2005). Es una especie bentónica que habita sustratos rocosos y arenosos de las zonas inter y submareal hasta los 30 metros de profundidad (López-Uriarte *et al.*, 2005). En el Golfo de California suele coexistir con *O. bimaculatus* (Norman, 2003; López-Uriarte *et al.*, 2005).

Los estudios reproductivos en cefalópodos son comunes debido a la importancia pesquera de estos moluscos y son necesarios porque ofrecen información relevante para un manejo adecuado del recurso. En México, la pesquería de pulpo ocupa el tercer lugar a nivel nacional por su valor comercial, superado únicamente por el camarón y el atún (Carta Nacional Pesquera, 2004), y el octavo por el volumen de su captura (SAGARPA, 2003). A pesar de esto, son pocos los trabajos de reproducción de pulpos que existen en el país y gran parte del conocimiento sobre las características reproductivas de los octópodos que se distribuyen en México, se ha generado en años recientes (Gómez-Solano *et al.*, 2006; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007; Bravo-Olivas, 2008; Castellanos-Martínez, 2008; Jiménez-Badillo *et al.*, 2008).

En el presente trabajo se establece el ciclo reproductivo de *O. hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo con base en observaciones histológicas de las gónadas y por la utilización del índice gonadosomático, además, se describen aspectos reproductivos como su fecundidad, talla de madurez y proporción sexual, información que podrá ser empleada para un mejor manejo de la población.

II. ANTECEDENTES

2.1. Descripción de *Octopus hubbsorum*

O. hubbsorum tiene un cuerpo de redondo a ovalado, con brazos robustos y musculosos (Fig. 1). El hectocotilo es diminuto. La longitud máxima del manto reportada es de 90 mm (Roper *et al.*, 1995). Las hembras suelen ser más pesadas que los machos (López-Uriarte, 2007). Tiene un ciclo de vida corto, aproximadamente de 10 meses; las hembras son las que viven más tiempo y pueden alcanzar una longevidad de hasta 15 meses (López-Uriarte, 2006). Es un depredador oportunista que se alimenta principalmente de crustáceos decápodos, seguido de moluscos y peces (Sánchez y Alejo, 2004; López-Uriarte, 2006), aunque también se ha reportado que bivalvos de la familia Carditidae son comunes en su dieta (Raymundo-Huizar, 1995). López-Uriarte (2006) menciona que las hembras se alimentan principalmente de moluscos mientras que los machos lo hacen de crustáceos. La especie ha sido confundida con *O. veligero* en los trabajos realizados por Leyva-Villarreal *et al.* (1987) y González-Rendón *et al.* (1990) (Aguilar-Chávez, 1995; Sánchez, 2003; López-Uriarte *et al.*, 2005).

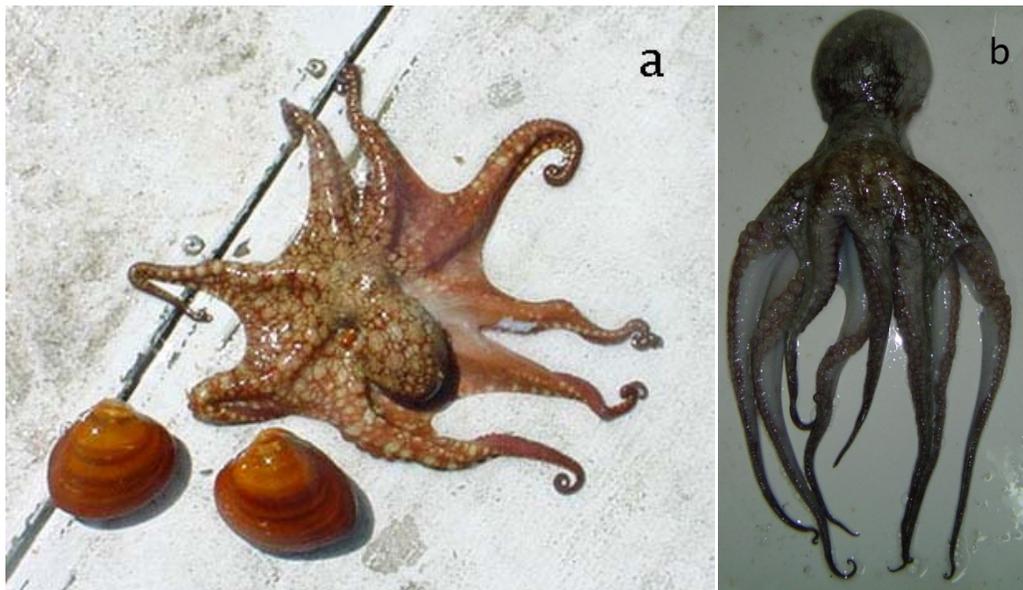


Figura 1. *Octopus hubbsorum* recién capturado (a) y a punto de ser disecado (b).

2.2. Sistema reproductor del género *Octopus*

Las hembras tienen un ovario, situado en la parte posterior de la cavidad del manto, el cual está conectado a uno o dos oviductos. En los pulpos cirrados sólo existe un oviducto, mientras que en los pulpos sin cirros existe un par (Fig. 2a). Presentan un par de glándulas oviductales cuya función es la de secretar sustancias que envuelven al huevo antes del desove y también como un depósito para el almacenamiento de los espermatozoides (Froesch y Marthy, 1975).

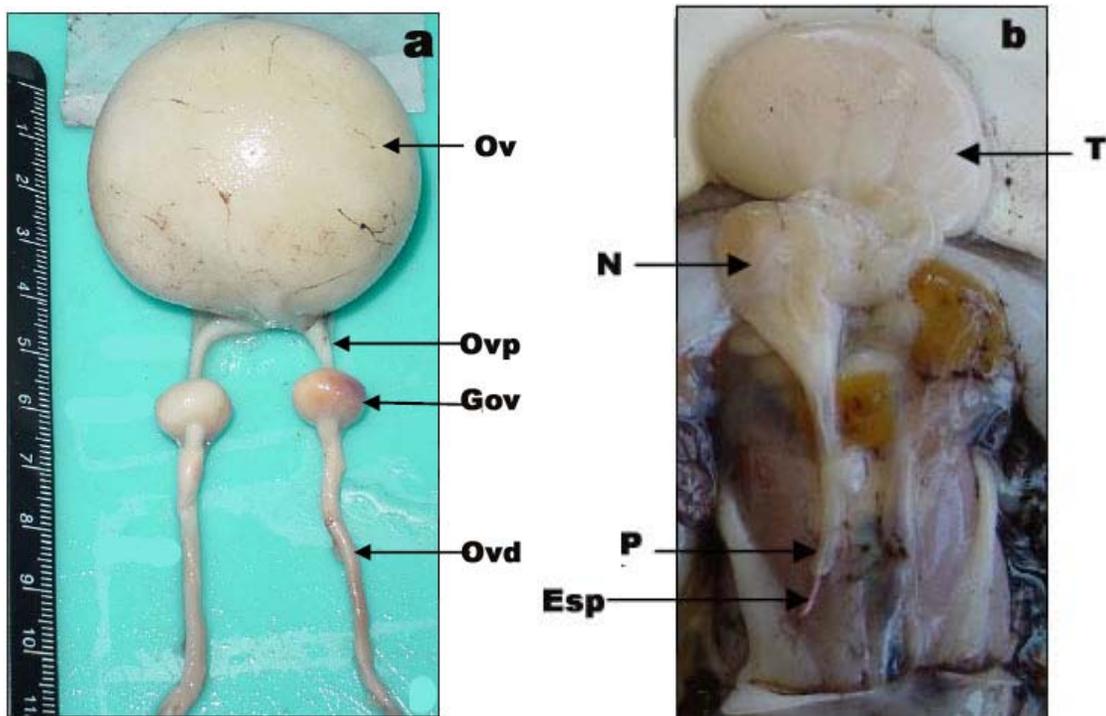


Figura 2. Esquema del sistema reproductor femenino (a) y masculino (b) de *Octopus bimaculatus*. Espermatóforo (Esp), glándula oviductal (Gov), complejo de la bolsa de Needham (N), ovario (Ov), oviducto distal (Ovd), oviducto proximal (Ovp), ducto excurrente o pene (P), testículo (T) (Tomado de Castellanos-Martínez, 2008).

El sistema reproductor de los machos está constituido por un testículo que también está ubicado en la parte posterior del manto (Fig. 2b). Los espermatozoides son dirigidos a través de los conductos seminales deferentes hacia las glándulas espermatóforicas que se encargan de empaquetarlos para formar de esta manera a los espermátóforos y éstos se almacenan en el saco espermatóforico o saco de

Needham para posteriormente ser liberados por el conducto excurrente o pene. Sin embargo, este último término es incorrecto debido a que el conducto no es utilizado para transferir los gametos. Para esta función los machos emplean el hectocotilo, que por lo general es el tercer brazo derecho en pulpos (Boyle y Rodhouse, 2005).

2.3. Maduración

Los cefalópodos son organismos con un ciclo de vida corto y con un rápido crecimiento, se ha visto que generalmente suelen vivir de uno a dos años. En los cefalópodos pequeños y medianos de aguas templadas y tropicales, el periodo reproductivo y la vida máxima del organismo coincide aproximadamente con un ciclo anual, mientras que en individuos grandes y de hábitat frío puede llevar más tiempo en alcanzar la madurez (Wood y O'Dor, 2000; Boyle y Rodhouse, 2005). Los estudios que se han realizado en diversos *Octopus* han demostrado que los organismos se reproducen estacionalmente, pero con una pequeña parte de la población lista para reproducirse a lo largo del año. Una peculiaridad de los octópodos es que los machos maduran a menor talla y peso que las hembras (Cortez *et al.*, 1995; Hernández-García, 2002; Silva *et al.*, 2002; Cardoso *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Boyle y Rodhouse, 2005; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007; Otero *et al.*, 2007; Castellanos-Martínez, 2008).

La maduración en los cefalópodos, como en muchos animales, está regulada hormonalmente (Di Cosmo *et al.*, 2001) y por la acción de factores ambientales como la temperatura, el fotoperiodo y la disponibilidad del alimento (Van Heukelem, 1979). Wells y Wells (1959) demostraron que la glándula óptica de los pulpos es la encargada de que los organismos maduren, ésta secreta hormonas que provocan la producción de proteínas para la formación del vitelo (O'Dor y Wells, 1973). La glándula es controlada por el cerebro el cual a su vez es estimulado por el fotoperiodo (Van Heukelem, 1979; Mangold, 1987). Se ha observado que cuando los pulpos están expuestos a una baja intensidad luminosa los individuos maduran sexualmente y esto se debe a que la glándula óptica está principalmente activa en condiciones de luz escasa (Zúñiga *et al.*, 1995).

Se ha reportado también que la temperatura es otro agente importante en el control de la reproducción, en elevadas temperaturas el pulpo alcanza más rápido su madurez (Van Heukelem, 1979; Forsythe y Hanlon, 1988). En un experimento realizado en *O. bimaculoides*, Forsythe y Hanlon (1988) demostraron que los individuos mantenidos a una temperatura de 18°C maduraban hasta 30 días después respecto a aquellos que fueron cultivados a una temperatura de 23°C. En cuanto a la disponibilidad del alimento, Van Heukelem (1979) menciona que la falta de alimento posiblemente acelera la maduración en organismos adultos y la retrasa en organismos jóvenes.

2.4. Escalas de madurez

Para la realización de estudios ecológicos y pesqueros se requiere la asignación detallada de estados de madurez sexual en los organismos ya que facilitan el reconocimiento del periodo de desove de la especie, la talla de madurez, la proporción de sexos en el momento de la reproducción, así como otras características de la población (Boyle y Rodhouse, 2005).

La determinación de los estados de desarrollo sexual se basa en índices y/o escalas. Los índices se calculan a partir de las relaciones entre el peso del organismo y el peso de las distintas estructuras reproductivas, mientras que las escalas son descripciones, macro o microscópicas, del desarrollo de la gónada. En el caso de los cefalópodos existen diversos índices tanto para machos como para hembras. Las etapas de madurez en las hembras, pueden ser expresadas por referencia de las fases de desarrollo de los gametos. En machos la producción de espermatozoides y espermátóforos es continua hasta la muerte. Un macho inmaduro es definido por tener el conducto seminal transparente y un macho maduro por tener el saco de Needham con espermátóforos (Mangold, 1987).

2.5. Ciclo gametogénico

Los ciclos gametogénicos en los cefalópodos pueden dividirse en varias etapas dependiendo del grado de detalle con que se trabaje. Mangold (1987) menciona que la maduración del ovario ha sido dividida de tres a 10 etapas. Rodríguez-Rúa *et al.*

(2005) dividieron el ciclo gametogénico de *Octopus vulgaris* en cuatro etapas para ambos sexos mientras que Oul Mohamed Fall (2001) estableció cinco fases para hembras y cuatro para machos. Di Cosmo *et al.* (2001) separaron la ovogénesis de *O. vulgaris* en cuatro etapas. Olivares *et al.* (2001) describieron nueve fases de maduración en el ovario de *O. mimus* para las costas de Chile. Para la misma especie, Ishiyama *et al.* (1999) propusieron ocho fases para los dos sexos. Sin embargo, se considera que en hembras existen tres fases principales de maduración de los ovocitos (Mangold, 1987; Boyle y Rodhouse, 2005); en la primera etapa los ovocitos son pequeños y están unidos al tejido conectivo del ovario; en la segunda, las células foliculares envuelven a los ovocitos y éstos incrementan su tamaño por la acumulación de lípidos, y en la tercera y última fase, el citoplasma de los ovocitos está completamente lleno de vitelo y la capa de células foliculares se degenera (Fig. 3).

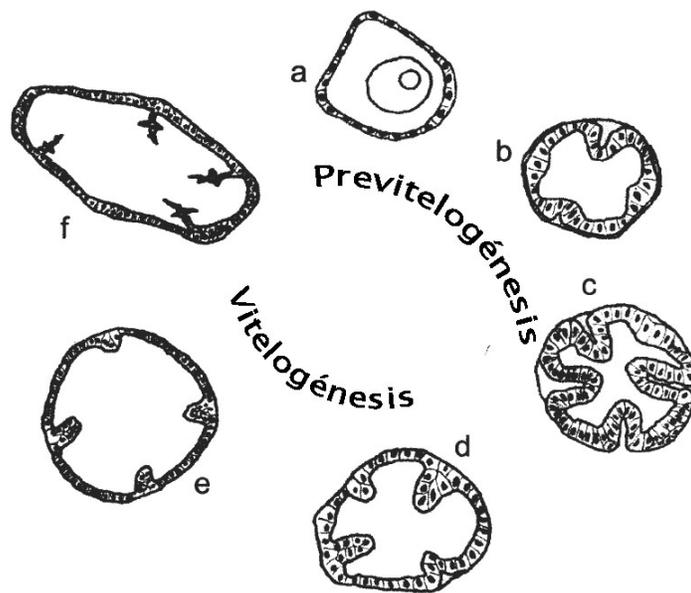


Figura 3. Cambios morfológicos en los folículos de *Octopus vulgaris*. El ovocito es rodeado por células foliculares (a) que posteriormente empiezan a plegarse hacia el interior del ovocito (b y c). En las fases finales la capa de células foliculares comienza a degenerarse y el folículo aumenta de tamaño por la acumulación de vitelo (d, e y f). (Modificado de Di Cosmo *et al.*, 2001).

2.6. Fertilización y fecundación en *Octopus*

En la mayoría de los pulpos no existe algún tipo de cortejo antes del apareamiento (Rocha, 2003; Boyle y Rodhouse, 2005). Sin embargo, se ha documentado que *Octopus cyanea* si presenta un comportamiento precopulatorio, que consiste en cambios de coloración corporal por parte del macho (Van Heukelem, 1983). La fertilización ocurre cuando los espermátóforos son transferidos del ducto excurrente hacia un canal del hectocotilo y por movimientos musculares, los espermátóforos son insertados dentro de la cavidad del manto de la hembra (Boyle y Rodhouse, 2005). Existen dos tipos de copulación en octópodos, uno es a distancia, en donde el macho únicamente estira el hectocotilo para aparearse con la hembra y la otra es abrazando a la hembra y envolviéndola con los brazos (Mangold, 1987). La duración de la copula generalmente es larga (Rocha, 2003) y la fecundación se realiza en la cavidad de la glándula oviductal (Froesch y Marthy, 1975).

2.7. Fecundidad

El número de huevos que puede producir *Octopus* es muy variable, algunas especies pueden producir cientos, de 200-500, como *Octopus briareus*, (Hanlon, 1983) o miles, de 100,000-500,000, en el caso de *O. vulgaris* (Mangold, 1983). Se ha observado que la relación entre el peso corporal y la fecundidad potencial es débil y altamente variable (Boyle y Rodhouse, 2005). De tal forma, que la fecundidad no está estrictamente en función del peso del organismo y quizá esté más ligada a la nutrición (Caamal-Monsreal, 2006).

2.8. Patrón de desove

De acuerdo a la revisión realizada por Rocha *et al.* (2001), el género *Octopus* presenta dos tipos de desoves, la mayoría son desovadores terminales simultáneos, es decir, la puesta ocurre al final del ciclo de vida del organismo. Se caracteriza porque la ovulación es sincrónica y no hay maduración de ovocitos durante el periodo de desove. El otro tipo es el desovador múltiple que se distingue porque la ovulación sucede por grupos y el desove se realiza por lotes en diferentes periodos

de tiempo. Únicamente en *O. chierchiae* se ha observado este patrón reproductivo (Rodaniche, 1984).

2.9. Temporadas reproductivas en *Octopus*

Los estudios reproductivos de pulpo son comunes en Europa, debido a que en esta región el recurso tiene una gran importancia comercial. La especie más estudiada es *O. vulgaris*, se ha señalado que en España la temporada principal de desove es en primavera pero que de acuerdo a la zona, puede haber uno o dos picos reproductivos (Di Cosmo *et al.*, 2001; Hernández-García *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2007).

En Sudamérica se considera que *O. mimus* se reproduce todo el año pero su principal periodo de maduración es en primavera y verano, coincidentemente en estas estaciones fue cuando se encontró una mayor proporción de hembras maduras (Cortez *et al.*, 1995; Ishiyama *et al.*, 1999; Cardoso *et al.*, 2004). La maduración del ovario en este octópodo es asincrónica durante el inicio de su ciclo de vida (Olivares *et al.*, 2001) y se ha observado que durante la fase final la condición del organismo es muy pobre (Cortez *et al.*, 1995).

Con respecto a octópodos que se distribuyen en México, Gómez-Solano *et al.* (2006) reportaron que *O. maya* tiene dos periodos de desove en Campeche, el primero es en junio-julio y el segundo es en noviembre-diciembre y que el desarrollo del ovario es asincrónico en las primeras etapas. En las costas de Veracruz, la principal actividad reproductiva de *O. vulgaris* es en invierno, específicamente de enero a marzo (Jiménez-Badillo *et al.*, 2008).

O. bimaculatus es otra especie para la cual se ha señalado su periodo reproductivo en costas mexicanas. En el norte del Golfo de California el pulpo se reproduce de junio a septiembre, lo que corresponde a la temporada cálida (26°-30°C). Cabe destacar que en estos meses se registró el máximo diámetro de los ovocitos. Se ha observado que los machos de esta especie son más abundantes en julio y, al igual que la mayoría de los pulpos, que maduran a menor talla (124.5 mm de longitud del manto) y peso (757 g) que las hembras, estas últimas son sexualmente maduras

cuando miden 143.5 mm y pesan 1029 g. Como en *O. mimus* y *O. maya*, el crecimiento de los ovocitos de *O. bimaculatus* es asincrónico en las primeras fases de madurez (Castellanos-Martínez, 2008).

2.10. Temporada reproductiva de *Octopus hubbsorum*

No obstante que *O. hubbsorum* es el principal componente de la pesca de pulpo en la costa occidental mexicana, existe una carencia de estudios sobre su biología. Sin embargo, los trabajos pesqueros realizados con esta especie, han abordado algunos aspectos reproductivos; principalmente sobre la época en que se reproduce. Para las costas de Sinaloa el periodo de desove de *O. hubbsorum* es de enero a junio, se reportó que llega a desovar de 148,000 a 700,000 huevos. Dicho periodo coincidió con la temperatura más baja y con la mayor abundancia de pulpos durante el año (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; González-Rendón *et al.*, 1990); cabe mencionar que en estos dos trabajos de acuerdo a Aguilar-Chávez (1995), Sánchez (2003) y López-Uriarte *et al.* (2005) se confundió a la especie con *O. veligero*.

En las costas del sur de Jalisco, Aguilar-Chávez (1995) reportó para *O. hubbsorum* dos picos reproductivos, uno en junio y el otro en septiembre, mientras que Raymundo-Huizar (1995) indicó que la madurez gonádica se alcanza en agosto. Ambos autores utilizaron un índice de condición simple o índice ponderal para determinar la temporada reproductiva.

Otro estudio realizado en la costa de Jalisco es el de López-Uriarte y Ríos-Jara (2007) en donde encontraron individuos en desove durante todo el año pero con un máximo de organismos maduros de febrero a junio. Ellos asocian la presencia constante de hembras maduras con la temperatura cálida del mar durante casi todo el año. También estimaron una talla de madurez de 115 mm de longitud del manto para las hembras y de 58 mm para los machos y un peso de madurez de 758 y 222 g respectivamente. La fecundidad que calcularon para la especie en esta región fue de 62,470-424,546 ovocitos por hembra.

En la franja costera de Oaxaca, Sánchez *et al.* (2003) registraron hembras maduras de *O. hubbsorum* durante marzo y abril, resultado que coincidió con una alta temperatura superficial del mar y con una mayor abundancia de pulpos.

En el Parque Nacional Bahía de Loreto, Baja California Sur, Bravo-Olivas (2008) señaló que la especie se reproduce en dos periodos: uno primario en junio-septiembre y otro secundario en febrero-marzo. El primero relacionó su aparición con la alta temperatura (26°C), mientras que en el segundo sugirió que está relacionado con la reducción del fotoperiodo. Ambos periodos concordaron con los valores más altos del área de los ovocitos los cuales fueron registrados en febrero y julio. La misma autora indicó que *O. hubbsorum* utiliza las reservas de la glándula digestiva para el comienzo de su temporada reproductiva y que la condición es mayor en las hembras maduras y menor en las que desovan. Reportó que la proporción sexual está sesgada hacia los machos (1:0.73) y que éstos maduran a los 497 mm mientras que las hembras lo hacen a los 596 mm.

De acuerdo con todas estas referencias, la principal temporada reproductiva de *O. hubbsorum* en el Pacífico mexicano ocurre en primavera, de febrero a junio. Pero en el Golfo de California parece que los octópodos se reproducen principalmente en verano, de junio a septiembre, cuando las temperaturas son más cálidas.

III. JUSTIFICACIÓN

El pulpo *Octopus hubbsorum* es una especie ampliamente capturada en la costa del Pacífico mexicano. Se considera que la pesquería está aprovechada al máximo sustentable, sin embargo, se cree que en algunos sitios de Baja California Sur aún tiene potencial de desarrollo. Debido a esto, a que la zona de estudio es una área natural protegida y al desconocimiento de varios aspectos reproductivos de la especie, es necesario obtener información sobre la biología de *O. hubbsorum* que permita complementar la reglamentación de su captura. Además, este mismo conocimiento podría ser empleado en el programa de manejo del Parque Nacional Archipiélago Espíritu Santo, Golfo de California.

IV. OBJETIVO GENERAL

- Describir algunas de las características reproductivas de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

4.1 Objetivos específicos

- Determinar la proporción de sexos.
- Establecer la época de reproducción.
- Estimar el diámetro promedio mensual de los ovocitos.
- Determinar la relación entre la temperatura y el ciclo reproductivo.
- Estimar la talla de madurez.
- Estimar la fecundidad potencial.

V. ÁREA DE ESTUDIO

La Isla Espíritu Santo forma parte del complejo insular del mismo nombre y pertenece al Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California. Recientemente el complejo fue declarado Parque Nacional Archipiélago Espíritu Santo para referirse exclusivamente a la zona marina, la superficie del área protegida es de más de 48 mil hectáreas. Las actividades que están permitidas son las relacionadas con la preservación de ecosistemas acuáticos y sus elementos, las de investigación, repoblación, recreación y educación ambiental y el aprovechamiento de los recursos naturales incluyendo la pesca. El parque está constituido por tres zonas núcleo: Los Islotes, Punta Bonanza y Bahía San Gabriel. En estas localidades sólo se permiten actividades de preservación de los ecosistemas y sus elementos, de turismo de bajo impacto ambiental, de investigación científica, monitoreo del ambiente y de educación ambiental.

5.1. Localización geográfica

El complejo insular Espíritu Santo se localiza en el Golfo de California frente a las costas de Baja California Sur, al norte de la ciudad de La Paz. Está situado entre los 24° 24' y los 24° 36' N y entre los 110° 18' y los 110° 27' W. Dos islas mayores sobresalen del complejo: La Partida, de 18.1325 km², y Espíritu Santo, de 83.084 km². En su totalidad, la extensión del complejo es de aproximadamente 101.7515 km² (Fig. 4) (CONANP, 2000, 2006).

5.2. Clima

El área en que se encuentra la isla está dominada por celdas de alta presión durante gran parte del año. La evaporación y precipitación anual media es de 2601.1 mm y de 159.5 mm, respectivamente. Tales condiciones dan lugar a un clima seco árido o desértico. La temperatura promedio anual es de 23.6°C, alcanzando máximos hasta de 44°C y mínimos de 11°C (CONANP, 2000). Las lluvias se concentran en la mitad cálida del año (julio a octubre), septiembre es el mes más lluvioso por la incidencia de fenómenos de baja presión (Arizpe-Covarrubias, 1997; CONANP, 2000).

5.3. Temperatura superficial del mar

La temperatura del mar prácticamente no cambia en el plano horizontal pero en el vertical varía desde 20°C en la superficie hasta 10°C en el fondo (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997). Durante el verano la temperatura alcanza su máximo en septiembre (aproximadamente 30°C) y en el invierno el valor mínimo ocurre en enero (20°C) (CONANP, 2000).

5.4. Salinidad

La salinidad se comporta de manera similar a la temperatura superficial del mar, en el plano horizontal las diferencias son mínimas. El perfil vertical de salinidad presenta valores en la superficie de 34.90 ups y en el fondo de 34.55 ups (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997).

5.5. Productividad

En la Bahía de La Paz se presentan concentraciones de pigmentos de clorofila en la capa superficial de alrededor de 0.15 mg/m⁻³ en el mes de marzo y de 0.3-0.4 mg/m⁻³ a fines de noviembre (CONANP, 2000). En la columna de agua se muestra un comportamiento estacional. En general, las menores concentraciones se registran en verano y otoño y se incrementan en invierno y primavera (CONANP, 2000).



Figura 4. Localización de la Isla Espíritu Santo. Sitio de colecta (★)

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

Las capturas de los pulpos se efectuaron en la Isla Espíritu Santo entre junio de 2006 y junio de 2007. El sitio de recolecta fue la ensenada “El Gallo” (Fig. 4). Los pulpos fueron recolectados mensualmente con gancho y trasladados al Laboratorio de Invertebrados Marinos del CICIMAR. A los ejemplares obtenidos, se les midió la longitud total (Lt) y el peso total (Pt) para posteriormente fijarlos en formaldehído al 10%. Más tarde se extrajo la glándula digestiva y la gónada para ser pesadas (Pgd y Pg, respectivamente). La gónada se cortó transversalmente para obtener una muestra que se deshidrató y se incluyó en parafina para la obtención de cortes de 7 μm de grosor mediante un micrótopo rotatorio. Una vez obtenidos los cortes, se desparafinaron, hidrataron y tiñeron con la técnica hematoxilina-eosina (H-E) (Humason, 1979) para finalmente ser montados con Cytoseal.

6.1. Proporción sexual

La identificación sexual se hizo en el laboratorio cuando las gónadas ya habían sido disecadas. La proporción de sexos total y mensual se estimó dividiendo el número de hembras entre el número de machos. Se empleó la prueba de χ^2 para establecer si la proporción es diferente de 1:1.

6.2. Madurez gonádica y época de reproducción

6.2.1. Fases de desarrollo gonádico

Los cortes histológicos se utilizaron para describir el desarrollo gonádico. De acuerdo a las observaciones realizadas en el microscopio y a las características morfológicas descritas por Olivares *et al.* (2001) y Rodríguez-Rúa *et al.* (2005), el ciclo se dividió en cuatro fases (inmadurez, desarrollo, madurez, predesove/eyaculado). Posteriormente se calcularon las frecuencias relativas mensuales de las fases gonádicas para establecer el periodo reproductivo, definiéndolo como el tiempo cuando hay un mayor número de organismos en predesove.

6.2.2. Diámetro promedio mensual de los ovocitos

Se analizó el crecimiento de los ovocitos mediante un seguimiento del diámetro promedio mensual de los mismos. Para esto, se seleccionaron únicamente las preparaciones histológicas correspondientes a hembras que contenían ovocitos con núcleo y nucléolos visibles (Grant y Tyler, 1983) y por medio del programa Sigma Scan Pro (Ver. 5.0) se midió mensualmente el diámetro de 100 ovocitos tomados al azar. Debido a que los ovocitos no tienen una forma completamente redonda y en ocasiones ésta es irregular, se promedió el diámetro menor y el mayor y el resultado se consideró como el diámetro del ovocito. El mes en el cual se encontró el máximo incremento indicó la temporada de reproducción.

6.2.3. Índices biológicos

Los índices utilizados fueron el gonadosomático (IGS) (Silva *et al.*, 2002), para estimar el grado de madurez del individuo, y el hepatosomático (IHS) (Castro *et al.*, 1992), empleado para determinar el posible uso de sustancias de reservas durante la reproducción. Para corroborar esta transferencia de energía asociada al esfuerzo reproductivo, se realizó una correlación simple entre ambos índices y utilizando únicamente a las hembras puesto que ellas son las que realizan un gasto energético mayor en la época de reproducción. Los índices se calcularon con las siguientes fórmulas:

$$IGS = \left(\frac{Pg}{Pt - Pg} \right) \times 100 ; IHS = \left(\frac{Pgd}{Pt - Pgd} \right) \times 100$$

Se aplicaron análisis de varianza (ANDEVA) de una vía tanto para el diámetro de los ovocitos como para los índices biológicos y se utilizó la prueba de Tukey cuando el análisis señalaba diferencias significativas. Previamente los datos fueron debidamente transformados mediante la función arcoseno cuando éstos no seguían una distribución normal.

6.3. Talla y peso de madurez

La talla ($L_{t50\%}$) y peso de madurez ($P_{t50\%}$) se estimaron con un ajuste de la distribución de frecuencias del peso y la longitud de organismos maduros y en predesove/eyaculados, en clases de 50 mm y 100 g, al modelo logístico:

$$P_i = \frac{1}{1 + \exp[-(\alpha + \beta t_i)]}$$

Donde P_i es la frecuencia de organismos maduros a la talla o peso t_i , α y β son las constantes de regresión y $L_{t50\%}$ y $P_{t50\%} = -\alpha/\beta$ (Silva *et al.*, 2002).

6.4. Fecundidad

La fecundidad potencial y relativa se estimó a partir de ocho ovarios en la etapa de predesove, dos de ellos provenientes de hembras capturadas en Bahía de Loreto.

6.4.1. Muestra mínima

Se realizó previamente un análisis de muestra mínima para determinar el peso representativo de la muestra. Dicho estudio consistió en obtener submuestras por triplicado provenientes de una misma gónada. Se obtuvieron muestras de 0.05, 0.1, 0.15, 0.2, 0.25, 0.3, 0.35 y 0.4 g y fueron colocadas en un portaobjetos con glicerina donde los ovocitos se dispersaron y se contaron con ayuda de un microscopio estereoscópico. El coeficiente de variación fue calculado para cada caso y fue graficado junto con el peso de la submuestra para evaluar la curva y así establecer la muestra mínima representativa (Coma *et al.*, 1995).

6.4.2. Fecundidad potencial

Una vez obtenida la muestra mínima, se tomaron muestras de cada ovario por triplicado de 0.25 g y se procedió al conteo de los gametos de la misma forma anteriormente descrita. El número de ovocitos fue extrapolado al peso total del ovario para obtener la fecundidad para cada muestra.

$$Fecundidad\ potencial = \frac{Po \times Nom}{Pm}$$

Donde P_o es el peso del ovario, Nom es el número de ovocitos de la muestra y P_m es el peso de la muestra. La fecundidad potencial por hembra fue obtenida a partir del promedio de las tres fecundidades estimadas. Se relacionó la fecundidad potencial con la talla y peso del organismo y con el peso del ovario.

6.4.3. Fecundidad relativa

La fecundidad relativa se calculó con la formula:

$$Fecundidad\ relativa = \frac{Fecundidad\ potencial}{Peso\ de\ la\ hembra}$$

6.5. Temperatura

Los datos de la temperatura superficial del mar (TSM) fueron obtenidos con el programa Optimal Interpolation Sea Surface Temperature (Ver. 2.0) desarrollado por el Laboratorio de Modelación y Pronóstico Pesquero del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). La temperatura promedio mensual se utilizó para establecer una posible relación entre ésta y el periodo reproductivo de *Octopus hubbsorum*. Para esto, se empleó una correlación de rangos de Spearman entre el IGS, el diámetro de los ovocitos y la frecuencia de hembras maduras y en predesove con la temperatura.

VII. RESULTADOS

7.1. Proporción sexual

Se obtuvieron 230 pulpos durante el periodo de estudio, 124 machos (54%) y 106 hembras (46%), cuyo rango de talla fue de 12 a 65 cm y de peso de 26.8 a 1400 g. En total, la proporción de sexos fue de 0.85H:1M y no se encontró una diferencia significativa de la proporción esperada 1:1. Al realizar el análisis mensual, se encontró que durante el primer semestre de muestreo, junio-noviembre de 2006, hubo una mayor cantidad de machos que de hembras (Fig. 5). Sin embargo, sólo en noviembre se encontró diferencia significativa ($P < 0.05$), estadísticamente los machos fueron más abundantes (0.3H:1M). Cabe resaltar que también en este semestre se recolectaron más organismos en comparación con el primer semestre de 2007.

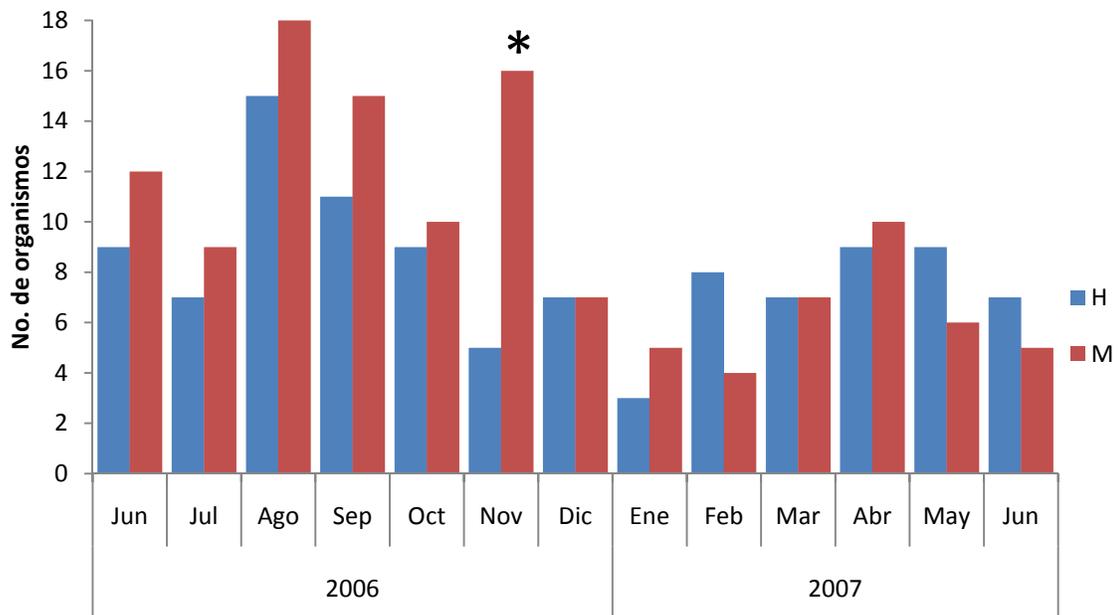


Figura 5. Número de machos y hembras de *Octopus hubbsorum* recolectados en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California. El asterisco (*) señala el mes en que la proporción sexual estuvo a favor de los machos

7.2. Madurez gonádica

Las fases de desarrollo del ciclo gonádico se muestran en las tablas 1 y 2.

Tabla 1. Fases de desarrollo gonádico de hembra de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California.

Fases	Peso del ovario (g)	Diámetro de los ovocitos (μm)	Características
Inmaduro	0.313 \pm 0.283	67 \pm 16.5	Los ovocitos y ovogonias son pequeños y están unidos al tejido conectivo o epitelio germinal del ovario (Fig. 6a).
Desarrollo	1.15 \pm 0.435	85 \pm 19	Comienza la formación de folículos glandulares, se observa una doble capa de células foliculares que envuelve a los ovocitos, los cuales incrementan su tamaño debido a la gran proliferación de las mismas células que se pliegan alrededor y de tal forma que le dan una apariencia reticulada. Se inicia la vitelogénesis (Fig. 6b).
Maduro	6.75 \pm 3.095	143 \pm 52	Los folículos son de gran tamaño. Se observan gránulos de vitelo, secretados por la capa de células foliculares, en el citoplasma de los ovocitos. Comienza la formación de corión (Fig. 6c).
Predesove	65.21 \pm 50.147	387 \pm 118	El citoplasma está completamente lleno de vitelo y la capa de células foliculares es desplazada a la periferia por acción del mismo vitelo de tal forma que los pliegues disminuyen de tamaño. El corión está formado totalmente. El ovario llega a pesar hasta 150 g (Fig. 6d).

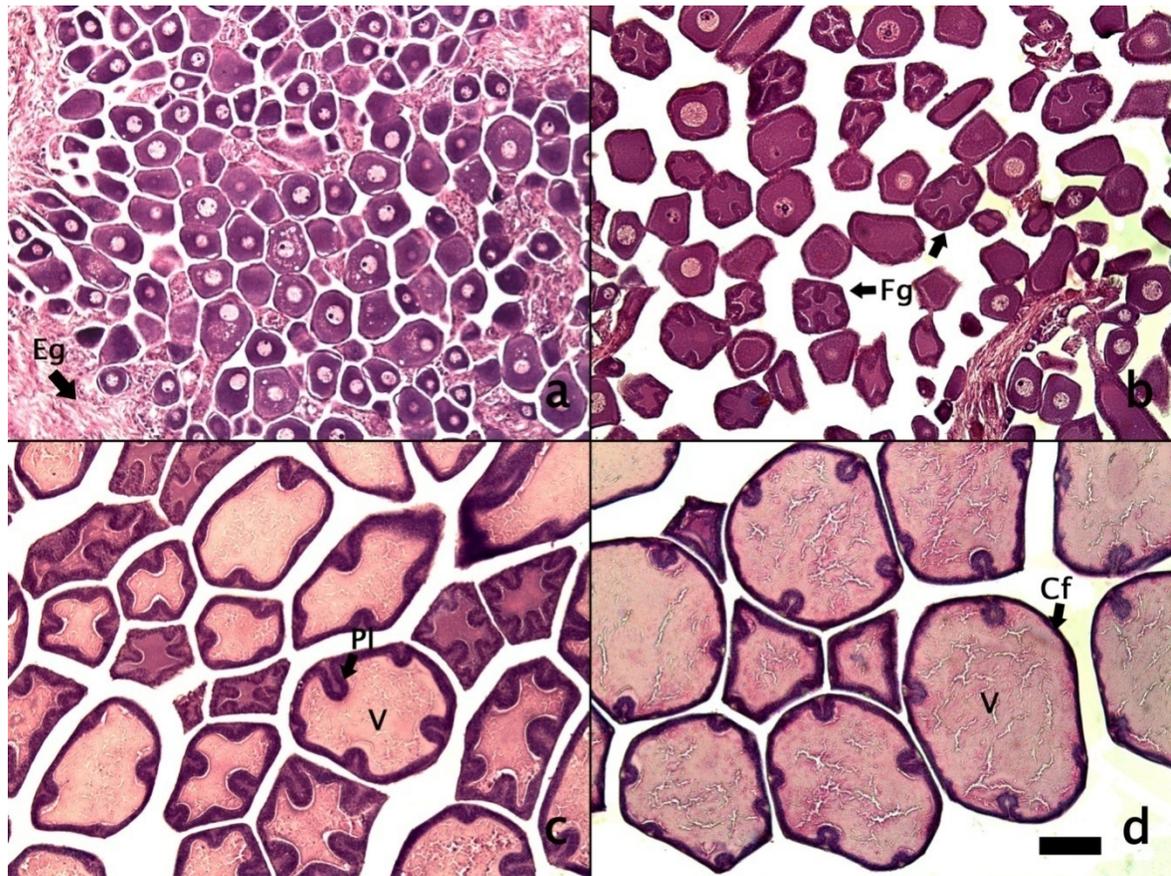


Figura 6. Fases de desarrollo gonádico de hembra de *Octopus hubbsorum*: **a)** inmaduro; **b)** desarrollo; **c)** maduro; **d)** predesove. Células foliculares (Cf), epitelio germinal (Eg), folículos glandulares (Fg), pliegue (Pl) y vitelo (V). Barra=100µm

Tabla 2. Fases de desarrollo gonádico de macho de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

Fase	Peso del testículo (g)	Características
Inmaduro	0.04±0.029	Los conductos seminíferos son pequeños y en el lumen de los mismos todavía no hay presencia de espermatozoides o en su caso hay muy pocos. Las espermatogonias y los espermatocitos están unidos a la pared del testículo (Fig. 7a).
Desarrollo	0.95±0.892	Los túbulos seminíferos aumentan de tamaño por la presencia

de espermatozoides en el centro del conducto (Fig. 7b)

Maduro 2.3 ± 1.60 Los túbulos seminíferos son largos y en el lumen se observa una gran cantidad de espermatozoides. Las células están juntas por el incremento de tamaño de los conductos (Fig. 7c).

Eyaculado 4 ± 2.90 Existen pocas células en el lumen de los conductos debido a la expulsión de los espermatozoides hacia los espermatóforos, de tal forma que se observan áreas vacías o semivacías dentro de los túbulos (Fig. 7d).

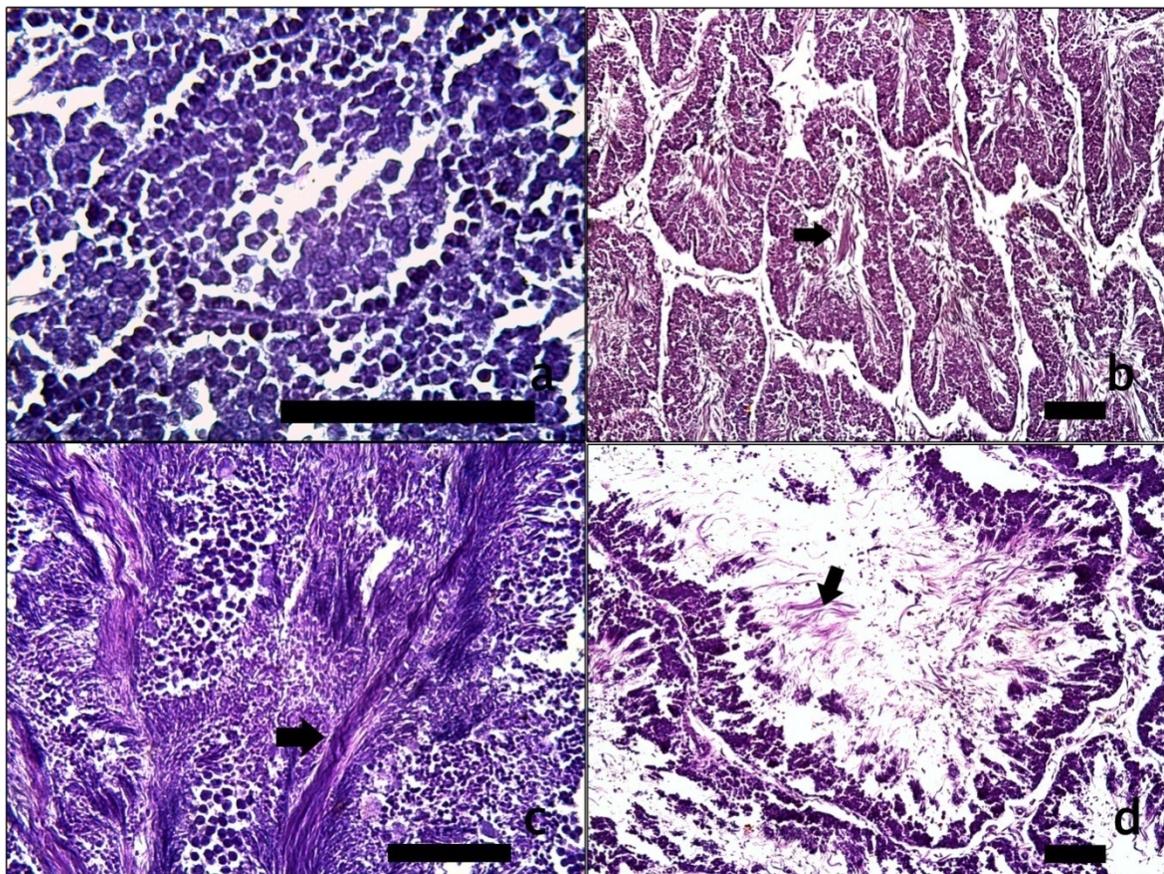


Figura 7. Fases de desarrollo gonádico de macho de *Octopus hubbsorum*: **a)** inmaduro; **b)** desarrollo; **c)** maduro; **d)** eyaculado. Espermatozoides (➡ Barra de escala=100µm

7.3. Ciclo reproductivo y época de reproducción

Durante todo el periodo de estudio se observaron hembras inmaduras (76%) y en agosto de 2006 y febrero de 2007 únicamente éstas predominaron, ninguna otra fase de desarrollo fue registrada durante estos meses. La mayor frecuencia obtenida para individuos en desarrollo y maduros fue en diciembre de 2006 y enero de 2007, respectivamente. Las hembras en la fase de predesove únicamente se encontraron de septiembre a diciembre de 2006 y en marzo de 2007 (Fig. 8). En todo el periodo de muestreo aparecieron pocas hembras maduras (6%) y en predesove (6%) y cabe destacar que organismos en desove no fueron hallados en el sitio de recolección.

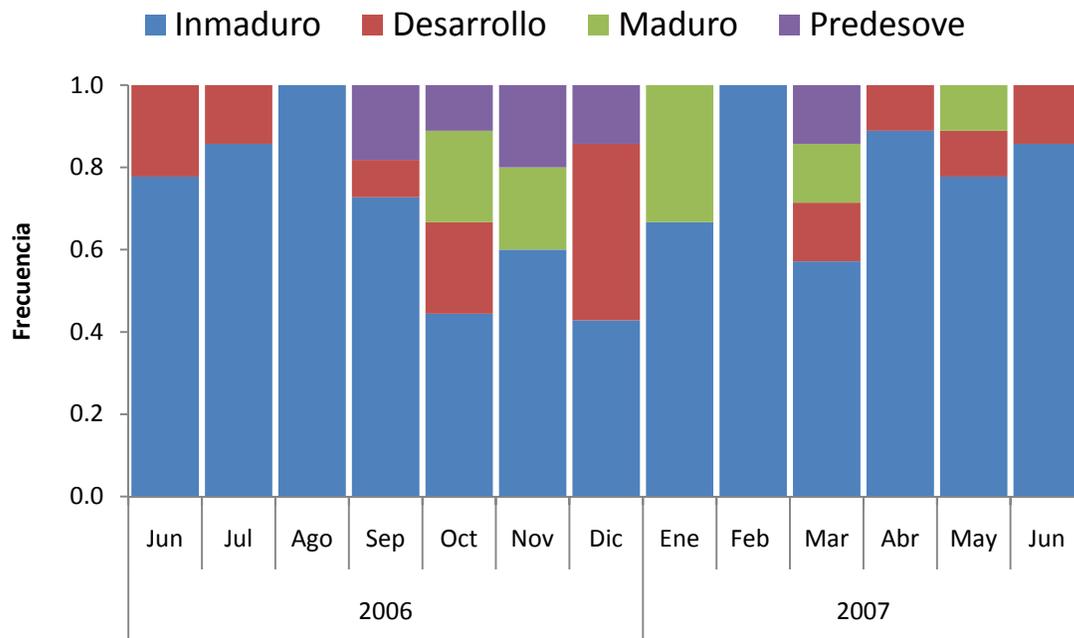


Figura 8. Variación mensual de las fases de desarrollo gonádico de hembras de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

A diferencia de las hembras, los machos inmaduros fueron poco abundantes (2%) y sólo se registraron en tres meses (julio de 2006, abril y mayo de 2007). Los individuos maduros se identificaron a lo largo del año con una alta frecuencia de ocurrencia en marzo (85%). Los organismos eyaculados se presentaron en casi todo el periodo de estudio, junio-diciembre de 2006 y abril-junio de 2007, el mayor porcentaje observado fue en noviembre de 2006 (56%) (Fig. 9).

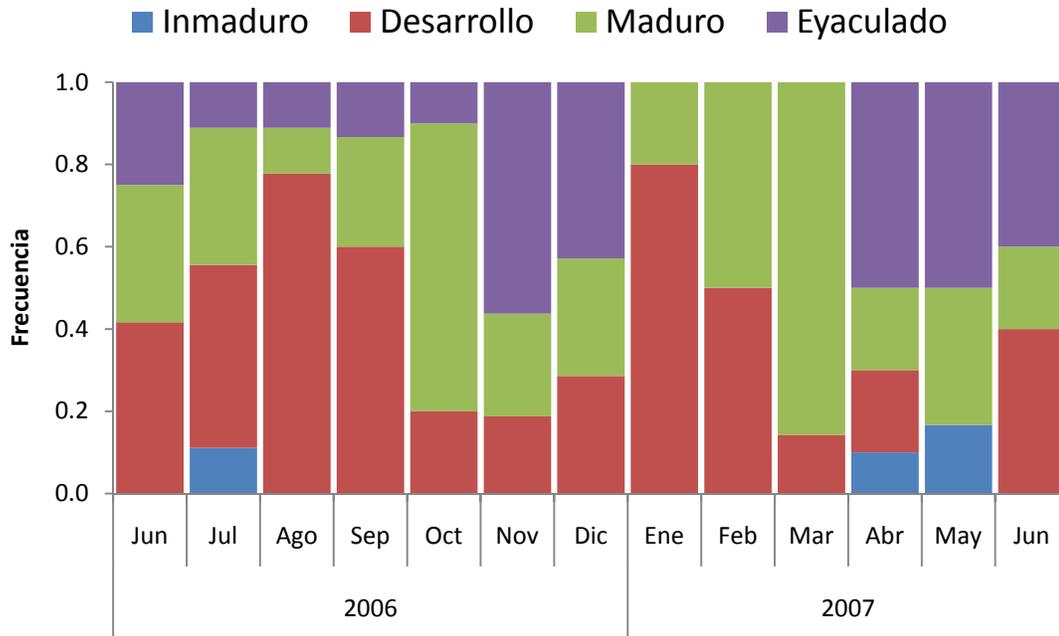


Figura 9. Variación mensual de las fases de desarrollo gonádico de machos de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

7.4. Diámetro de los ovocitos

La figura 10 muestra la tendencia del tamaño de los ovocitos durante el periodo de estudio. En noviembre de 2006 y en marzo de 2007 fue cuando los ovocitos alcanzaron su mayor diámetro ($P < 0.05$) mientras que el menor se registró en junio-agosto de 2006 y febrero y junio de 2007 ($P < 0.05$). El máximo valor promedio registrado (161 μm) fue en noviembre 2006 mientras que el menor (62 μm) se registró en febrero de 2007. Se observó que de septiembre a diciembre de 2007 los diámetros de los ovocitos son de gran tamaño lo que señalaría que la principal actividad reproductiva ocurre durante este tiempo. Los meses cuando se observaron ovocitos pequeños coincidieron con una alta frecuencia de pulpos inmaduros, como así mismo la ocurrencia de hembras maduras y en predesove, concordó con un mayor diámetro de los ovocitos.

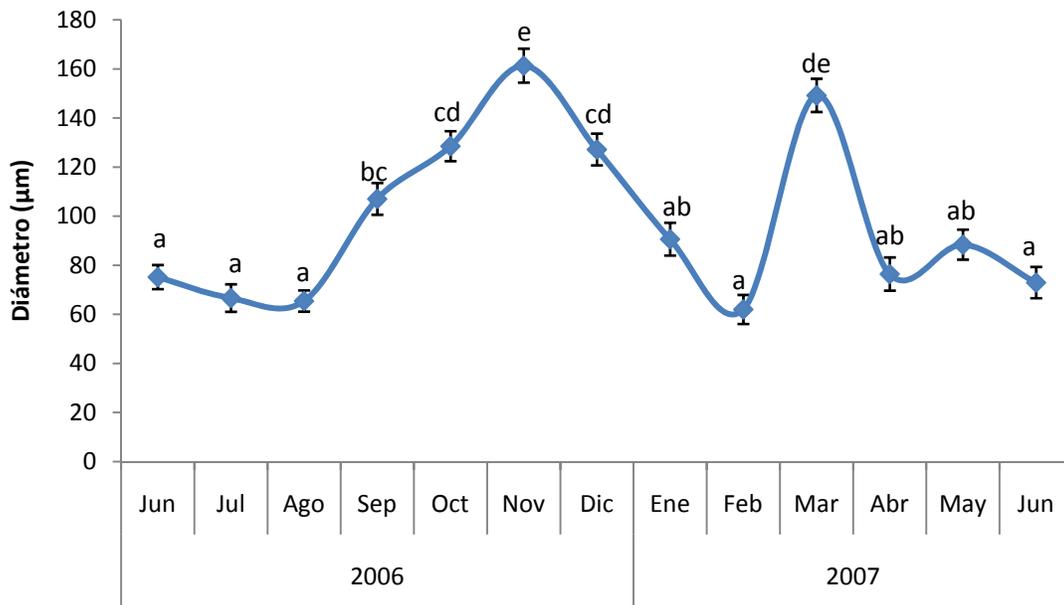


Figura 10. Diámetro promedio mensual de los ovocitos de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California. Las barras indican el error estándar.

7.5. Índices biológicos

El índice gonadosomático, en hembras, mostró que las gónadas aumentan de peso a partir de septiembre hasta diciembre de 2006 y que posteriormente en marzo de 2007 vuelve a haber otro pico reproductivo. Mientras que para los machos no hay una tendencia clara de la temporada reproductiva, los picos máximos se registraron en agosto-septiembre de 2006 y en mayo de 2007. No obstante, se observó que los valores altos del IGS en machos coincidieron con los meses en que hubo un aumento en el IGS de hembras (Fig. 11). En las hembras se evidenció que conforme el ovario madura el valor del IGS es mayor (Fig. 12). No se observaron diferencias significativas en las dos primeras etapas (inmaduro y desarrollo) ($P > 0.05$) pero en las últimas (maduro y predesove) el IGS se incrementó considerablemente ($P < 0.05$).

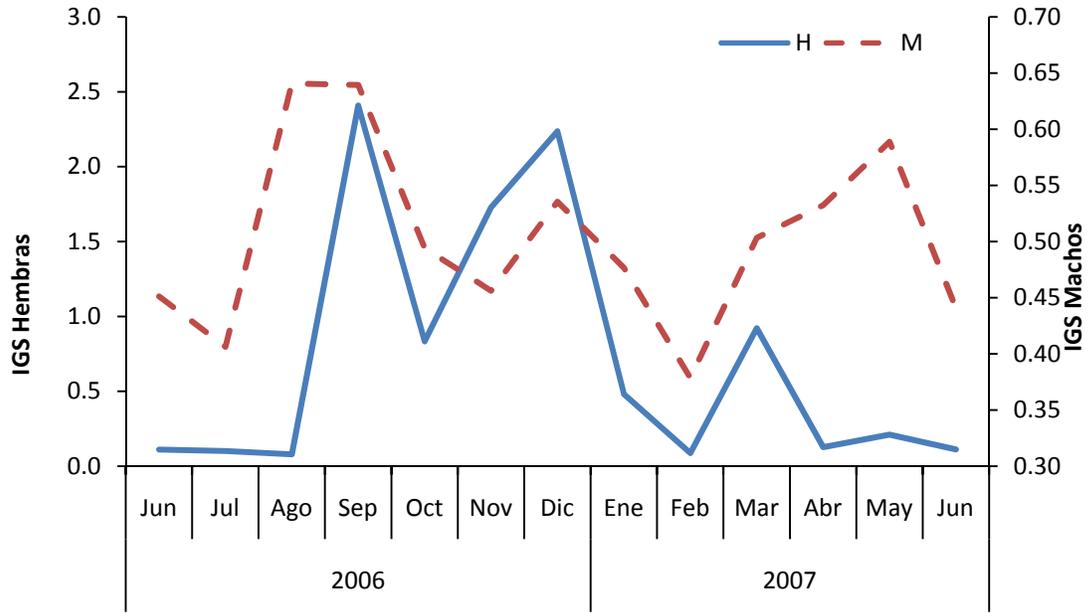


Figura 11. Variación mensual del índice gonadosomático de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

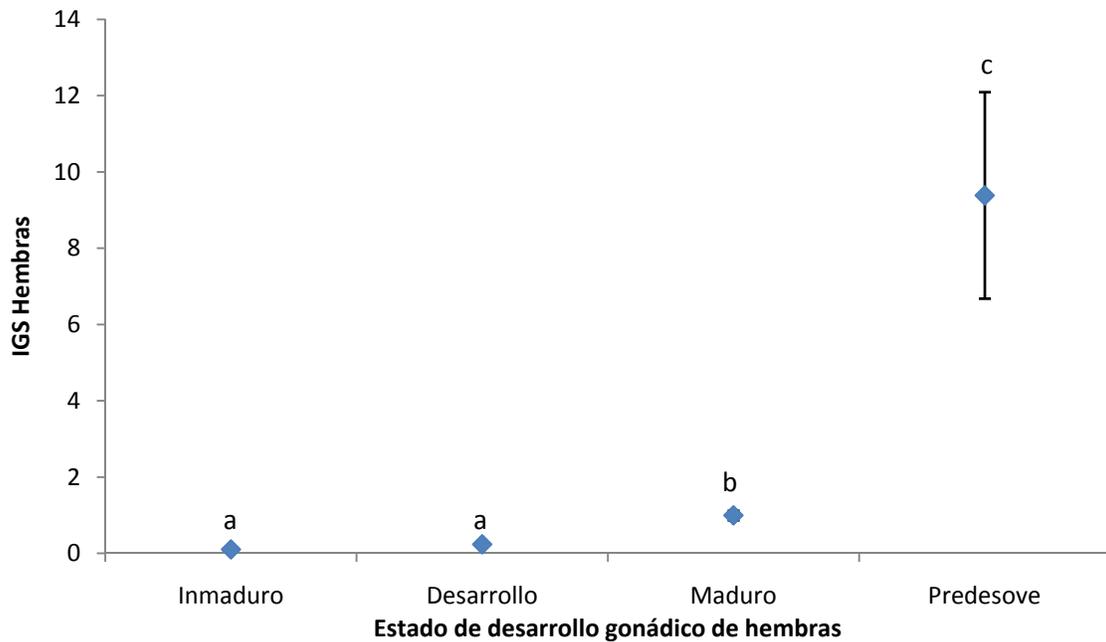


Figura 12. Variación del índice gonadosomático respecto al estado de desarrollo gonádico de hembra de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California. Las barras indican el error estándar.

Respecto al índice hepatosomático (IHS) se observó que los valores presentaron gran variación durante el periodo de estudio y que la tendencia es la misma para hembras y machos. Los resultados señalan que no existe una temporada en la que los pulpos acumulen reservas en la glándula digestiva pues a lo largo del año se observaron varios picos. La tendencia graficada muestra que a un mes donde hay un valor alto de IHS le sigue otro con un valor pequeño. Los meses en que los organismos acumulan una mayor cantidad de reservas en la glándula digestiva son septiembre de 2006 y febrero de 2007 ($P < 0.05$) (Fig. 13). Al comparar el IGS con el IHS, se encontró que no existe relación alguna entre ambos índices ($r = 0.1056$, $P > 0.05$), lo que indicaría que las hembras no utilizan energía almacenada para realizar el crecimiento gonadal. Sin embargo, al realizar un análisis entre el IHS y las fases de desarrollo ovárico, se observó que sólo al inicio del ciclo gametogénico utilizan reservas endógenas (Fig. 14).

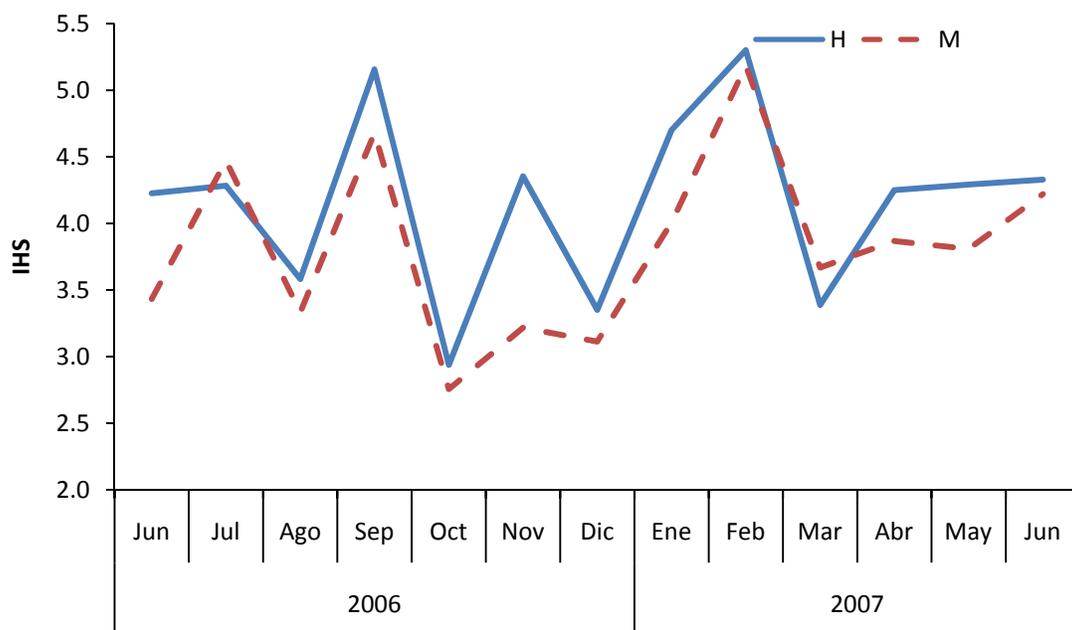


Figura 13. Variación mensual del índice hepatosomático de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

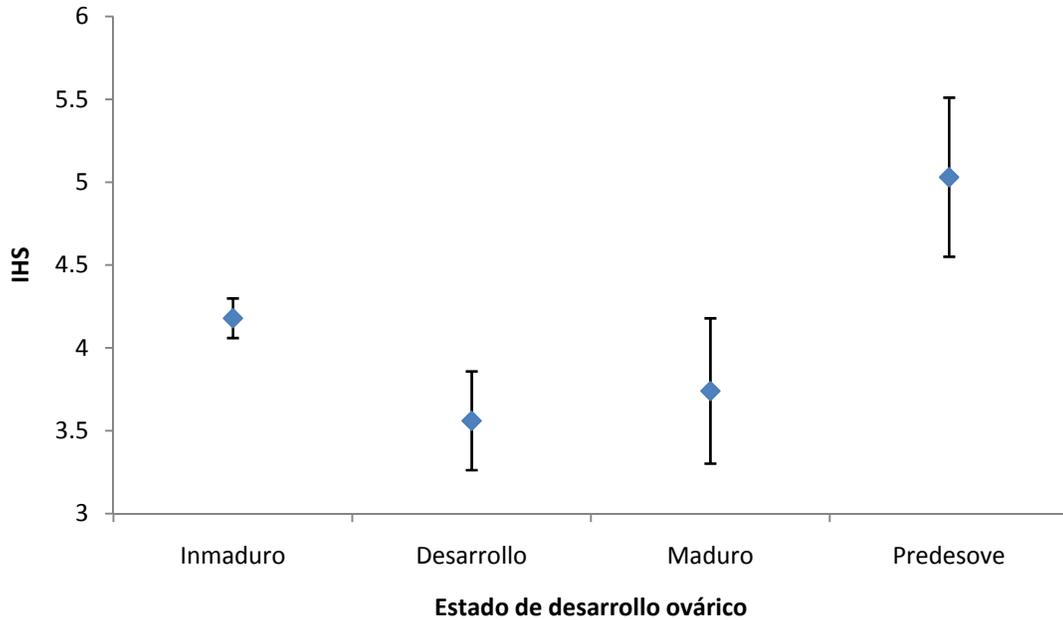


Figura 14. Variación del índice hepatosomático respecto al estado de desarrollo gonádico de hembra de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California. Las barras indican el error estándar.

7.6. Relación entre la temperatura y el periodo reproductivo

En el complejo insular Espíritu Santo la temperatura comienza a aumentar a partir de junio y alcanza su máximo en agosto-octubre (29°C). Después de estos meses la temperatura disminuye hasta los 20°C durante febrero y marzo. Los resultados obtenidos demostraron que no existe alguna relación entre la temperatura, el IGS, el diámetro de los ovocitos y la frecuencia de hembras maduras y en predesove ($P > 0.05$).

Los dos picos reproductivos principales aparecieron cuando la temperatura superficial del mar osciló entre los 24 y 29°C, pero el pico reproductivo de marzo de 2007 ocurrió a los 20°C (Fig. 15). Los valores altos del diámetro de los ovocitos se registraron cuando la temperatura en la zona era la más cálida (29°C) y los diámetros máximos se observaron a los 27 y 20°C (Fig. 16). Las hembras maduras y en predesove se observaron a partir de los 29°C, el mayor porcentaje se registró a los 27°C y el menor a los 22°C (Fig. 17) A pesar de que no hubo una correlación

significativa, la principal actividad reproductiva ocurrió cuando la temperatura está por arriba de los 24°C.

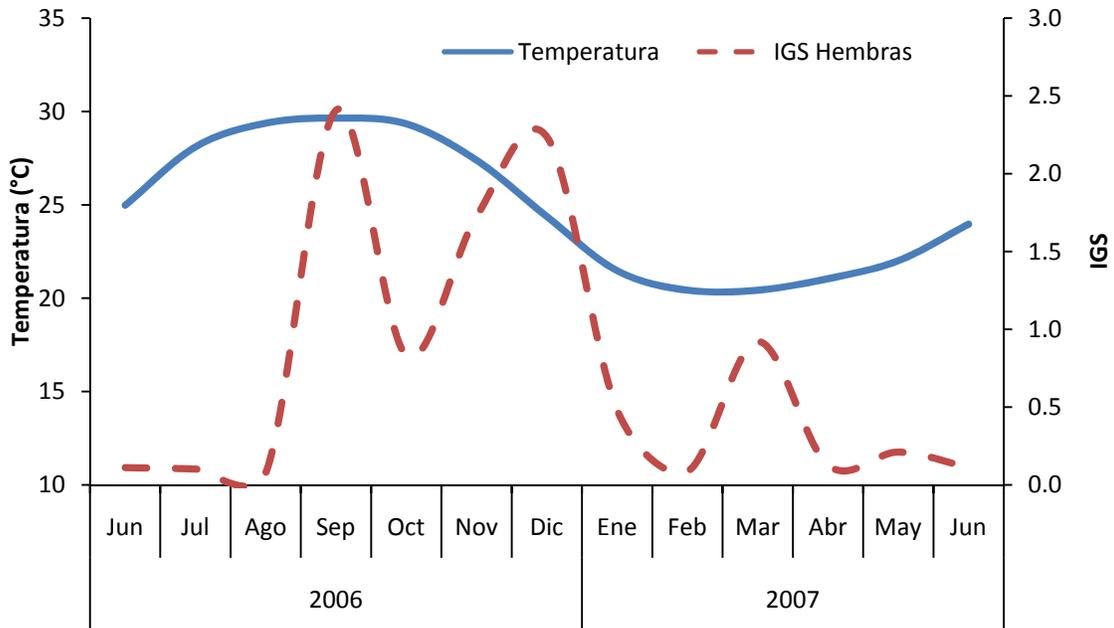


Figura 15. Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y del índice gonadosomático de las hembras de *Octopus hubbsorum*.

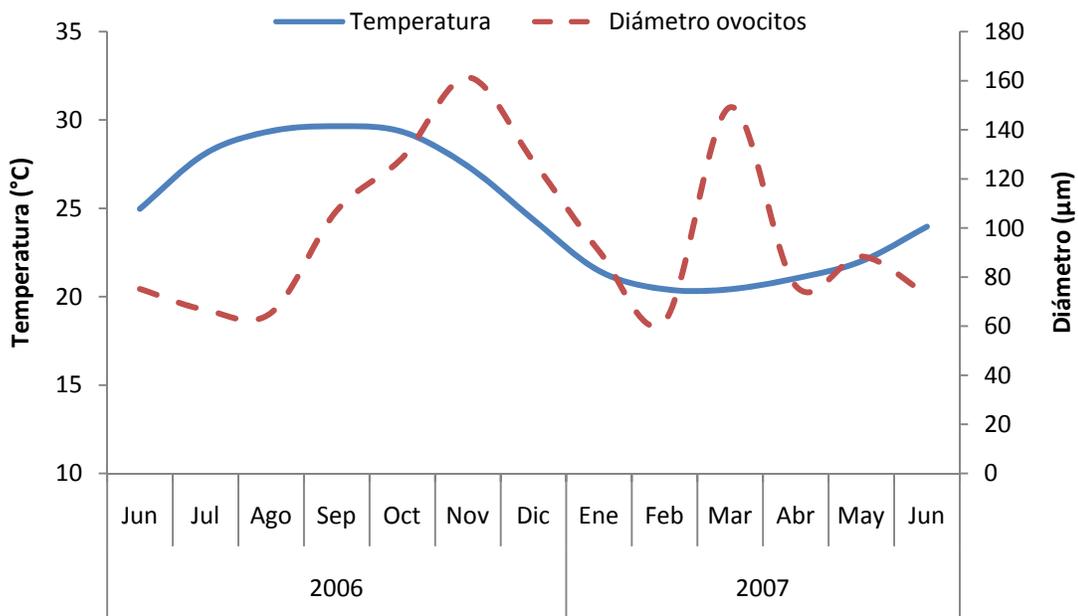


Figura 16. Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y del diámetro de los ovocitos de *Octopus hubbsorum*.

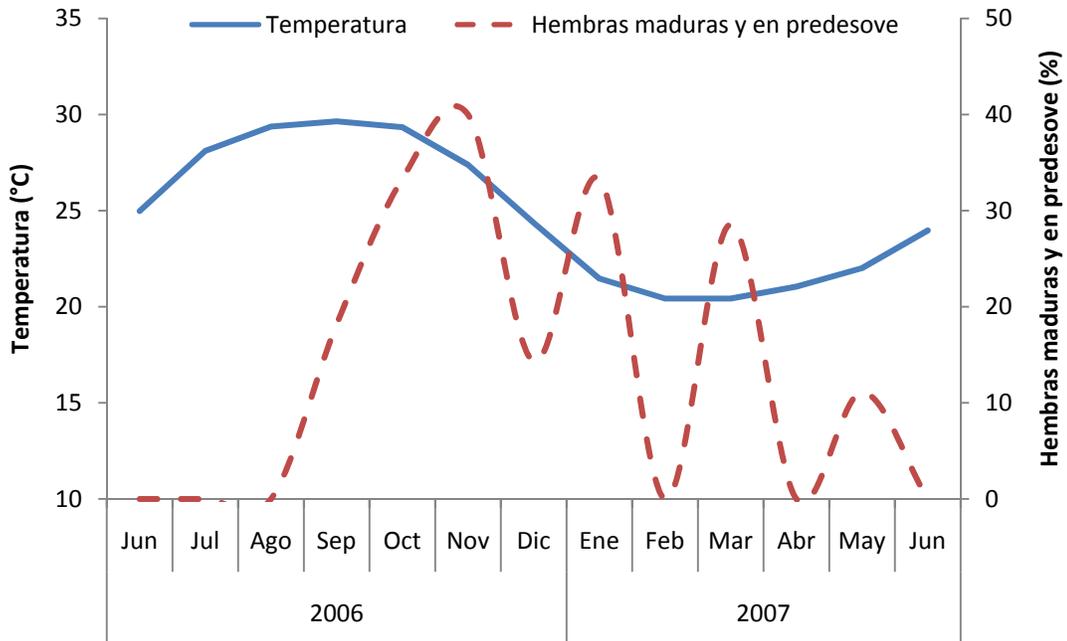


Figura 17. Variación mensual de la temperatura superficial del mar en la Isla Espíritu Santo y de la frecuencia de hembras maduras y en predesove de *Octopus hubbsorum*

7.7. Talla y peso de madurez

Las hembras maduran a los 490 mm de longitud total mientras que los machos alcanzan la madurez a los 390 mm, en otras palabras los machos son sexualmente activos a menor talla que las hembras (Fig. 18). El mismo resultado se obtuvo en el peso de madurez, en el cual las hembras son maduras a los 680 g y los machos a los 445 g (Fig. 19). Por otro lado, la hembra madura de menor talla midió 380 mm y la menos pesada registró 380 g y el macho más precoz alcanzó una longitud de 267 mm y un peso de 90.3 g. Cabe resaltar que estos organismos fueron capturados en los meses más cálidos del muestreo. Los parámetros del modelo logístico obtenidos para cada caso se presentan en la tabla 3.

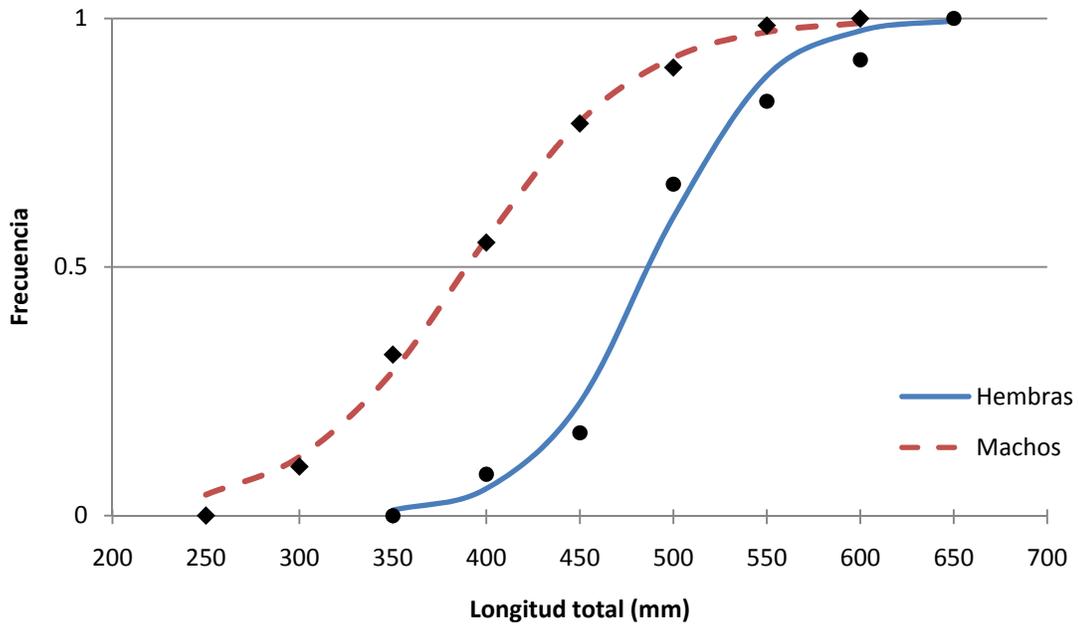


Figura 18. Curva de madurez de la longitud total de hembras y machos de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California.

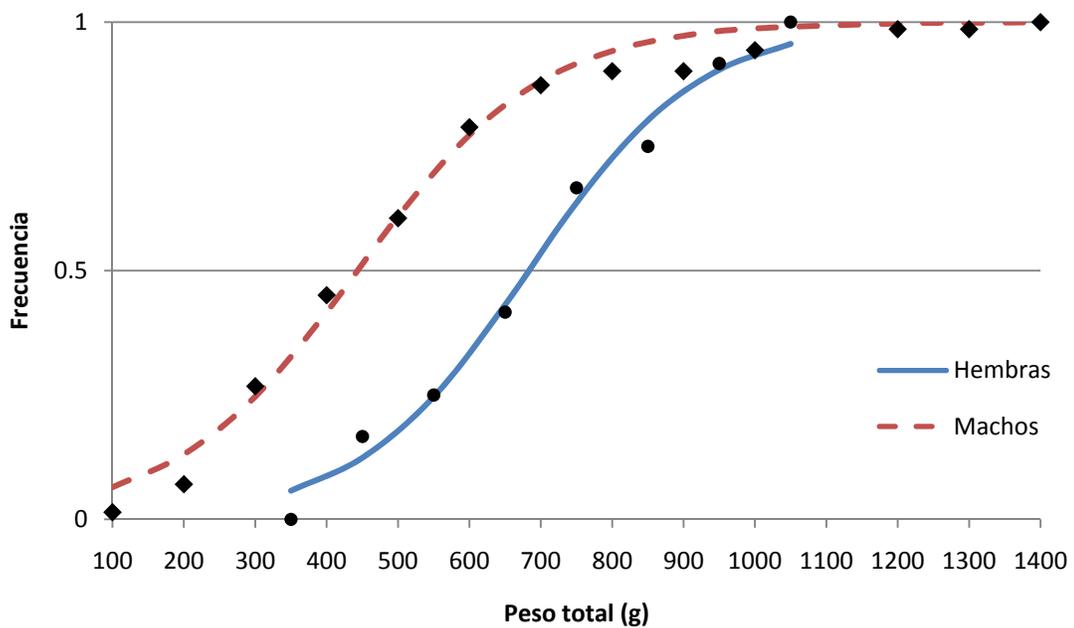


Figura 19. Curva de madurez del peso total de hembras y machos de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California.

Tabla 3. Constantes del modelo logístico (α y β) y coeficiente de regresión (r) para la longitud y el peso total de hembras y machos de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California.

	Hembras		Machos	
	Lt	Pt	Lt	Pt
α	-15.90368	-5.740126	-8.717344	-3.455579
β	0.0326214	0.008408	0.0223524	0.0077843
r	0.9930662	0.9940902	0.99823078	0.99452307

7.8. Fecundidad

El rango en la fecundidad potencial fue de 11,128 a 326,922 ovocitos por hembra, con un promedio de $158,525 \pm 103,411$. El conteo de ovocitos mostró que las dos gónadas de Bahía de Loreto contenían una menor cantidad de ovocitos en comparación con las que provenían de las hembras de la Isla Espíritu Santo. La fecundidad potencial promedio excluyendo a estas dos gónadas aumentó a $205,144 \pm 67,207$ ovocitos. El promedio de la fecundidad relativa fue de 242 ± 145 ovocitos por gramo de hembra. Hay que resaltar que en los ovarios de los pulpos recolectados en Loreto, los ovocitos eran más maduros en contraste con los de la isla, pues en todos los gametos ya estaba formado completamente el filamento del corión que sirve para la sujeción de los mismos en los racimos de huevos cuando la hembra desova y que es un indicador del grado de desarrollo del ovocito. Las figuras 20, 21 y 22 muestran la relación entre el peso del ovario, el peso y la talla total del organismo con la fecundidad.

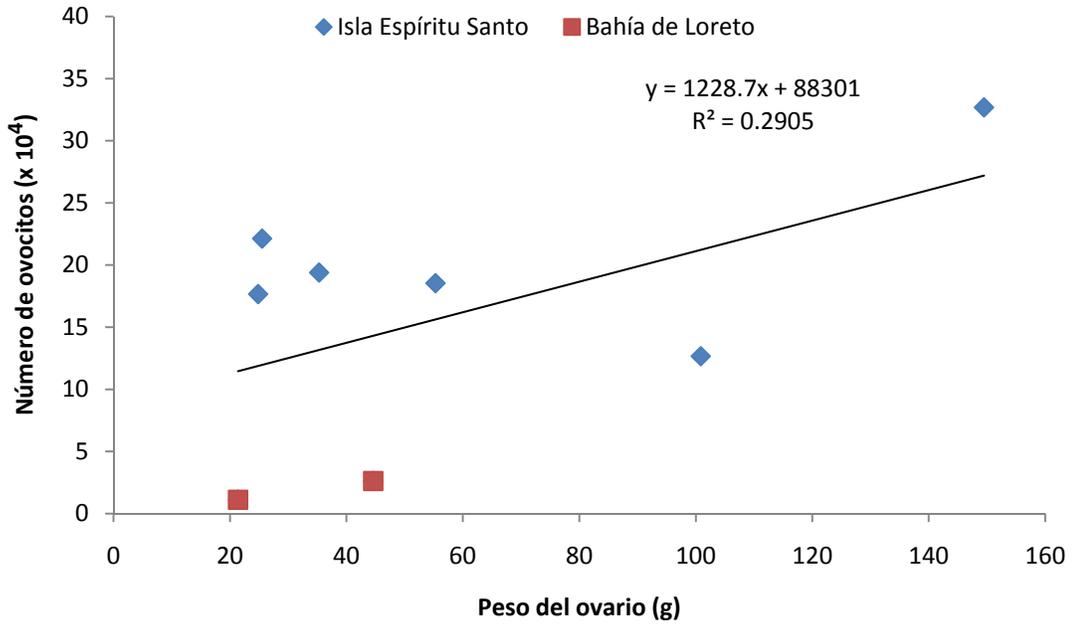


Figura 20. Relación entre la fecundidad potencial y el peso del ovario de hembras en predesove de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S.

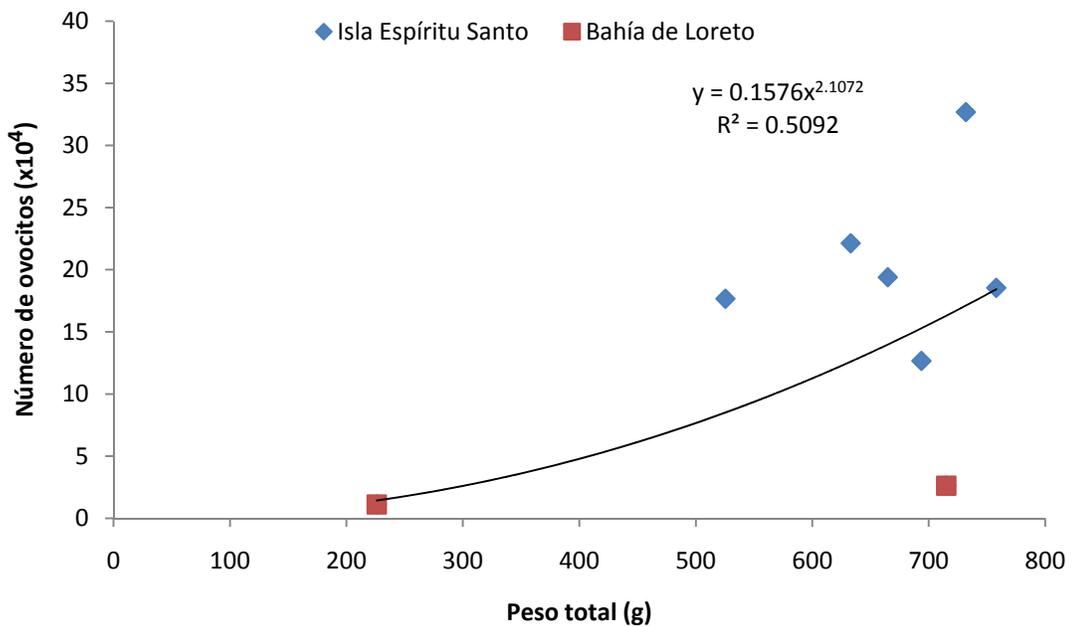


Figura 21. Relación entre la fecundidad potencial y el peso total de hembras de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S.

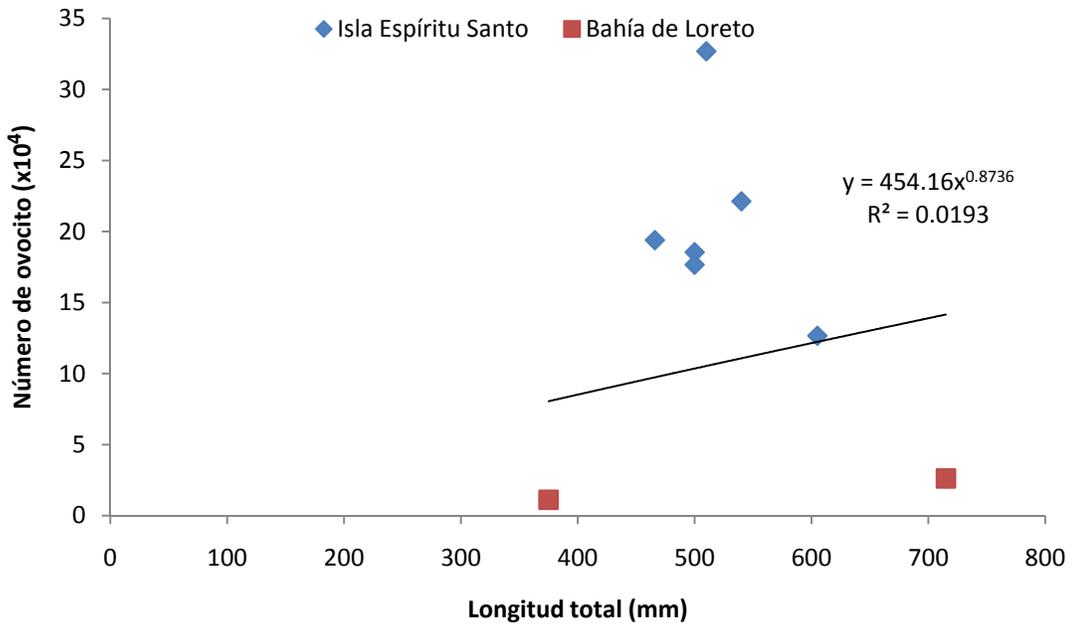


Figura 22. Relación entre la fecundidad potencial y la longitud total de hembras de *Octopus hubbsorum* en la Isla Espiritu Santo, Golfo de California y Bahía de Loreto, B. C. S.

VIII. DISCUSIÓN

En este trabajo se capturó una mayor cantidad de individuos durante el primer semestre de muestreo (junio a noviembre de 2006), cuando la temperatura superficial del mar (TSM) sobrepasó los 24°C. Se ha observado que la concentración de individuos para la reproducción parece estar determinada por la temperatura (Hernández-García *et al.*, 2002). Hernández-García *et al.* (2002) observaron que cuando la TSM alcanza los 20°C, la captura de *Octopus vulgaris* por unidad de esfuerzo repentinamente se incrementa. Sánchez *et al.* (2003) señalan que las capturas máximas de *O. hubbsorum* para las costas de Oaxaca, concordaron con el aumento de la temperatura del mar, periodo en el que también se observaron hembras maduras. Igualmente, Aguilar-Chávez (1995) reporta que hay más pulpos disponibles en las costas de Jalisco con el aumento de la temperatura. La concentración de octópodos en aguas poco profundas para reproducirse probablemente sea la causa de que se capture una mayor cantidad de organismos.

La diferencia en la proporción sexual en los cefalópodos puede ser atribuida a una combinación de varios factores como migraciones asociadas al periodo reproductivo, mortalidad después del desove, comportamiento alimenticio y estrategia de muestreo (Silva *et al.*, 2002; Otero *et al.*, 2007). Sin embargo, es común encontrar una mayor proporción de machos que de hembras (Hernández-García *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002; Cardoso *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007; Castellanos-Martínez, 2008).

En la Isla Espíritu Santo, la proporción sexual de *O. hubbsorum* no fue significativamente diferente de 1:1; a excepción de noviembre cuando se capturaron más machos y que coincidió con la época reproductiva. De tal forma, que una posible explicación de que no hayan sido capturadas en mayor proporción las hembras, sea la muerte posterior al desove o al cuidado parental que éstas presentan. No hay que olvidar que las hembras protegen a sus huevos hasta después de la eclosión y durante todo este tiempo permanecen en sus refugios (Mangold, 1987). Un motivo por el cual pudieron pasar desapercibidas en el momento de los muestreos.

En cuanto a la mayor captura de machos, Hernández-García *et al.* (2002) mencionan que probablemente éstos son más vulnerables a ser atrapados por la necesidad de salir en busca de hembras para aparearse. Al respecto, Anderson *et al.* (2002) señalan que los machos durante su última etapa de vida tienden a ser más activos y también lo relacionan con la urgencia de reproducirse antes de morir.

Algunos trabajos han descrito resultados similares, Cardoso *et al.* (2004) encontraron que los machos fueron más abundantes que las hembras durante el periodo de desove de *O. mimus*. Castellanos-Martínez (2008), registró una mayor proporción de machos de *O. bimaculatus* durante su temporada reproductiva y atribuye esta diferencia de sexos a la muerte postdesove. Bravo-Olivas (2008) encontró que en Bahía de Loreto, los machos de *O. hubbsorum* predominan después de la temporada reproductiva y sugiere que esto se debe a que las hembras se encuentran ocultas y a la mortalidad natural de las mismas por la falta de alimentación.

No solamente se ha reconocido una mayor abundancia de machos en el periodo reproductivo, también durante todo un ciclo anual se ha manifestado este resultado para *O. vulgaris* (Hernández-García *et al.*, 2002) y *O. hubbsorum* (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007; Bravo-Olivas, 2008).

Considerando los resultados obtenidos del IGS, del diámetro de los ovocitos y de las frecuencias de madurez gonádicas de las hembras, el periodo reproductivo principal de *O. hubbsorum* es en otoño. Resultado que difiere con los trabajos anteriores que sugieren que la principal temporada de reproducción en el Pacífico central mexicano es de febrero a junio, especialmente en primavera (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; González-Rendón *et al.*, 1990; Sánchez *et al.*, 2003; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007) y en el Golfo de California, específicamente en Bahía de Loreto, es en verano, de junio a septiembre (Bravo-Olivas, 2008). Tal diferencia estacional en el periodo reproductivo de *O. hubbsorum* se puede deber a las distintas condiciones ambientales de cada zona.

Se sabe que la temperatura es un factor que afecta la reproducción en los octópodos (Van Heukelem, 1979; Forsythe y Hanlon, 1988). En *O. bimaculatus* (Castellanos-

Martínez, 2008) y en *O. hubbsorum* (Sánchez *et al.*, 2003; Bravo-Olivas, 2008, presente estudio) el periodo principal de maduración ocurre en coincidencia con las altas temperaturas. No obstante para este último octópodo, Leyva-Villareal *et al.* (1987) y González-Rendón *et al.* (1990) mencionan que el periodo reproductivo ocurre durante el final de la temporada fría, justo cuando la temperatura empieza a incrementarse (19-23°C). Otro factor que igualmente afecta la reproducción es el fotoperiodo el cual puede ocasionar que una mayor proporción de hembras madure cuando hay una reducción de luz, para este caso se ha reportado que una parte de la población de *O. hubbsorum* en Jalisco madura con la disminución del fotoperiodo (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007).

Los altos valores del IGS registrados en septiembre-diciembre y marzo fueron resultado de la presencia de las hembras en predesove, mientras que los valores más bajos correspondieron a las hembras inmaduras. El mayor diámetro de los ovocitos y la aparición de hembras maduras y a punto de desovar durante el periodo de septiembre a diciembre confirmaron que en estos meses acontece la temporada principal de desove. El diámetro máximo de los ovocitos alcanzado en noviembre fue debido a que en este mes había un alto porcentaje de hembras maduras y en predesove. En estas dos fases es cuando el tamaño de los gametos se incrementa considerablemente por la acumulación de vitelo, lo que ocasiona un mayor diámetro de los mismos.

De acuerdo con los resultados de los tres métodos mencionados anteriormente, se observó que en marzo ocurre un evento reproductivo secundario. La estacionalidad reproductiva de los octópodos está bien documentada y en algunos sitios se ha señalado la ocurrencia de un segundo pico reproductivo (Hernández-García *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002; Cardoso *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Katsanevakis y Verriopoulos, 2006; Bravo-Olivas, 2008; Castellano-Martínez, 2008). Sin embargo, puede ser que el segundo periodo sea irregular y dependiente de las variaciones ambientales de la zona de estudio (Katsanevakis y Verriopoulos, 2006; Otero *et al.*, 2007) o que se trate de un desfase en la maduración de una porción de la población. En este sentido, Aguilar-Chávez (1995) registró dos etapas

reproductivas (junio y septiembre) de *O. hubbsorum* en las costas de Jalisco y considera que este efecto se debe a que algunas hembras adelantan o retrasan su madurez y no a que haya dos poblaciones diferentes. Sin embargo, en *O. hubbsorum* en Bahía de Loreto (Bravo-Olivas, 2008) y en *O. bimaculatus* en Bahía de los Ángeles (Castellanos-Martínez, 2008) ambos sitios dentro del Golfo de California, la presencia de dos picos reproductivos durante un ciclo anual, es atribuida a la existencia de dos cohortes.

En cuanto a los machos se refiere, durante el muestreo se encontraron organismos con el testículo lleno de espermatozoides. La presencia de machos maduros en todo el año es común en los pulpos (Grubert y Wadley, 2000; Silva *et al.*, 2002; Cardoso *et al.*, 2004; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2007) y se asocia a que éstos pueden depositar los espermátóforos en cualquier hembra que se encuentren y no restringirse a la temporada reproductiva para el apareamiento (Grubert y Wadley, 2000). Aunque las hembras no sean sexualmente activas éstas pueden almacenar los espermátóforos hasta que los ovocitos ya estén maduros (Mangold, 1987; Froesch y Marthy, 1975). Por otro lado, también se ha encontrado que los machos pueden copular a más de una hembra e incluso aparearse con una en más de una ocasión (Mangold, 1983; Mangold, 1987).

La maduración de la gónada de *O. hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo cumple con lo descrito previamente para esta especie y otros octópodos: una fase de inmadurez, en donde los ovocitos son pequeños y están unidos al epitelio germinal; una fase de desarrollo en la que los ovocitos comienzan a ser envueltos por una doble capa de células foliculares y se inicia la vitelogénesis; una tercera fase en la que los folículos incrementan su tamaño y una última etapa en la cual la capa de células foliculares se degenera (Di Cosmo *et al.*, 2001; Olivares *et al.*, 2001; Oul Mohamed Fall, 2001; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; Bravo-Olivas, 2008; Castellanos-Martínez, 2008). Al igual que en *O. mimus* (Olivares *et al.*, 2001), *O. maya* (Gómez-Solano *et al.*, 2006) y *O. bimaculatus* (Castellanos-Martínez, 2008), en *O. hubbsorum* existe una asincronía en las primeras etapas de madurez, se observaron ovocitos de varios tamaños durante el desarrollo del ovario debido a que la vitelogénesis no inicia

simultáneamente en todas las células (Olivares *et al.*, 2001). Sin embargo, antes de la ovulación, todos los ovocitos tienen tamaños semejantes. En la etapa final de maduración del ovario no se observaron células germinales que propiciaran nuevamente el inicio de la ovogénesis, tal y como sucede en *O. mimus* (Olivares *et al.*, 2001; Zamora y Olivares, 2004) lo que apoya la semelparidad de la mayoría de las especies de pulpos. El conjunto de estas características clasifica a *O. hubbsorum* como un desovador simultáneo terminal, es decir, que la especie ovula sincrónicamente y que no existe la generación de nuevos gametos durante el periodo de desove, el cual ocurre al final de ciclo de vida (Rocha *et al.*, 2001).

El crecimiento de la gónada está asociado a un incremento de proteínas y aminoácidos en la orina (Wells y Clarke, 1996) sustancias que pueden provenir directamente del alimento (Rosa *et al.*, 2004; Otero *et al.*, 2007) o de la catabolización de proteínas a partir del músculo y de la glándula digestiva (O'Dor y Wells, 1978). Sin embargo, se ha advertido que no solamente utilizan los recursos endógenos para la producción de ovocitos, sino también para su mantenimiento antes y después del desove, justo cuando las hembras dejan de alimentarse (Cortez *et al.*, 1995; Wells y Clarke, 1996; Anderson *et al.*, 2002; Rosa *et al.*, 2004; Zamora y Olivares, 2004; Otero *et al.*, 2007; Castellanos-Martínez, 2008). Esta última táctica parece presentarse en *O. hubbsorum* debido a que el IHS se incrementó notablemente en la fase de predesove y a que no se observó una relación entre este mismo índice y el IGS. Si el pulpo hubiera utilizado los recursos de la glándula para el crecimiento del ovario se hubiera esperado una relación inversa entre ambos índices. No obstante, se observó que en la fase de desarrollo, existió un posible uso de reservas provenientes de la glándula digestiva y es a partir de esta etapa cuando el pulpo empieza a almacenar nutrientes probablemente para sostenerse durante el periodo de inanición. De tal modo que se puede inferir que tal vez la maduración de *O. hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo se alcanza primero con los recursos de la glándula digestiva y posteriormente con la ingestión directa del alimento como sucede en *O. mimus* (Olivares *et al.*, 2001) y en *O. vulgaris* (Rosa *et al.*, 2004; Otero *et al.*, 2007).

En la Isla Espiritu Santo no se localizaron hembras en desove o postdesove y probablemente, como lo menciona Otero *et al.* (2007), por eso tampoco se hallaron pulpos con una pobre condición relacionada al cese de alimentación y a la obtención de energía a partir de los tejidos mencionados. Lo interesante es que *O. hubbsorum* en Bahía de Loreto (Bravo-Olivas, 2008) presenta una correlación inversa entre ambos índices por lo cual se infiere que el animal recurre a los recursos de la glándula digestiva para el evento reproductivo. De acuerdo a esto, se podría sospechar que en la Isla Espiritu Santo existe una mayor disponibilidad del alimento que en Bahía de Loreto.

El análisis de talla de madurez de *O. hubbsorum* de la Isla Espiritu Santo mostró que los machos son reproductivamente activos a menor talla y peso que las hembras. En este sentido, se sabe que en los octópodos, es común que los machos maduren a tamaños inferiores que las hembras (Hernández-García *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002; Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005; López-Uriarte y Ríos-Jara *et al.*, 2007; Otero *et al.*, 2007; Bravo-Olivas, 2008; Castellanos-Martínez, 2008). Esta particularidad tiene que ver con la capacidad de las hembras de almacenar los espermatozoides en las glándulas oviductales (Froesch y Marthy, 1975).

La talla de madurez (longitud total) de *O. hubbsorum* registrada para ambos sexos (390 mm para machos y 490 para hembras) fue similar a las que reportan Aguilar-Chávez (1995) (350 y 487 mm, respectivamente) y López-Uriarte y Ríos-Jara (2007) (300 y 509 mm, respectivamente) para la misma especie en el estado de Jalisco, México. Sin embargo en Bahía de Loreto, Baja California Sur, *O. hubbsorum* madura a mayores tallas (497 y 596 mm, respectivamente) (Bravo-Olivas, 2008). De la misma forma con el peso de madurez se observaron diferencias con lo reportado por otros autores, Aguilar-Chávez (1995) registró que los machos y las hembras maduran cuando los organismos pesan 480 g y López-Uriarte y Ríos-Jara (2007) señalan que las hembras maduran a los 758 g y los machos a los 222 g lo cual contrasta con lo encontrado en el presente estudio (hembras a los 680 y machos a los 445 g).

Estas diferencias en la talla y peso de madurez, pueden ser resultado del efecto de las variables ambientales (Silva *et al.* 2002). Se ha reportado que en *Octopus*, una nutrición pobre en las primeras etapas del ciclo de vida podría retrasar el desarrollo gonadal y por lo tanto posponer la edad a la cual la gónada se convierte en competente (Van Heukelem, 1979). La temperatura es otro factor importante que acelera o retrasa la madurez de los individuos. Se ha señalado que las altas temperaturas aceleran el desarrollo gonadal lo que provoca que la madurez sexual se alcance en tallas más pequeñas (Forsythe y Hanlon, 1988; Wood y O'Dor, 2000).

Se sabe que la pesca constituye otro factor que puede modificar las poblaciones principalmente en el cambios de los caracteres del ciclo biológico a lo largo del tiempo (Smith, 1996). En peces se ha visto que una disminución de la edad media en una población se debe a la desaparición de los peces mayores y más viejos, dejando una mayor proporción de peces jóvenes de más rápido crecimiento (Smith, 1996) de tal forma que los organismos que crecen con mayor velocidad maduraran más tempranamente. Bravo-Olivas (2008) manifiesta que las mayores tallas de madurez de *O. hubbsorum* en Bahía de Loreto se deben al menor esfuerzo pesquero que existe en el sitio lo que indicaría que las poblaciones de Bahía de Loreto sean más saludables con respecto a otras áreas.

Con la incorporación de las hembras provenientes de Bahía de Loreto, la fecundidad promedio estimada de *O. hubbsorum* fue de 158,525 ovocitos por hembra. La exclusión de éstas daba como resultado el aumento de la fecundidad a 205,144 ovocitos. La diferencia entre las gónadas de Loreto respecto a las de la Isla Espíritu Santo fue que los ovocitos presentaban el filamento de corión, indicador del grado de madurez de los mismos (Boletzky, 1998). Esta característica sugiere que las hembras de la isla no eran tan maduras como las de Loreto.

Es de esperarse que en hembras de menor estado de madurez haya una mayor fecundidad y que posteriormente decline el número de ovocitos en hembras maduras debido a la reabsorción (Laptikhovsky, 1999; Barrat *et al.*, 2007). Los ovocitos residuales se observan principalmente en las hembras de madurez avanzada (Silva *et al.*, 2002). La degeneración de los ovocitos antes de la ovulación puede ser para la

obtención de energía (Melo y Sauer, 1998), competencia por espacio y recursos en el ovario (Boyle y Chevis, 1992). Sin embargo, se observó que la diferencia de la fecundidad era demasiado grande entre las localidades como para poder atribuirlo únicamente a la reabsorción. Es probable que los pulpos de Loreto ya hubieran desovado una porción de ovocitos antes de ser capturados y por lo tanto tuvieran una menor cantidad de éstos dentro de la gónada. Esto se infiere por el grado de desarrollo de la gónada y de los ovocitos y porque existen antecedentes de que los pulpos tienen un periodo de puesta de varios días. Olivares *et al.* (2001) mencionan que el periodo de desove de *O. mimus* puede prolongarse hasta por 20 días.

La fecundidad de *O. hubbsorum* en la Isla Espíritu Santo fue ligeramente diferente a lo reportado para Sinaloa, 70,000-148,000 ovocitos, (González-Rendón *et al.*, 1990) y para Jalisco, 62,470-424,546 ovocitos, (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2007). Se ha observado que la fecundidad de los cefalópodos está ligada directamente con la nutrición (Lewis y Choat, 1993; Caamal-Monsreal, 2006). En condiciones de cultivo se demostró que las hembras de *O. maya*, con una dieta de jaiba-mejillón, producen más huevos y mayor número de racimos con respecto a otras dietas empleadas (Caamal-Monsreal, 2006). Asimismo se observó que *Idiosepius pygmaeus* produce una mayor cantidad de huevos cuando tiene acceso continuo al alimento (Lewis y Choat, 1993).

IX. CONCLUSIONES

El pulpo *Octopus hubbsorum* se reproduce estacionalmente en la Isla Espiritu Santo, su periodo reproductivo principal es en otoño (septiembre-diciembre) cuando la temperatura superficial del mar es cálida (24°-29°C). Un segundo periodo reproductivo ocurre en primavera (20°C).

Al igual que la mayoría de los octópodos los machos son sexualmente activos durante todo el año y maduran a menor talla (390 mm) y peso (445 g) que las hembras (490 mm y 680 g, respectivamente).

La maduración del ovario es asincrónica en las primeras etapas de desarrollo pero posteriormente es sincrónica. Debido a la ausencia de epitelio germinal durante la última fase de madurez, se asume que *O. hubbsorum* no tiene la capacidad para realizar otro ciclo gametogénico lo que sugiere que el pulpo es un desovador simultáneo terminal.

O. hubbsorum aparentemente utiliza los recursos de la glándula digestiva para el crecimiento de las estructuras reproductivas durante la fase de desarrollo y probablemente también durante el periodo final de su vida.

Es una especie fecunda (205,144±67,207 ovocitos por hembra). Sin embargo, la fecundidad puede sobrestimarse en fases tempranas del desarrollo debido a la reabsorción de ovocitos y subestimarse en etapas maduras porque el periodo de desove puede prolongarse por varios días.

X. RECOMENDACIONES

Para un mejor entendimiento del comportamiento reproductivo del pulpo son necesarios más estudios que complementen los resultados obtenidos en este trabajo. Por tal motivo a continuación se sugieren algunos temas que podrían ser abordados en trabajos futuros:

- Es necesario efectuar inventarios taxonómicos de la fauna de cefalópodos que existe en México. Hay un escaso conocimiento sobre cuántas y cuáles especies de cefalópodos existen en el país, lo que ha llevado a erróneas identificaciones de especies.
- Realizar estudios en otras zonas.
- Estudiar la influencia de la disponibilidad del alimento y del fotoperiodo en la madurez del individuo. Esto podría ser considerado para las localidades de la Bahía de Loreto y la Isla Espíritu Santo, sitios en los que no se tomó en cuenta estos dos factores para la descripción del ciclo reproductivo de *O. hubbsorum*.
- Verificar si existe una transferencia de nutrientes por parte de los tejidos somáticos hacia la gónada.
- Realizar una mejor estimación de la fecundidad potencial. Para tal evaluación se debe de considerar una mayor cantidad de ovarios de los que se emplearon en este estudio.
- Comparar la fecundidad potencial con el número de huevos desovados. Este tipo de trabajo serviría para estimar cuantos son los ovocitos que realmente alcanzan a ser liberados durante el desove.
- Determinar el periodo de duración del desarrollo embrionario y de la fase planctónica. Es poco lo que se conoce de las fases tempranas de los pulpos y un estudio sobre esto complementaría el conocimiento de la biología reproductiva de *O. hubbsorum*.
- Estudiar la abundancia de larvas de pulpos en la Isla Espíritu Santo para reafirmar cuando sucede el periodo de desove.

XI. LITERATURA CITADA

- 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. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. 60 p.
- Alejo-Plata, Ma. C. y 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, Sonora.
- Anderson, R. C., J. B. Wood y R. A. Byrne. 2002. Octopus senescence: the beginning of the end. *J. of Appl. Anim. Welf. Sci.* 5(4): 275-283.
- Aranda-Gómez, J. J. y J. A. Pérez-Venzor. 1986. Reconocimiento geológico de la Islas Espíritu Santo y La Partida, Baja California Sur. *Univ. Nal. Autón. Méx. Inst. Geología. Revista* 6(2): 103-116.
- Arizpe-Covarrubias. O. 1997. La Isla Espíritu Santo, B. C. S., 305-314. En: Urbán R. J. y M. Ramírez. (Eds.) La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. La Paz, Baja California Sur, México. 345 p.
- Barrat, I. M., M. P. Johnson y A. L. Allcock. 2007. Fecundity and reproductive strategies in deep-sea incirrate octopuses (Cephalopoda: Octopoda). *Mar. Biol.* 150: 387-398.
- Boletzky, S. v. 1998. Cephalopod eggs and egg masses. *Ocean.Mar. Biol.: an Ann. Rev.* 36: 341-371.
- Boyle, P. R. y D. Chevis. 1992. Egg development in the octopus *Eledone cirrhosa*. *J. Zool.* 227: 623-628.
- Boyle, P. y P. Rodhouse. 2005. Cephalopods: Ecology and Fisheries. Blackwell Publishing. Oxford. 452 p.

- Bravo-Olivas, M. L. 2008. Aspectos reproductivos del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 en el parque nacional "Bahía de Loreto" Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. 87 p.
- Caamal-Monsreal, C. 2006. Efecto del tipo de alimento sobre el desove y eclosión del pulpo (*Octopus maya*), en condiciones controladas. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico de Conkal. Conkal, Yucatán, México. 47 p.
- Cardoso, F., P. Villegas y C. Estrella. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) en la costa peruana. *Rev. Peru. Biol.* 11(1): 45-50.
- Carta Nacional Pesquera. 2004. Diario Oficial de la Federación. 15/03/2004.
- Castellanos-Martínez, S. 2008. Reproducción del pulpo *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 en Bahía de los Ángeles, Baja California, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marina. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. 82 p.
- Castro, B. G., J. L. Garrido, C. G. Sotelo. 1992. Changes in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation. *Mar. Biol.* 114: 11-20.
- Coma, R., M. Ribes, M. Zabala y J. Gili. 1995. Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117: 173-183.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2000. Programa de Manejo Complejo Insular del Espíritu Santo. México.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida "Parque Nacional Espíritu Santo". México, D. F.

- Cortez, T., B. G. Castro y A. Guerra. 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Mar. Biol.* 123: 505-510.
- Di Cosmo, A., C. Di Cristo y M. Paolucci. 2001. Sex steroid hormone fluctuations and morphological changes of the reproductive system of the female of *Octopus vulgaris* throughout the annual cycle. *J. Exp. Zoo.* 289: 33-47.
- Forsythe, J. W. y R. T. Hanlon. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Mar. Biol.* 98: 369-379.
- Froesch, D. y H. J. Marthy. 1975. The structure and function of the oviducal gland in octopods (Cephalopoda). *Proc. R. Soc. B.* 188: 95-101.
- Gómez-Solano, M. I., J. Santos-Valencia y R. E. Del Rio-Rodríguez. 2006. First histological description of ovogenesis in *Octopus maya* from Campeche Bay. World Aquaculture Society Meetings. Florence, Italy.
- González-Rendón, R., B. Mejía, F. Lizárraga y S. Lizárraga. 1990. Artes y métodos de captura para el pulpo en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Memoria. Escuela de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa. 69 p.
- Grant, A. y 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: 271-283.
- Grubert, M. A y V. A. Wadley. 2000. Sexual maturity and fecundity of *Octopus maorum* in southeast Tasmania. *Bull. Mar. Sci.* 66(1): 131-142.
- Hanlon, R. T. 1983. *Octopus briareus*, 251-266. En: Boyle, P. R. (Ed.) Cephalopods life cycles, species accounts. Vol I. Academic Press. Londres. 475 p.
- Hernández-García, V., J. L. Hernández-López y J. J. Castro-Hdez. 2002. On the reproduction of *Octopus vulgaris* of the coast of the Canary Islands. *Fish. Res.* 57: 197-203.

- Hochberg, F. G. 1980. Class Cephalopoda, 201-204. En: Brusca, R. C. (Ed.) Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 513 p.
- Humason, G. L. 1979. Animal tissue techniques. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 661 p.
- Ishiyama, V., B. Siga y C. Talledo. 1999. Biología reproductiva del pulpo *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) de la región de Matarani, Arequipa, Perú. *Rev. Peru. Biol.* 6(1): 110-122.
- Jiménez-Badillo, M. L., R. E. del Río-Rodríguez, M. I. Gómez-Solano, A. Cu-Escamilla y D. Méndez-Aguilar. 2008. Madurez gonádica del pulpo *Octopus vulgaris* en el Golfo de México: análisis macroscópico y microscópico. Universidad Autónoma de Campeche. 48 p.
- Jiménez-Illescas, A. R., M. Obeso-Nieblas y D. A. Salas-De León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B. C. S., 31-41. En: Urbán R. J. y M. Ramírez. (Eds.) La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. La Paz, Baja California Sur, México. 345 p.
- Katsanevakis, S. y G. Verriopoulos. 2006. Seasonal population dynamics of *Octopus vulgaris* in the eastern Mediterranean. *J. Mar. Sci.* 63: 151-160.
- Keen, A. M. 1971. Seashells of tropical west america. Marine mollusks from Baja California to Peru. 2nd ed. Stanford University Press. Stanford. 1064 p.
- Kerstitch, A. y H. Bertsch. 2007. Sea of Cortez marine invertebrates: A guide for the Pacific coast Mexico to Peru. 2nd ed. Sea Challengers. Monterey, California. 124 p.
- Laptikhovsky, V. V. 1999. Fecundity and reproductive strategy of three species of Octopods from the Northwest Bering Sea. *Russ. J. Mar. Biol.* 25(4): 342-346.
- Lewis, A. R. y J. H. Choat. 1993. Spawning mode and reproductive output of the tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 20-28.

- Leyva-Villarreal, M. M., S. A. Osuna-Marroquín, A. L. Ley-Montoya, F. Cervantes-Galaviz y J. A. Quiñones-Cruz. 1987. Contribución al conocimiento biológico del pulpo *Octopus* sp. en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Escuela de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. 79 p.
- López-Uriarte, E. 2006. Ciclo vital y pesca del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) en las costas de Jalisco, México. Tesis de Doctorado. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. 203 p.
- López-Uriarte, E. 2007. Relaciones morfométricas de *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Mollusca: Cephalopoda), 243-246. En: Ríos-Jara, E. M. C. Esqueda-González y C. M. Galván-Villa (Eds.) Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 286 p.
- López-Uriarte, E. y E. Ríos-Jara. 2007. Biología reproductiva de *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Mollusca, Cephalopoda) en el Pacífico Central Mexicano. 228-230. En: Ríos-Jara, E., M. C. Esqueda-González y C. M. Galván-Villa (Eds.) Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Universidad de Guadalajara, Guadalajara. 286 p.
- López-Uriarte, E., E. Ríos-Jara y M. Pérez-Peña. 2005. Range extension for *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Cephalopoda, Octopodidae) in the mexican pacific. *Bull. Mar. Sci.* 77(2) 171-179.
- Mangold, K. 1983. *Octopus vulgaris*, 157-200. En: Boyle, P. R. (Ed.) Cephalopods life cycles, species accounts. Vol. I. Academic Press. Londres. 475 p.
- Mangold, K. 1987. Reproduction, 150-200. En: Boyle, P. R. (Ed.) Cephalopod life cycles Vol. II. Academic Press. Londres. 440 p.
- Melo, Y. C. y W. H. H. Sauer. 1998. Ovarian atresia in Cephalopods. En: Payne, A. I. L., M. R. Lipinski, M. R. Clarke y M. A. C. Roeleveld (Eds.) Cephalopod biodiversity, ecology and evolution. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 20: 143-151.

- Norman, M. 2003. Cephalopod: A world guide. Conchbooks. Alemania. 320 p.
- O'Dor, R. K. y 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.
- O'Dor, R. K. y M. J. Wells. 1978. Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*. *J. Exp. Biol.* 77: 15-31.
- Olivares, A., M. Zamora, P. Portilla y O. Zúñiga. 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.
- Otero, J., A. F. González, M. P. Sieiro y A. Guerra. 2007. Reproductive and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fish. Res.* 85: 122-129.
- Ould Mohamed Fall, K. 2001. Etude de la gametogenese chez le poulpe *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797). *Bulletin Scientifique CNROP.* 28: 44-52.
- Raymundo-Huizar, 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. Centro Universitario de Ciencia Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. 73 p.
- Rocha, F. 2003. Biología, ecología, cultivo y pesquerías de cefalópodos. Curso de Postgrado. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 207 p.
- Rocha, F., A. Guerra y A. F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.* 76: 291-304.
- Rodaniche, A. F. 1984. Iteroparity in the lesser Pacific striped octopus, *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). *Bull. Mar. Sci.* 35(1): 99-104.

- Rodríguez-Rúa, A., I. Pozuelo, M. A. Prado, M. J. Gómez y M. A. Bruzón. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on Atlantic coast of Andalusia (South of Spain). *Mar. Biol.* 147: 927-933.
- Roper, C.F. E., M. J. Sweeney y F. C. Hochberg. 1995. Cefalópodos, 305-353. En: Flescher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem (Eds.) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados. Roma.
- Rosa, R., P. R. Costa y M. L. Nunes. 2004. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defilippi* (Mollusca: Cephalopoda). *Mar. Biol.* 145: 563-574.
- SAGARPA. 2003. Anuario Estadístico de Pesca 2003. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. México.
- Sánchez, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: biological aspects of the most abundant species. *Sci. Mar.* 67(1): 81-90.
- Sánchez, A. Y. y M. C. Alejo. 2004. Pesca artesanal de *Octopus hubbsorum* en puerto Ángel, Oaxaca, México. Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe. Evaluando, manejando y balanceando acciones. Mérida, Yucatán, México.
- Sánchez, A. Y., M. C. Alejo y G. Cerdanés. 2003. Temperatura superficial del mar y abundancia del pulpo *Octopus hubbsorum* en Puerto Ángel, Oaxaca. México. 89-90 En: Espino, E., M. A. Carrasco, E. G. Cabral y M. Puente (Eds.) II Foro Científico de Pesca Ribereña. CRIP-Manzanillo. Colima.
- Silva, L., I. Sobrino y F. Ramos. 2002. Reproductive biology of the common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cadiz (SW Spain). *Bull. Mar. Sci.* 71: 837-850.

- Smith, P. J. 1996. La diversidad genética de los recursos pesqueros marinos: posibles repercusiones de la pesca. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 334. Roma, FAO. 59 p.
- 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.
- Van Heukelem, W. F. 1983. *Octopus cyanea*, 267-276. En: Boyle, P. R. (Ed.) Cephalopods life cycles, species accounts. Vol. I. Academic Press. Londres. 475 p.
- Wells, M. J. y A. Clarke. 1996. Energetics: the costs of living and reproducing for and individual cephalopod. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 351: 1083-1104.
- Wells, M. J. y J. Wells. 1959. Hormonal control of the sexual maturity in *Octopus*. *J. Exp. Biol.* 36: 1-33.
- Wood, J. B. y R. K. O'Dor. 2000. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Mar. Biol.* 136: 91-99.
- Zamora, C. M. y 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.
- Zúñiga, O., A. Olivares y L. Ossandón. 1995. Influencia de la luz en la maduración sexual de hembras de *Octopus mimus*. *Estud. Oceanol.* 14: 75-76.