SIP-14 BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **06** del mes de **Junio** del **2018** 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 titulada:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 EN EL CORREDOR PESQUERO SANTA ROSALÍA-PUNTA CHIVATO, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

ARIAS	CEDEÑO	EVELYN VIRGINIA
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

B	1	6	0	6	2	7

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ
Director de Tesis

DR. UNAI MARCAIDA ABURTO
2º. Director de Tesis

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ

M en C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE

DR. OMAR HERNANDO AVILA POVEDA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

PODER EJECUTIVO FEDERAL
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
MÉXICO, D.F.

I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., **el día** 12 **del mes de** Junio **del año** 2018

El (la) que suscribe BIÓL. EVELYN VIRGINIA ARIAS CEDEÑO **Alumno (a) del Programa**

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B160627 **adscrito al** CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ Y DR. UNAI MARCAIDA ABURTO

y cede los derechos del trabajo titulado:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 EN EL CORREDOR PESQUERO SANTA ROSALÍA-PUNTA CHIVATO, BAJA CALIFORNIA SUR, 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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: evelynariasc@gmail.com.com - arellano.marcial@gmail.com - unaimarkaida@gmail.com

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

Evelyn Arias Cedeño

BIÓL. EVELYN VIRGINIA ARIAS CEDEÑO

Nombre y firma del alumno

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 EN EL CORREDOR PESQUERO SANTA ROSALÍA-PUNTA CHIVATO, BCS, MÉXICO

TESIS

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

PRESENTA

EVELYN ARIAS CEDEÑO

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2018

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), por permitirme ser parte del programa de maestría.

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por su apoyo económico a través de las respectivas becas.

Al Dr. Marcial Arellano por aceptarme como su alumna y por compartir sus conocimientos. En especial, gracias por su gentileza e infinita paciencia.

Al Dr. Unai Marcaida por despertarme el interés hacia los pulpos, por sus enseñanzas y paciencia.

A la comisión revisora, especialmente, al M.C. Marcial Villalejo y Dr. Omar Avila por sus respectivas recomendaciones y comentarios.

A todos los que fueron parte del Laboratorio de Biología de Invertebrados Marinos, en especial, a la Biol. Mar. Alma Rivera por su disposición durante el proceso histológico, además de su paciencia y amabilidad.

Al Ingeniero Armando Hernández por su colaboración en la elaboración del gráfico del área de estudio.

A mis maestros y amigos los cuales fueron parte de este proceso para alcanzar la meta, a todos les guardo un gran aprecio.

ÍNDICE

GLOSARIO x

RESUMEN xii

ABSTRACT xiii

1. INTRODUCCIÓN 1

2. ANTECEDENTES 3

2.1. Generalidades de los pulpos 3

2.2. Influencia de los factores externos en los pulpos: implicaciones en la reproducción 3

2.3. Aspectos biológicos reproductivos de los pulpos 4

2.3.1. Sistema reproductor 4
2.3.2. Maduración del sistema reproductor 4
2.3.3. Influencia de los factores internos en la maduración gonádica 5
2.3.4. Comportamiento y tácticas reproductivas 5
2.3.5. Estrategias reproductivas: patrones de desove 6
2.3.6. Efecto de la condición en la reproducción 6

2.4. Evaluación de la maduración sexual 7

2.5. Talla a la madurez sexual 7

2.6. Distribución y hábitat de *O. hubbsorum* 7

2.7. Parámetros biológicos de *O. hubbsorum* 8

2.7.1. Proporción sexual 8
2.7.2. Temporada reproductiva y talla y peso a la madurez 8
2.7.3. Condición durante la maduración gonádica 9

2.8. Estrategia y tácticas reproductivas de *O. hubbsorum* 10

2.9. Relación de la temperatura superficial del mar con la época reproductiva ... 10

2.10. Importancia comercial de *O. hubbsorum* 11

3. JUSTIFICACIÓN 12

4. OBJETIVOS 13

4.1. Objetivo general 13

4.2. Objetivos específicos 13

5. MATERIALES Y MÉTODOS 14

5.1. Área de estudio 14

5.2. Obtención de las muestras 15

5.3. Proporción sexual 16
5.4. Proceso histológico 16
5.5. Análisis del desarrollo gonádico de las hembras y madurez sexual en machos 17
5.6. Patrón ovárico 18
5.7. Evidencia de cópula en las hembras 18
5.8. Ciclo reproductivo 18
5.9. Época reproductiva 18
5.9.1. Índices reproductivos 19
5.9.2. Diámetro de los ovocitos 19
5.10. Talla y peso a la madurez sexual 20
5.11. Relación de la condición durante la maduración gonádica de las hembras..20
5.12. Interacción de la temperatura superficial del mar con la actividad reproductiva 20
5.13. Análisis estadístico 20
6. RESULTADOS 22
6.1. Proporción sexual 22
6.2. Desarrollo gonádico de las hembras 23
6.2.1. Fases de los ovocitos 23
6.2.2. Estadios del desarrollo gonádico 26
6.3. Evidencia de cópula en las hembras 30
6.4. Madurez sexual de los machos 30
6.5. Ciclo y época reproductiva 31
6.6. Relación entre el IGS e IMH 35
6.7. Tallas y pesos correspondientes a cada estadio del desarrollo gonádico 35
6.8. Talla y peso a la madurez 37
6.9. Variación de la condición con la maduración gonádica 35
6.10. Temperatura superficial del mar asociada a la actividad reproductiva de las hembras 39
7. DISCUSIÓN 40
7.1. Proporción sexual 40
7.2. Ciclo y época reproductiva 40
7.3. Talla y peso a la madurez sexual 42
7.4. Condición de las hembras durante la maduración gonádica 43

7.5. Reproducción de *O. hubbsorum* asociada a la temperatura superficial del mar y efectos de la surgencia costera de verano 43

7.6. Tácticas reproductivas de *O. hubbsorum* 44

7.7. Estrategia reproductiva de *O. hubbsorum*: patrón de desove terminal..... 44

8. CONCLUSIONES 47

9. BIBLIOGRAFÍA 48

ANEXO 57

Caracterización de atresia ovárica 57

Descripción de los ovocitos fraccionados..... 58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de la zona de estudio en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 14

Figura 2. Medidas de la longitud dorsal del manto (LDM) y longitud total (LT) del pulpo. 16

Figura 3. Fases de desarrollo de los ovocitos de *Octopus hubbsorum*. **A)** previtelogénicos (PV), ovocitos primarios y secundarios con el núcleo central, varios nucleolos y núcleo con migración hacia el polo animal. **B)** PF, células alargadas, invaginaciones de la capa folicular y primeros gránulos de vitelo en los ovocitos. **C)** VT, células con abundante vitelo e invaginaciones profundas en el ovocito. **D)** VF, las invaginaciones se retraen y se observa el vitelo compacto. **E)** MD, la célula sin invaginaciones, llenas de vitelo y presencia del córion. **F)** LB, el ovocito se ha desprendido de la capa folicular. Cf capa folicular, Cfp células foliculares planas, Eo estroma ovárico, N núcleo, Nl nucleolo, Op ovocitos primarios, Os ovocitos secundarios, Ovp ovoplasma 25

Figura 4. A-D Cortes histológicos transversales de los ovarios en los cuatro estadios del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum*. **A)** inmaduro, ovario con ovogonias y ovocitos previtelogénicos, la mayoría con la capa folicular. **B)** en desarrollo, mostrando ovocitos de las fases PV, VT y VF. **C)** maduro, predominancia de ovocitos en vitelogénesis final (VF). **D)** desove, se muestra ovocito MD y folículo posovulatorio atrésico. Fpo folículo posovulatorio.....24

Figura 5. Porcentaje del área ocupada de cada fase de los ovocitos en cada estadio del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum*.....24

Figura 6. Distribución del diámetro de los ovocitos (DO) por fases de cada estadio del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 29

Figura 7. Promedio (±DE) del diámetro de los ovocitos (DO) de *Octopus hubbsorum* en cada clase de talla en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.....30

Figura 8. Corte transversal de la glándula oviductal de *Octopus hubbsorum*. **A)** Se observan las espermatecas sin espermatozoides y **B)** llenas de espermatozoides. Eptc espermatecas, Eptz espermatozoides, Tg tejido glandular. 30

Figura 9. **A)** Corte transversal del testículo de *Octopus hubbsorum* mostrando espermatozoides en los túbulos seminíferos. **B)** Corte longitudinal de los túbulos seminíferos llenos de espermatozoides. **C)** Espermatozoides empaquetándose en una sección de la glándula espermatofórica. **D)** Espermatóforos en sección longitudinal. Eptg espermatogonias, Eptz espermatozoides.. 31

Figura 10. Frecuencia mensual de los estadios de desarrollo gonádico de hembras y madurez sexual en los machos de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California..... 32

Figura 11. Variación mensual del índice de madurez histológica (IMH) de *Octopus hubbsorum* entre el 2014 y 2015 en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.....31

Figura 12. Variación mensual del índice gonadosomático (IGS), de madurez (IM) y de la glándula oviductal (IGO) de *Octopus hubbsorum* entre el 2014 y 2015 en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 34

Figura 13. Promedio mensual (±DE) del diámetro de los ovocitos (DO) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 34

Figura 14. Correlación entre el índice de madurez histológica (IMH) e índice gonadosomático (IGS) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 35

Figura 15. Distribución de las tallas (**A**) y pesos (**B**) de las hembras por estadio de desarrollo gonádico en *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 36

Figura 16. Distribución de las tallas (**A**) y pesos (**B**) de los machos por estadio de desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California. 37

Figura 17. Variación del índice de la glándula digestiva (IGD) de hembras con relación a la época reproductiva de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California..... 38

Figura 18. Correlación entre el índice de madurez histológica (IMH) e índice de la glándula digestiva (IGD) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.....37

Figura 19. Variación mensual del promedio de la temperatura superficial y frecuencia mensual de hembras en madurez y desove de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California..... 39

Figura 20. Ovocitos atrésicos de *Octopus hubbsorum* **A** Atresia inicial (AI), ovocito PV con algunos hemocitos. **B** Atresia media (AII) aparecen muchos hemocitos y el ovocito conserva algo de citoplasma. **C** Atresia avanzada (AIII), ovocitos con hipertrofia folicular y hemocitos invadiendo todo el ovocito. Cp células picnóticas, Hm hemocitos, Vs vasos sanguíneos. 57

Figura 21. Fragmentación del ovocito de *Octopus hubbsorum*. **A)** Ovocito en fase PF dividiéndose. **B)** Fragmento residual. **C)** Fragmento dividiéndose. 59

Figura 22. Fragmentaciones en el ovocito MD de una hembra en desove. **A)** Fragmentación de la capa folicular. **B)** Fragmentación desde el interior del ovocito. **C**, **D)** División del ovocito de *Octopus hubbsorum.* 60

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Aspectos reproductivos de Octopus hubbsorum en los diferentes sitios de la costa del Pacífico mexicano. 9

Tabla 2. Proporción sexual mensual y total de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California..... 22

Tabla 3. Proporción sexual por tallas y pesos de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California..... 23

GLOSARIO

Ciclo reproductivo: la frecuencia de cada uno de los estadios de desarrollo gonádico de un organismo a través del tiempo.

Corion: membrana que rodea al ovocito secretada por las células foliculares y que sirve de protección al huevo desde que el óvulo es liberado.

Desove: proceso posterior a la ovulación, entendido como la transferencia de los huevos desde la hembra hacia el exterior.

Dimorfismo sexual: diferenciación morfológica entre machos y hembras.

Espermatóforo: paquete de espermatozoides revestidos de polisacáridos y almacenados en el saco de Needham de los machos.

Estadio de desarrollo gonádico: etapa del desarrollo de la gónada que se le confiere a cada individuo a partir de la observación (microscópica o macroscópica).

Fase del desarrollo de los ovocitos: etapas por las cuales pasan las ovogonias para convertirse en ovocito para la fecundación.

Gametogénesis: formación de los gametos de las hembras (ovogénesis) y machos (espermatogénesis) desde las células germinales.

Glándula digestiva: órgano digestivo cuya función es la síntesis y secreción de enzimas, así como el almacenamiento de reservas lipídicas y excreción de los desechos alimenticios.

Inmadurez: etapa del desarrollo gonadal que atraviesan los organismos antes de iniciar el desarrollo de sus gametos.

Madurez: etapa avanzada correspondiente al estadio maduro del desarrollo gonádico y conjuntamente presenta otros signos de progresión.

Madura/o: organismo que presenta la etapa de madurez.

Madurez sexual: etapa en la que los individuos están aptos para reproducirse**.** Estrictamente se entendería el momento en el cual el macho puede transferir sus espermatóforos y la hembra está lista para realizar la fecundación y subsecuentemente el desove o puesta de huevos.

Ovoplasma: citoplasma del ovocito que durante la vitelogénesis comienza a llenarse de vitelo.

Ovulación: proceso por el cual, luego de que el ovocito maduro es liberado de su capa folicular, se transfiere a los oviductos y espermatecas para posteriormente ser desovado.

Puesta: sinónimo de desove.

Saco de Needham: bolsa membranosa que forma parte del aparato reproductor de los machos en cefalópodos y que sirve para el almacenamiento de los espermatóforos.

Talla y peso a la madurez: interpretada como la talla y peso más frecuente de los organismos que han sido considerados en madurez sexual.

Vitelo: sustancia nutritiva fundamentalmente compuesta de lípidos localizados en el citoplasma del óvulo que sirven como reservas nutritivas durante el desarrollo el ovocito maduro.

Vitelogénesis: proceso de síntesis de vitelo en el ovocito.

RESUMEN

Octopus hubbsorum es la principal especie de pulpo capturada en el Pacifico mexicano, sin embargo, aún no cuenta con regulación pesquera. Santa Rosalía en Baja California Sur (BCS), es el puerto donde se registran los mayores desembarques anuales de pulpo. Las muestras mensuales provinieron de la captura comercial de septiembre del 2014 a agosto del 2015 en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato. Se analizaron un total de 202 organismos cuyo rango de longitud dorsal del manto (LDM) fue 50-170 mm y se les evaluaron algunos parámetros biológicos como la proporción sexual, ciclo reproductivo, época reproductiva, talla y peso a la madurez, condición durante la maduración gonadal, además de la interacción de la temperatura superficial del mar (TSM) con la actividad reproductiva. En la muestra total (0.6H:1M) y en agosto (0.22H:1M) y octubre (0.25H:1M) hubo significativamente más machos que hembras. El principal evento reproductivo de las hembras ocurre en junio-julio, coincidente con el máximo valor de TSM (30°C). En tanto que, la actividad reproductiva de los machos fue continua a lo largo del año. El patrón ovárico fue sincrónico de acuerdo con la distribución del área proporcional de los ovocitos. De los tres índices reproductivos utilizados en este estudio, el IGS fue el que más se aproximó a identificar el estadio maduro y consecuentemente la actividad reproductiva, definida previamente por el análisis microscópico. El índice de condición de las hembras no tuvo una tendencia clara con respecto a la maduración gonadal, lo que hace suponer que la energía para el desarrollo de la gónada no proviene principalmente de las reservas de la glándula digestiva. La talla y peso a la madurez de las hembras fue de 130 mm LDM y 960 g de peso total (PT), respectivamente. Mientras que, los machos presentaron signos de madurez a 100 mm LDM y 600 g PT.

ABSTRACT

Octopus hubbsorum is the main species of octopus captured in western Mexico and Santa Rosalía is the port that generates the largest annual landings of octopus from all Baja California Sur (BCS). Based on commercial captures, a monthly sampling was carried out from September 2014 to August 2015 in the Santa Rosalía-Punta Chivato fishing corridor. We evaluated reproduction aspects such as ratio, reproductive event, size and weight at maturity. These biometric measurements were recorded and the histological process was performed in the female ovary and oviduct complex and in male testicle and Neddham complex for the posterior microscopic analysis. The frequency distribution of the mantle dorsal length reflected monthly groupings. The total gender ratio was significantly different from 1:1 (0.6 H: 1m), however the monthly ratio was only significant in August and October. Mature males were found all year round and ovarian development was synchronous as part of their reproductive strategy. The main reproductive peak occurs in June-July when the surface temperature of the sea reaches 30 ° C and the secondary peak in March-April at 20.7 °C. Based on the three indirect reproductive indices used in this study: gonadosomatic index (IGS), maturity index (IM) and the oviduct gland index (IGO), the IGS was the most appropriate to determine the stages of maturity previously defined by the microscopic analysis. According to the condition index, females apparently support the gonadic maturation of most of the diet. The size and weight at maturity of females was 13 cm and 960 g, respectively.

1. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos son considerados recursos con un alto potencial pesquero (Rocha, 2003), entre ellos, el pulpo es la especie objetivo de pesquerías artesanales en varios países como México (Markaida & Gilly, 2016), lo que le da un nivel preponderante en la economía de las poblaciones costeras.

El recurso pulpo en México corresponde al décimo más importante en volumen desembarcado y al cuarto más importante con respecto al precio comercial (CONAPESCA, 2014). Esta pesquería es sostenida principalmente por *Octopus maya y O. vulgaris* en el Golfo de México. Por ello, la regulación pesquera en México ha sido enfocada únicamente a estas dos especies. *O. hubbsorum* es la principal especie capturada como pesquería artesanal en el Pacífico mexicano (López-Uriarte, 2005). En el estado de Baja California Sur, la localidad de Santa Rosalía generó las mayores descargas del recurso pulpo (principalmente *O. hubbsorum*) entre el 2005 y 2014 (1,020 t; CONAPESCA, 2014), sin embargo, no se conocen aspectos biológicos reproductivos de *O. hubbsorum*, cuyo análisis es fundamental para un manejo sustentable del recurso.

O. hubbsorum muestra en su estrategia de vida una fase meroplanctónica, ciclo de vida corto, crecimiento rápido, madurez temprana, un solo desove y diferentes periodos reproductivos (López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015). Por ejemplo, la temporada reproductiva principal en el Golfo de California ocurre de septiembre a diciembre (Pliego-Cárdenas *et al.,* 2011), mientras que, en la costa oeste de la península transcurre de mayo a octubre (Domínguez-Contreras, 2011). Generalmente, los periodos reproductivos son modulados por variaciones estacionales de la temperatura de cada sitio, ya que la temperatura controla el ciclo de vida de los cefalópodos (Mangold, 1987, citado en Boyle & Rodhouse, 2005).

Por otro lado, los estudios de ciencia básica como biología reproductiva, son necesarios para obtener una parte de la información que se requiere para el plan de manejo de los recursos biológicos. En este sentido, este trabajo describe las características reproductivas más relevantes e infiere sobre la estrategia

reproductiva (patrón de desove) de la principal especie que compone la pesquería de pulpo del Pacífico mexicano.

2. ANTECEDENTES

2.1. Generalidades de los pulpos

Los octópodos habitan en todos los océanos, encontrándose además en todos los ambientes marinos y muchos presentan el estilo de vida bentónico (Gillespie *et al*., 1998). Además, tienen los sexos separados y dimorfismo sexual. La fecundación es interna y las especies bentónicas colocan los huevos generalmente en sustratos rocosos. La mayoría presenta un ciclo de vida corto (Llpiński, 1998) y el desarrollo puede ser directo (holobentónico) o indirecto (merobentónico) a través de paralarvas planctónicas pequeñas (Alejo-Plata & Herrera-Alejo, 2014). Como en otros cefalópodos, los pulpos son considerados especies clave dentro de su rol trófico al ser el alimento de algunas especies de peces, elasmobranquios, mamíferos marinos, así como de aves marinas (Rodhouse *et al*., 2014). La importancia comercial de los pulpos radica en su abundancia, crecimiento rápido y su alto contenido proteico (Zlátanos *et al*., 2006; Rodhouse *et al*., 2014) que a su vez, beneficia a las comunidades ribereñas que lo emplean como recurso de subsistencia.

2.2. Influencia de los factores externos en los pulpos: implicaciones en la reproducción

Los principales factores externos que controlan el ciclo de vida de los cefalópodos son la temperatura, el fotoperiodo y la disponibilidad del alimento (Mangold & Boletzky, 1973; Forsythe & Hanlon, 1988). En este sentido, la dieta materna influye en el peso inicial de los huevos (Vidal *et al.,* 2014), asimismo, la temperatura tiene influencia directa en su metabolismo, por ejemplo en *Enteroctopus megalocyathus,* el tiempo del desarrollo embrionario se redujo en un 15% al pasar de 12 a 15-16°C (Uriarte *et al*., 2015). Además, juveniles de *O. maya*, provenientes de desoves controlados a 30°C, presentaron una tasa metabólica más alta, menores tallas y una tasa de crecimiento más baja, que aquellos que provenían de puestas a 24°C (Juárez *et al.*, 2016). Por consiguiente, organismos que se desarrollaron a elevadas temperaturas tendrán una maduración gonádica más temprana, lo que conlleva a desoves en diferentes meses del año, ocasionando cohortes o microcohortes (cuando el lapso de tiempo entre un desove y otro es muy corto) (Forsythe, 2004; Rodhouse *et al*., 2014). Por lo antes expuesto, varias especies de pulpo, como *O.*

bimaculatus, O. hubbsorum y *O. maya*, presentan cohortes intranuales (López-Uriarte, 2006; Castellanos-Martínez, 2008; Domínguez-Contreras, 2011; Ibarra, 2012; Avila-Poveda *et al*., 2016). En adición, Boyle & Rodhouse (2005) sugieren que las cohortes con crecimiento rápido o lento que provienen de desoves en diferentes condiciones ambientales, presenten a su vez diferentes temporadas de puesta entre sí.

Por otro lado, Mangold (1987), menciona que el ciclo reproductivo de una especie también está modulado por los cambios en los factores externos que se presentan a diferentes latitudes (citado en Boyle & Rodhouse, 2005). De esta manera, en especies como *O. vulgaris* cuya distribución es amplia (Guerra & Pérez-Gándaras, 1983), se observan variaciones en el número de picos reproductivos (uno o dos) y su temporalidad (diferentes estaciones) en latitudes distintas donde también influye la periodicidad de las surgencias costeras (Otero *et al.*, 2007; González *et al.,* 2011).

2.3. Aspectos biológicos reproductivos de los pulpos

2.3.1. Sistema reproductor

El sistema reproductor de la hembra consta de un ovario y dos glándulas oviductales con oviductos (proximal y distal), en los cuales se almacenan los espermatozoides, se lleva a cabo la fecundación y la producción de las capas protectoras del huevo (Froesch & Marthy, 1975, Olivares *et al*., 2001). En los machos, el aparato reproductor lo constituye un testículo, el complejo de Needham cuya función es producir y almacenar espermatóforos y como órgano terminal el conducto excurrente desde donde se liberan los espermatóforos hacia el tercer brazo izquierdo (hectocotilo) para la transferencia del esperma hacia la hembra (Hanlon & Messenger, 1996).

2.3.2. Maduración del sistema reproductor

El inicio de la maduración sexual de las hembras está marcado por (i) la producción de vitelo en los ovocitos y (ii) el desarrollo de las glándulas oviductales y oviductos (Di Cosmo *et al*., 2001; Arkhipkin, 1992). Como parte del desarrollo gonádico, las hembras inician el proceso de ovogénesis con las células germinales (ovogonias),

posteriormente, las células foliculares se arreglan en la parte externa del ovocito y se invaginan hacia el interior de la célula. Subsiguientemente, las células foliculares sintetizan y transfieren el vitelo al ovoplasma (vitelogénesis), aumentando de tamaño hasta que la capa nuevamente se extiende y el ovocito se desprende de la capa folicular para iniciar la ovulación (Mangold, 1987, citado en Boyle & Rodhouse, 2005). Mientras que, en los machos la producción de gametos se realiza en el único testículo, las espermatogonias se ubican en la periferia de los túbulos seminíferos y la maduración de las células sexuales tiene orientación central, por lo que los espermatozoides se muestran en el centro de los túbulos en la porción proximal de los conductos deferentes y pasan por túbulos glandulares del órgano espermatofórico donde se empacan en espermatóforos y se almacenan en el saco espermatofórico o Needham (Boyle & Rodhouse, 2005).

2.3.3. Influencia de los factores internos en la maduración gonádica

Se ha comprobado que la glándula óptica influye sobre la maduración gonádica al secretar hormonas sexuales a una baja intensidad de luz (Well & Wells, 1959). Asimismo, la hormona progesterona y la gonatropina varían en relación con la gametogénesis, aumentando cuando ésta inicia y disminuyendo su nivel cuando finaliza el proceso (Di Cosmo *et al*., 1998; Avila-Poveda, 2014). Adicionalmente, Di Cosmo *et al.* (2001), observaron que durante la maduración de las gónadas de *O. vulgaris*, los cambios en la gónada, oviductos y glándulas oviductales estaban controlados por las hormonas 17β-estradiol y progesterona.

2.3.4. Comportamiento y tácticas reproductivas

La mayoría de los pulpos no muestran un cortejo previo a la cópula (Robin *et al*., 2014). Frecuentemente el macho hace varios intentos hasta que la hembra accede a que le introduzca el brazo hectocotilizado en la cavidad paleal (observaciones de pescadores). El apareamiento ocurre comúnmente con hembras que aún no han iniciado la maduración gonádica, ya que tienen la capacidad de almacenar el esperma en las espermatecas de la glándula oviductal (Froesch & Marthy, 1975). Ésta característica hace suponer que los encuentros entre machos y hembras son fortuitos y que tienen una vida solitaria y promiscua (principalmente los del género *Octopus*) (Robin, *et al.,* 2014), lo que conlleva a una competencia espermática,

observándose apareamientos de una hembra con varios machos (Hanlon & Messenger, 1996). En adición, Quinteiro *et al.* (2011) analizaron la paternidad múltiple a través de microsatélites en *O. vulgaris*, encontrando a dos progenitores (machos) en cada cría. Además, mencionan que no todas las transferencias de esperma son dirigidas hacia la fecundación ya sea por el mecanismo de los machos de retirar el esperma anterior y/o por una selección por parte de las hembras. Otra táctica es la madurez precoz de los machos para posiblemente aumentar el número de cópulas y evitar que machos y hembras se restrinjan a una temporada específica para llevar a cabo el apareamiento (Boyle & Rodhouse, 2005).

2.3.5. Estrategias reproductivas: patrones de desove

Las estrategias reproductivas de los cefalópodos son adaptaciones a las diversas condiciones ambientales, por ello, Rocha *et al.* (2001) propusieron cinco estrategias de acuerdo con el tipo de ovulación, desove y crecimiento entre puestas. De esta manera, los pulpos presentan dos tipos de estrategias (i) desove terminal simultáneo, con ovulación sincrónica y cuya puesta ocurre al final del ciclo de vida del organismo y (ii) desove múltiple, cuya ovulación es por grupos y la puesta ocurre en lotes separados en una sola época. *O. chierchiae* es la única especie de pulpo con la estrategia de desove múltiple (Rodaniche, 1984), sin embargo, las dos estrategias presentan desoves monocíclicos.

2.3.6. Efecto de la condición en la reproducción

Considerando que la gametogénesis requiere de una inversión energética, siendo de mayor grado en las hembras, se ha utilizado usualmente el índice de la glándula digestiva (llamado también índice de condición) para conocer si la fuente de energía para la maduración gonádica proviene de las reservas en la glándula digestiva y músculos (endógena) o de una fuente externa como la dieta (Castro *et al.,* 1992; Otero *et al.,* 2007). En el caso de los pulpos con desove terminal, la condición de las hembras en posdesove es crítica ya que atraviesan un periodo de inanición (Mangold & von Boletzky, 1973; Cortez *et al.,* 1995). Además, la fuente de energía para la reproducción presenta diferencias inter-intraespecíficas (Otero *et al*., 2007).

2.4. Evaluación de la maduración sexual

La evaluación del estado de madurez de los individuos se realiza mediante escalas de madurez macroscópicas, análisis histológicos e índices, los más utilizados son el índice gonadosomático e índice de madurez ya que describen la actividad reproductiva de los pulpos (Olivares & Zúñiga, 1996; Silva *et al.,* 2002; Boyle & Rodhouse, 2005, Rodríguez-Rúa *et al*., 2005; Otero *et al*., 2007; López-Uriarte & Ríos Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al*., 2011; Alejo-Plata *et al*., 2015; Avila-Poveda *et al.,* 2016). La escala de madurez microscópica tiene mayor confiabilidad ya que permite describir a detalle el proceso de maduración de las gónadas a un nivel citológico y a su vez sirve para validar los índices morfológicos y escalas macroscópicas (Olivares *et al*., 2001) .Además, se han caracterizado estados microscópicos para contrastarlos con los estados de madurez macroscópicos en *O. vulgaris,* cuyos análisis varían entre los autores (Gonçalves *et al*., 2002; Cuccu *et al*., 2013; Sieiro *et al*., 2014).

2.5. Talla a la madurez sexual

El tamaño a la madurez sexual utilizado mayormente para evaluaciones pesqueras, ha sido obtenido comúnmente mediante un modelo logístico (Silva *et al*., 2002; Wiley *et al.,* 2008; López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al.,* 2009; Markaida *et al*., 2017). Los criterios para considerar un organismo maduro pueden integrar características macroscópicas y microscópicas. De esta manera, Sieiro *et al.* (2014) además de las características macroscópicas, emplearon criterios con base en el análisis histológico y evidencia de cópula en *O. vulgaris.*

2.6. Distribución y hábitat de *O. hubbsorum*

Octopus hubbsorum se distribuye geográficamente desde Puerto San Carlos en Sonora hasta Salina Cruz, Oaxaca en la costa oriental del Golfo de California (16° 10’ N y 95° 14’ O) (López-Uriarte *et al*., 2005), desde Bahía de los Ángeles (28° 57’ N y 113° 33’ O) hasta Cabo San Lucas (22° 52’ N y 109° 55’ O) en la costa occidental del Golfo y hasta Bahía Magdalena (24° 16’ N y 112° 18’ O) (Domínguez-Contreras *et al*., 2013) en la costa occidental de la península y recientemente se ha sugerido su extensión hasta el norte de Chile (23°38' S y 70°24′ O) (Pliego-Cárdenas *et al*., 2014). La distribución de la especie la convierte en tropical,

subtropical. Recientemente se ha sugerido que *O. hubbsorum* y *O. mimus* de Chile y Perú pertenecen a la mismo taxón (Pliego-Cárdenas *et al*., 2014), por lo que se distribuiría desde el Golfo de California y aguas adyacentes hasta el norte de Chile.

O. hubbsorum es una especie bentónica que habita sustratos rocosos desde el intermareal hasta 30 m de profundidad (Pliego-Cárdenas, 2009; Domínguez-Contreras, 2011; López-Uriarte *et al*., 2005).

2.7. Parámetros biológicos de *O. hubbsorum*

2.7.1. Proporción sexual

Al igual que en otros pulpos, la proporción sexual de *O. hubbsorum* difiere en las distintas localidades de estudio, presentándose en ocasiones sesgada hacia los machos (Bravo-Olivas, 2008; López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015).

2.7.2. Temporada reproductiva y talla y peso a la madurez

El evento reproductivo y talla y peso a la madurez de *O. hubbsorum* muestran variaciones entre los diferentes sitios de estudio, observándose dos eventos reproductivos en el Golfo de California y una reproducción continua en los otros sitios. Adicionalmente, se ha reportado que los machos de *O. hubbsorum*, como en otras especies de pulpo, exhiben una madurez más temprana (Tabla 1).

Tabla 1. Aspectos reproductivos de Octopus hubbsorum en los diferentes sitios de la costa del Pacífico mexicano.

Sitios	**Época reproductiva**	**Desarrollo ovárico**	**Hembras**		**Machos**		**No. de hembras**
			LDM 50%	PT 50%	LDM 50%	PT 50%	
Bahía de Loreto[1]	Junio-septiembre y febrero	Asincrónico	124	615	105	405	119
Isla Espíritu Santo[2]	Septiembre-diciembre y marzo	Asincrónico y sincrónico		680		445	230
Bahía Magdalena[3]	Mayo-octubre	Grupos sincrónicos	119	628			149
Jalisco[4]	Febrero-junio	Sincrónico	115	758	70	320	2813
Oaxaca[5]	Marzo-mayo	Grupos sincrónicos	90.5	387.2	74.5	254	568

[1]Bravo-Olivas, 2008; [2]Pliego-Cárdenas, 2009; [3]Domínguez-Contreras, 2011; [4]López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; [5]Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015.
La longitud dorsal del manto a la madurez ($LDM_{50\%}$) se reporta en mm y el peso total a la madurez ($PT_{50\%}$) en gramos.

2.7.3. Condición durante la maduración gonádica

La transferencia de la energía desde las reservas de la glándula digestiva a los tejidos gonádicos ha sido analizada a través del índice de la glándula digestiva o de condición. En este sentido, se ha encontrado en *O. hubbsorum* que la vía para obtener la energía para realizar la gametogénesis es tanto de los metabolitos almacenados previamente (Bravo-Olivas, 2008; Pliego-Cárdenas, 2009) como directamente de la dieta (Domínguez-Contreras, 2011). Estas diferencias posiblemente estén relacionadas a la cantidad de alimento disponible en cada sitio de estudio.

2.8. Estrategia y tácticas reproductivas de *O. hubbsorum*

O. hubbsorum ha sido descrito como desovador terminal simultáneo y con ovulación sincrónica, asincrónica/sincrónica y por grupos sincrónicos (Bravo-Olivas, 2008; López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas, 2009; Domínguez-Contreras, 2011). Sin embargo, recientemente Alejo-Plata & Gómez-Márquez (2015) lo caracterizaron como desovador múltiple intermitente, cuyo criterio fue basado en la distribución de la talla de los ovocitos, que, según los autores, fue polimodal. Aunque, no está claro que tipo de desarrollo ovárico presenta *O. hubbsorum*, ya que es posible que las diferencias se deban a la interpretación de los distintos autores.

O. hubbsorum presenta la estrategia de vida de huevos pequeños pero abundantes (105,000-144,000, fecundidad real) y desarrollo indirecto a través de paralarvas planctónicas (Alejo-Plata & Herrera-Alejo, 2014).

En cuanto a sus tácticas reproductivas, Domínguez-Contreras (2011) y Alejo-Plata & Gómez-Márquez (2015) observaron esperma en todos los estadios de desarrollo gonádico, lo que hace presumir que al igual que en otras especies del género, aprovechen cada encuentro para llevar a cabo el apareamiento. *O. hubbsorum* también presenta la táctica de competencia espermática ya que al parecer, la temporada reproductiva induce a un aumento del número de espermatóforos (Domínguez-Contreras, 2011).

2.9. Relación de la temperatura superficial del mar con la época reproductiva

La época reproductiva de *O. hubbsorum* está modulada por los cambios de temperatura superficial del mar a lo largo de su distribución. En este contexto, la época reproductiva principal se presentó en los meses más cálidos en Bahía de Loreto (Bravo-Olivas, 2008) e Isla Espíritu Santo (Pliego-Cárdenas, 2009) en el Golfo de California. Mientras que, una temporada reproductiva continua ha sido registrada en Bahía Magdalena, costa occidental de la península (Domínguez-Contreras, 2011). De manera similar, en Jalisco (López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009), y Oaxaca (Alejo-Plata & Gómez-Márquez (2015) costa oriental del Golfo de California, la temporada reproductiva es más extensa lo cual ha sido asociado a las constantes temperaturas cálidas de esa región (Tabla 1).

2.10. Importancia comercial de *O. hubbsorum*

En la producción pesquera mexicana, durante el 2016 el recurso pulpo se encontró entre las primeras diez especies más capturadas, siendo el cuarto recurso exportable del país. De las 38,780 t de pulpo producidas en ese año, el Pacífico mexicano aportó 1,882 t, de las cuales el 43.5% provino de BCS (SAGARPA, 2017). El estado ha reportado un aumento de la descarga total de pulpo en los últimos dos años, llegando a incrementar un 61% del desembarque total anual en el 2017 (comparado con el 2014), lo cual generó 29 millones de pesos para BCS (SAGARPA, 2017).

El recurso pulpo en el Pacífico mexicano está integrado por la especie *O. hubbsorum* (López-Uriarte *et al*., 2005), coexistiendo con *O. bimaculatus* principalmente en la parte norte (Ríos-Jara *et al*., 2001). El corredor pesquero de Santa Rosalía-Punta Chivato ha aportado desde 200, los mayores desembarques anuales de pulpo en todo el estado de BCS, alcanzando hasta un 38.4 y 37% de las descargas totales en 2009 y 2013, respectivamente y el mayor porcentaje de la captura total (29.23%) durante el período 2005-2014 en BCS. Por lo antes expuesto, la producción de pulpo constituye un recurso relevante en el ámbito socieconómico, al contribuir en el 2014 con 145,395.67 pesos a la localidad de Santa Rosalía (CONAPESCA, 2014).

A pesar de lo que representa el recurso pulpo en la pesquería realizada del Pacífico mexicano, aún no cuenta con regulación pesquera y sus registros en los anuarios pesqueros carecen de información, tales como, el aporte en el desembarque de cada especie, esfuerzo pesquero, extensión de la zona de captura, artes de pesca.

3. JUSTIFICACIÓN

Octopus hubbsorum es la principal especie de pulpo comercial del Pacífico mexicano. Considerando el incremento de sus capturas en los últimos años en el Golfo de California y las diferentes temporadas reproductivas reportadas en las distintas localidades del Pacífico mexicano, es necesario conocer la temporalidad reproductiva en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, el cual genera las mayores descargas anuales de pulpo de toda la península (153.59 t en el 2014; CONAPESCA, 2014). Lo rasgos reproductivos analizados en este estudio, proporcionarán la información para un eficaz manejo de *O. hubbsorum.*

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Analizar los rasgos reproductivos de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía- Punta Chivato, BCS, México.

4.2. Objetivos específicos

- Determinar la proporción sexual.
- Describir los estadios de desarrollo gonádico a partir de la caracterización de la ovogénesis en las hembras.
- Analizar el patrón ovárico.
- Describir la madurez sexual en los machos.
- Describir el ciclo reproductivo y establecer la época (periodo) de reproducción.
- Estimar la talla y peso a la madurez.
- Analizar la variación de la condición en función de la maduración gonadal de las hembras.
- Buscar la interacción entre la temperatura superficial del mar del área de estudio con la actividad reproductiva.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato tiene una extensión aproximada de 53 km, se localiza al noreste del estado de Baja California Sur en el municipio de Mulegé, abarcando la parte central de la costa occidental del Golfo de California (27° 30’ 15’ N, 112 12’ O y 27° 04’ 05’’ N, 111° 57’ 34’’ O) (Figura 1). El sitio pertenece a la región desértica peninsular con escasas precipitaciones anuales (117.2 mm) (Arriaga *et al*., 1997), mientras que, la plataforma continental en general es rocosa y estrecha (Santamaría-Del Ángel *et al.,* 1995). En el Golfo de California se presentan dos estaciones marcadas, una fría (noviembre-mayo) que corresponde a invierno-primavera y otra cálida (junio-octubre) correspondiente a verano-otoño (Santamaría-Del Ángel *et al*., 1994).

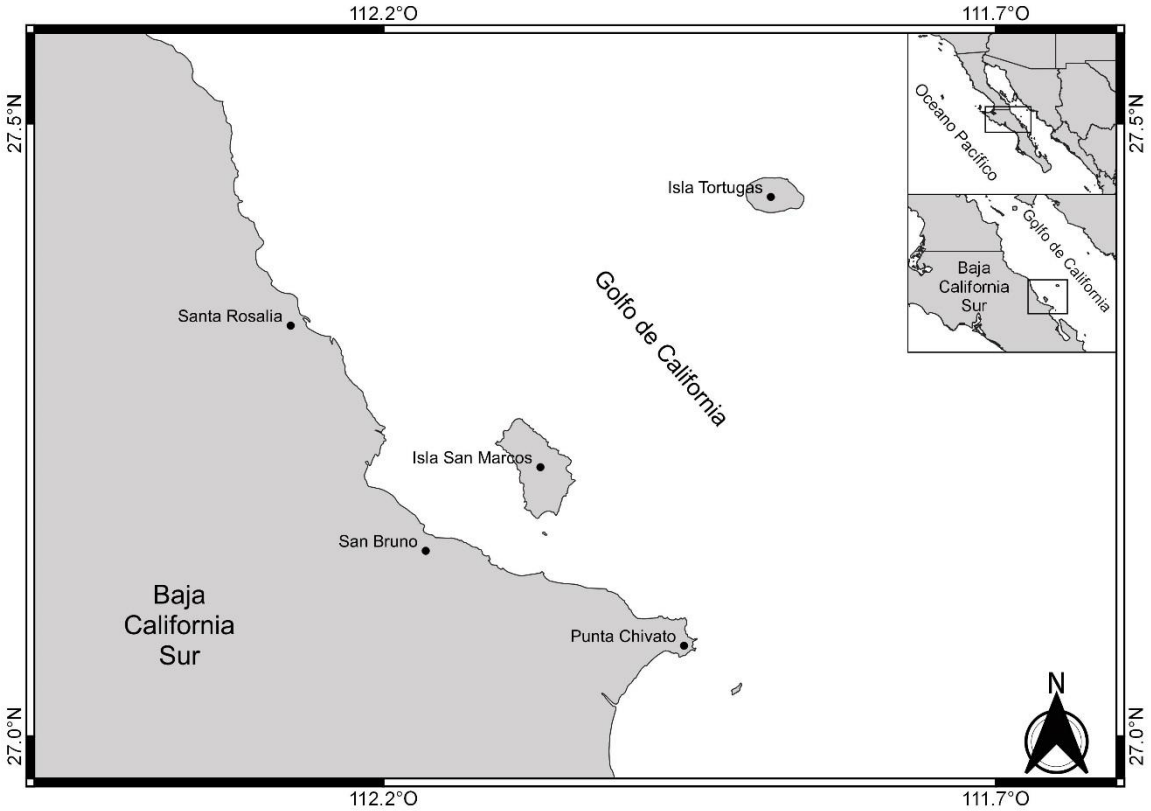

Figura 1. Localización de la zona de estudio en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

Por otra parte, las corrientes marinas superficiales que rigen en la región central-occidental del Golfo de California varían estacionalmente de acuerdo con la dirección e intensidad del viento. Es así, que los vientos tienen una dirección

noroeste-sureste durante la estación de invierno, mientras que en el verano van de sureste al noroeste (Jiménez *et al*., 2005). De igual manera, la temperatura superficial del mar se rige por la estacionalidad al presentar valores mínimos de 16°C durante la época fría y máximos de 31°C en la época cálida debido a la presencia de masa de Agua Superficial Ecuatorial (Escalante *et al.,* 2013), sin embargo, en la costa occidental del Golfo de California la temperatura es menor debido al evento de surgencia (Soto-Mardones, 1999). Es así, que la región central-occidental del Golfo de California es considerada mesotrófica y las surgencias costeras débiles de verano (julio a octubre) tienen mayor intensidad en esta región y son producidas por los vientos del sureste (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santamaría-Del-Ángel *et al*., 1995, 1999; Escalante *et al.,* 2013). De acuerdo con Santamaría–Del Ángel *et al*. (1994), en la región central del Golfo de California la época fría presenta concentraciones máximas de pigmentos y una alta productividad primaria, en contraste, la época cálida muestra concentraciones mínimas de pigmentos y baja productividad.

5.2. Obtención de las muestras

Los ejemplares de *O. hubbsorum* fueron obtenidos mensualmente de septiembre del 2014 a agosto del 2015 a partir de la captura comercial de pulpo que se desarrolla en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato. La extracción de pulpo se realizó por buceo libre mediante un gancho a una profundidad máxima de 10 m. Posteriormente, a cada pulpo se le registró el peso total (PT) con una balanza (precisión de 0.1 g) y se midió la longitud total (LT) y longitud dorsal del manto (LDM) con una cinta métrica (Figura 2). Posteriormente, se diseccionó el sistema reproductor y la glándula digestiva y se fijaron con formol al 10%, en cuya dilución se empleó agua de mar. Se realizó la disección de cada órgano y utilizando una báscula con precisión de 0.001 g se registraron: peso del ovario (PO), peso del complejo oviductal (glándulas oviductales y oviductos) (PCO), peso del testículo (PTs), peso del complejo de Neddham (PCN) y peso de la glándula digestiva (PGD). Adicionalmente, con un vernier (precisión 0.1 mm), se registró el diámetro de las glándulas oviductales (DGO).

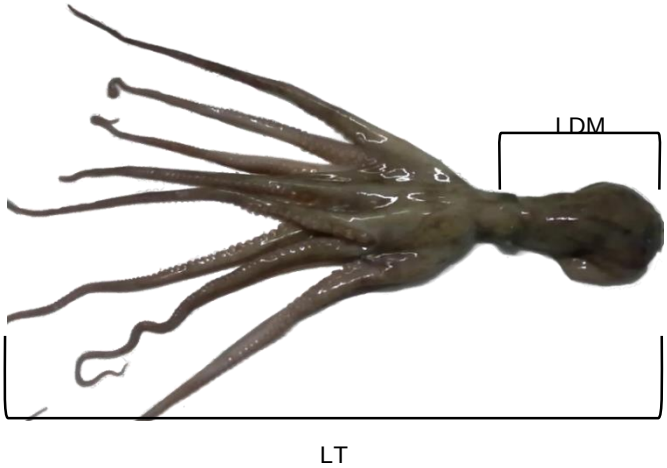

Figura 2. Medidas de la longitud dorsal del manto (LDM) y longitud total (LT) del pulpo.

5.3. Proporción sexual

El sexo fue reconocido macroscópicamente. Se calculó la proporción sexual (división entre el número de hembras y el número de machos) total y mensual y se aplicó la prueba Ji-cuadrada para conocer si eran estadísticamente diferentes a la proporción esperada de 1:1.

5.4. Proceso histológico

De cada ovario y testículo se tomó una porción aproximadamente de 10 mm^2. Los oviductos (proximal y distal) y glándulas oviductales de cada hembra fueron utilizados enteros y el complejo de Neddham fue procesado únicamente cuando no se distinguían espermatóforos macroscópicamente. Las muestras fueron enjuagadas con agua durante 24 h para eliminar el exceso de fijador y posteriormente sometidas al proceso histológico, el cual consiste en deshidratación con alcoholes a concentraciones crecientes, inclusión en bloques de parafina para darle consistencia a los tejidos, cortes de 3 y 4 μm para las gónadas y de 3 a 5 μm para las glándulas complementarias empleando un micrótomo de rotación LEICA. Posteriormente, los tejidos fueron puestos en láminas de vidrio y teñidos con hematoxilina-eosina de Harris (Humanson, 1979), con la cual ocurre una reacción ácido-base, tiñéndose de rosa el citoplasma y de púrpura intenso el nucléolo y células foliculares. Finalmente, los tejidos fueron examinados empleando un microscopio LEICA. Adicionalmente, se obtuvieron imágenes de los tejidos

utilizando una cámara LEICA acoplada a un microscopio y el programa Leica Aplication Suite para posteriores análisis.

5.5. Análisis del desarrollo gonádico de las hembras y madurez sexual en machos

El análisis del desarrollo gonádico se realizó a partir de la observación microscópica de los gametos utilizando las laminillas histológicas obtenidas previamente. Se analizó de manera diferente hembras y machos debido a las variaciones en la fisiología del sistema reproductor. En los machos, se consideraron los criterios de Rodríguez-Rúa *et al.* (2005) y Alejo-Plata & Gómez-Márquez (2015) para definir la madurez sexual con base en la ocurrencia de espermatozoides en el testículo y espermatóforos en el complejo de Needham. En el caso de las hembras, se identificaron como fases de los ovocitos a los diferentes tipos de células que ocurren durante la ovogénesis (Sieiro *et al*., 2014) y con ello, se asignaron los estadios del desarrollo gonádico de acuerdo con Rodríguez-Rúa *et al.* (2005). Para reforzar el criterio cualitativo de la asignación de los estadios de desarrollo gonádico, se midió el área que ocupa cada tipo de ovocito en un ovario dado de acuerdo a Sieiro *et al.* (2014), sin embargo, esta metodología se modificó y en lugar de utilizar la rejilla de Weibel se empleó el contorno de cada célula. Para ello, de cada ovario se escogieron al azar tres zonas del campo de visión (aumento de 10X) a manera de cuadrantes microscópicos (Domínguez-Contreras, 2011; Avila-Poveda *et al*., 2016), de los cuales se obtuvieron microfotografías y a partir de éstas se midió el área proporcional de cada ovocito. Los valores del área ocupada correspondiente a cada fase (suma del área de cada tipo de ovocito para una fase determinada) fueron divididos para el área total y convertidos a porcentajes. Cada microcuadrante tuvo un área de 1053.86 mm^2. Las ovogonias no fueron medidas debido a que su tamaño es muy pequeño, aunado a la baja resolución de la imagen, lo cual convierte imprecisa su medición, además, estas células se encontraron únicamente en los estadios de inmadurez y en desarrollo. Con los datos del área de los ovocitos se calculó el índice de madurez histológica (IMH) (Sieiro *et al*., 2014), el cual representa las fases de los ovocitos, ya que es un promedio ponderado de las distintas fases que podrían presentarse en un mismo ovario en un determinado organismo. Con este índice se consiguió, de cierta manera,

transformar lo cualitativo del análisis histológico a lo cuantitativo, con el objetivo de conectar todos los parámetros biológicos en el análisis de la reproducción. Se calculó como sigue:

$$\text{IMH}= \frac{\sum_{i=1}^{s}(n_i \times i)}{\sum_{i=1}^{e} n_i}$$

Donde:

i = cada fase de los ovocitos presente en el ovario

s= el máximo número de las fases de los ovocitos (6)

n_i= área ocupada de la fase de los ovocitos correspondiente

Adicionalmente, durante el desarrollo gonádico se caracterizaron tipos citológicos como atresia, la cual fue descrita de acuerdo a Sieiro *et al*. (2016) y células fragmentadas, detalladas en el anexo I.

5.6. Patrón ovárico

El patrón ovárico fue analizado a través de la distribución de frecuencias del área ocupada de las fases de los ovocitos en cada estadio de desarrollo gonádico.

5.7. Evidencia de cópula en las hembras

La presencia de espermatozoides en el oviducto distal y glándula oviductal fue reconocida como evidencia de cópula para analizar su relación con la maduración gonádica de las hembras.

5.8. Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo fue definido con la frecuencia mensual de cada estadio del desarrollo gonádico de hembras y estados de madurez en machos.

5.9. Época reproductiva

La época reproductiva fue establecida en aquellos meses con una frecuencia mayor del estadio maduro en machos y los estadios gonádicos madurez y desove de las hembras, conjuntamente, fueron consideraron índices reproductivos para ambos sexos y el diámetro de los ovocitos.

5.9.1. Índices reproductivos

Se calcularon tres índices reproductivos para analizar, a través del promedio, su variación en función del tiempo. Los índices reproductivos fueron escogidos al describir eficazmente la actividad reproductiva de *O. hubbsorum* (Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015). Se calcularon como sigue:

1) Índice gonadosomático (IGS) (Silva *et al.,* 2002), el cual fue empleado como una medida de la actividad reproductiva en función del peso ya que se asume que las gónadas aumentan de tamaño conforme avanza su maduración:

Hembras: $$IGS=\frac{PO}{(PT-PO)} \times 100$$

Machos: $$IGS=\frac{PTs}{(PT-PTs)} \times 100$$

2) Índice de madurez (IM) adoptado para *O. vulgaris* por Guerra (1975), este índice relaciona los pesos de la gónada y el complejo reproductivo disminuyendo el valor en la maduración gonádica de las hembras, mientras que en los machos, el valor se incrementa:

Hembras: $$M=\frac{PCO}{(PO+PCO)}$$

Machos: $$IH=\frac{PCN}{(PTs+PCN)}$$

3) Índice de la glándula oviductal (IGO) (Silva *et al*., 2004), el cual nos permitió conocer a partir del diámetro, el aumento del tamaño de la glándula oviductal a medida que la maduración de las hembras se incrementa:

$$IGO=\left(\frac{DGO}{LDM}\right) \times 100$$

5.9.2. Diámetro de los ovocitos

El área proporcional de los ovocitos calculada previamente, también fue empleada para obtener el diámetro de los ovocitos (DO), con la finalidad de evaluar su crecimiento mediante el promedio mensual y así detectar la actividad reproductiva, ya que los ovocitos durante su desarrollo aumentan de tamaño por acumulación de vitelo. Se obtuvo mediante la siguiente formula:

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

Donde:

A= área del ovocito

π = constante *pi* (3.14159)

Cabe mencionar que sólo se consideraron los ovocitos con núcleo (Grant & Tyler, 1983) hasta la fase de vitelogénesis, ya que hasta esta etapa es notable dicho organelo.

5.10. Talla y peso a la madurez sexual

Para poder obtener la talla y peso a la madurez, se definieron previamente como hembras sexualmente maduras aquellas del estadio gonádico maduro y desove. Mientras que en los machos, la madurez sexual fue considerada en organismos con espermatóforos. Posteriormente se agruparon los valores de la LDM y el PT en intervalos de 30 mm y 300 g respectivamente y se escogió el grupo modal para conocer la talla y peso a la madurez de ambos sexos.

5.11. Relación de la condición durante la maduración gonádica de las hembras

Considerando que las hembras invierten mayor energía para la producción de vitelo, se utilizó el índice de la glándula digestiva (IGD) (Castro *et al.*, 1992) para evaluar la condición de los individuos durante la maduración del ovario:

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

5.12. Interacción de la temperatura superficial del mar con la actividad reproductiva

Se obtuvo el promedio de la temperatura superficial del mar (TSM) de cada fecha de muestreo a partir de la página web del Centro Internacional para la Investigación del Fenómeno de El Niño (CIIFEN).

5.13. Análisis estadístico

De acuerdo con la prueba Kolmogorov-Smirnov, las distribuciones de los datos no fueron normales, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis

para conocer si fueron significativas las diferencias del IGS de cada mes, el diámetro de los ovocitos de cada fase, estadio y mes. Para determinar las diferencias significativas del IGS entre los meses, se empleó la prueba *a posteriori* de Friedman. Por medio de una tabla de contingencia, se evaluó la relación entre la presencia de espermatozoides y la maduración gonádica en las hembras. Además, se realizaron correlaciones de Spearman para evaluar la relación entre el IMH e IGS, IM e IGS y el IGD con el IGS. Los análisis estadísticos fueron desarrollados en el programa MATLAB R2015$_a$ con una significancia estadística de 0.05.

6. RESULTADOS

6.1. Proporción sexual

De los 202 organismos analizados, 124 fueron machos (61%) y 78 fueron hembras (29%). La proporción sexual total fue de 0.6H:1M y fue significativamente diferente de la esperada 1:1 (X^2 = 15.33, *P* < 0.05). Sin embargo, la proporción sexual mensual sólo fue significativamente diferente en agosto (X^2 = 3.55, *P < 0.05*) y octubre (X^2 = 7.17, *P < 0.05*) con predominancia de los machos (Tabla 2).

Tabla 2. Proporción sexual mensual y total de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

Mes	H	M	Total	H:M	X^2	*p*-valor
Septiembre	9	16	25	0.56:1.00	0.95	0.16
Octubre	4	16	20	0.25:1.00	7.17	0.01*
Noviembre	6	14	20	0.43:1.00	3.23	0.07
Diciembre	7	10	17	0.70:1.00	0.51	0.47
Enero	6	10	16	0.60:1.00	1.2	0.32
Febrero	8	14	22	0.57:1.00	1.1	0.20
Marzo	5	6	13	0.83:1.00	0.2	0.76
Abril	7	4	11	1.75:1.00	0.98	0.36
Mayo	8	7	15	1.14:1.00	0.43	0.79
Junio	6	8	14	0.75:1.00	57	0.59
Julio	10	10	20	1.00:1.00	0.004	1.00
Agosto	2	9	11	0.22:1.00	3.55	0.03*
TOTAL	**78**	**124**	**202**	**0.63:1.00**	**15.33**	**0.00***

H: hembra; M: macho; H:M: proporción entre hembras y machos. X^2= valor del estadístico; *= diferencia significativa. Estas abreviaturas se usarán en la siguiente tabla.

En la proporción sexual por tamaño, los machos fueron significativamente más abundantes únicamente a los 90 mm LDM (X^2 = 10.79, *P < 0.05*) y a los 650 g PT (X^2 = 7.8, *P < 0.05*) (Tabla 3).

Tabla 3. Proporción sexual por tallas y pesos de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

	Tamaño	H	M	Total	H:M	X^2	p-valor
Talla							
	50	2	0	2	-	-	-
	70	2	4	6	0.5:1	0.66	0.41
	90	13	36	36	0.36:1	10.79	0.001*
	110	32	45	77	0.7:1	2.19	0.13
	130	19	30	49	0.63:1	2.46	0.11
	150	6	7	13	0.85:1	0.076	0.78
	170	4	2	6	1:36	0.66	0.41
Peso							
	150	3	3	6	1:1	0	1
	400	27	44	62	0.61:1	4.07	0.04
	650	20	42	59	0.47:1	7.80	0.05*
	900	12	20	30	06:1	2	015
	1150	10	7	15	1.42	0.52	0.46
	1400	4	7	11	0.57	0.81	0.36
	1650	1	1	2	1:1	0	1
	1900	1	0	1	-	-	-

La talla se reporta en mm y el peso en gramos.

6.2. Desarrollo gonádico de las hembras

6.2.1. Fases de los ovocitos

Se identificaron seis fases de desarrollo de los ovocitos, basado en las características citológicas más relevantes:

1) Ovocitos previtelogénicos (PV): en esta etapa se observa una gran cantidad de tejido conectivo (estroma ovárico) en el cual están inmersas las células

foliculares y las ovogonias, las cuales son células primordiales que se multiplican por mitosis y que al crecer, dan lugar a los ovocitos primarios y éstos a su vez a los ovocitos secundarios. Los ovocitos primarios presentaron células planas formando una capa externa. Los ovocitos se caracterizaron por una forma esférica, color acidófilo, núcleo y nucleolos centrales. Mientras que, los ovocitos secundarios tuvieron dos capas, la anterior y una interior conformada por células cuboidales, a las dos capas se les denominada ahora capa folicular. Las células son de forma ovoide y el núcleo va migrando hacia el polo animal (ápice del ovocito) (Figura 3A). El diámetro promedio fue 0.07 mm (± 0.02).

2) Ovocitos en previtelogénesis final (PF): las células al crecer se tornan elongadas y el núcleo se observa en el polo animal. La invaginación de la capa folicular hacia el ovoplasma se presenta como una preparación de la célula para extender su superficie cuando la célula se llene de vitelo. Las células de la capa folicular están altamente organizadas. Se observaron vasos sanguíneos en cada esquina donde tiene lugar la invaginación. El núcleo se observó con menos frecuencia (Figura 3B). El diámetro promedio fue 0.18 mm (± 0.06).
3) Ovocitos vitelogénicos (VT): acumulación de vitelo, pliegues pronunciados de color basófilo ocuparon una gran parte de la célula y principalmente se observó una capa densa de vitelo en el citoplasma de color acidófilo. Núcleo y nucleolos son muy poco observados (Figura 3C). En promedio midieron 0.18 mm (± 0.07).
4) Ovocitos en vitelogénesis final (VF): la capa folicular se retrae y es más fina debido a la reducción en tamaño que presentan sus células por el aumento de vitelo en el ovoplasma (Figura 3D). El diámetro promedio fue 0.27 mm (± 0.09).
5) Ovocitos maduros (MD): la capa folicular se extendió por completo y se presenta muy delgada. El vitelo es completamente compacto y lo más relevante en esta etapa fue la aparición del córion el cual está completamente formado cuyo color es acidófilo ténue, ubicado detrás de la capa folicular hacia el interior del ovocito (Figura 3E). El diámetro promedio fue 0.65 mm (± 0.10).
6) Ovocitos liberados (LB): se observa una ruptura en la capa folicular quedando protegida la célula (Figura 3F). La capa folicular es ahora folículo posovulatorio. El diámetro promedio fue 0.67 mm (± 0.15).

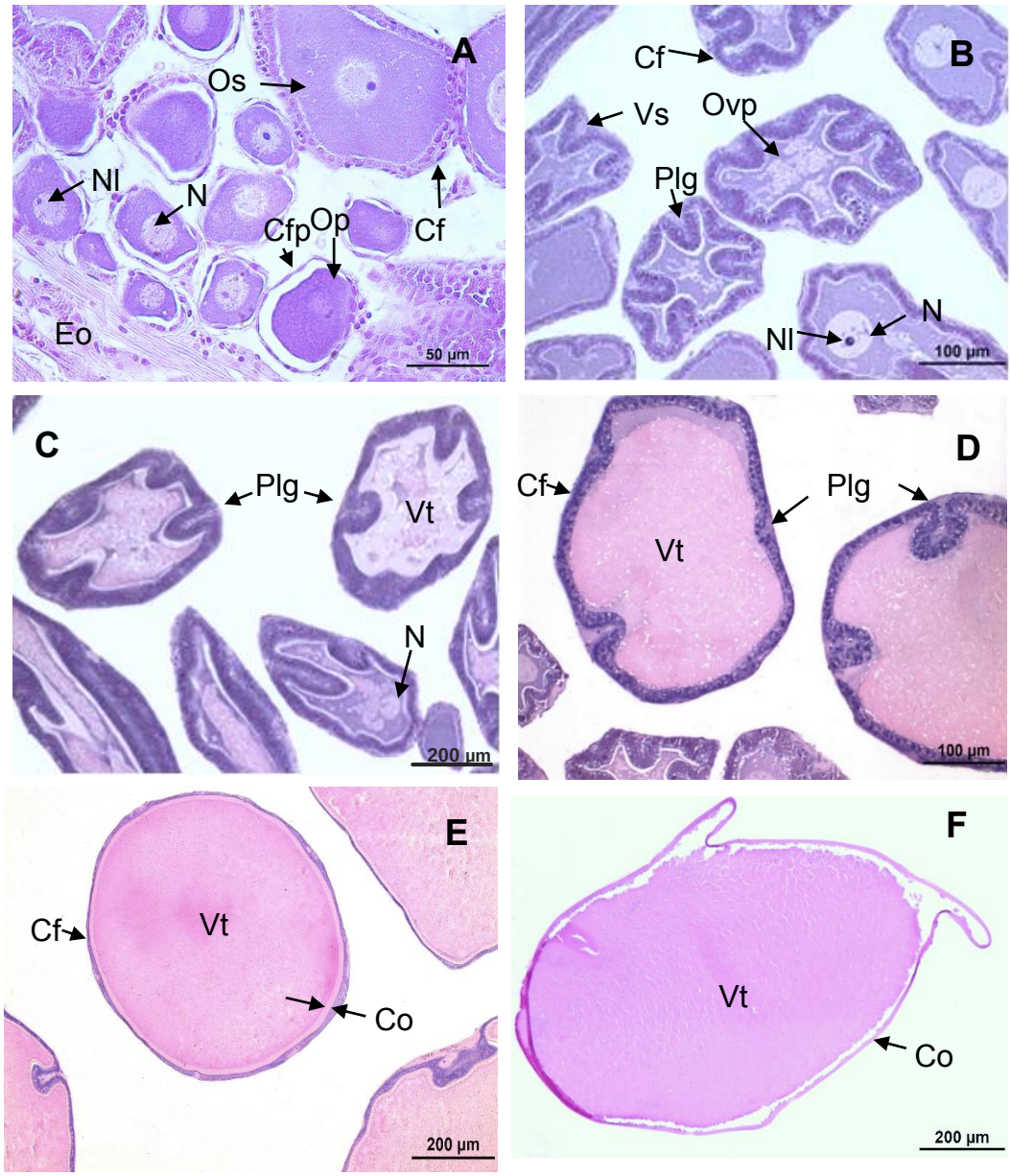

Figura 3. Fases de desarrollo de los ovocitos de *Octopus hubbsorum*. **A)** previtelogénicos (PV), ovogonias, ovocitos primarios y secundarios con el núcleo central, varios nucleolos y núcleo con migración hacia el polo animal. **B)** PF, células alargadas, invaginaciones de la capa folicular y primeros gránulos de vitelo en los ovocitos. **C)** VT, células con abundante vitelo e invaginaciones profundas en el ovocito. **D)** VF, las invaginaciones se retraen y se observa el vitelo compacto. **E)** MD, la célula sin invaginaciones, llenas de vitelo y presencia del córion. **F)** LB, el ovocito se ha desprendido de la capa folicular. Cf capa folicular, Cfp células foliculares planas, Eo estroma ovárico, N núcleo, Nl nucleolo, Op ovocitos primarios, Os ovocitos secundarios, Ovp ovoplasma.

De acuerdo a Sieiro *et al*. (2014), el desarrollo de los ovocitos puede resumirse en tres etapas importantes; (i) previtelogénesis (ovogonias, PV y PF), marcada por la proliferación de ovogonias y aparición de ovocitos primarios y secundarios, así como por el desarrollo folicular; (ii) vitelogénesis (VT y VF), la capa folicular se invagina e inicia la producción de vitelo hasta llenarse la célula por completo extendiéndose nuevamente la capa folicular, finalizando así la vitelogénesis; (iii) posvitelogénesis o maduración del ovocito (MD y LB), se considera que el ovocito está maduro, lleno de vitelo, con la formación completa del córion. El desprendimiento de la capa folicular indica que el ovocito está listo para ser ovulado, presentándose sólo cuando la hembra ha empezado la fecundación y posteriormente el desove. Asimismo, se observan folículos posovulatorios, siendo varios de estos atrésicos.

6.2.2. Estadios del desarrollo gonádico

Las hembras fueron asignadas a cuatro estadios del desarrollo gonádico (Figura 4A-D). Cada estadio presentó las diferentes fases de los ovocitos descritas previamente, sin embargo, la distribución fue unimodal (Figura 5). Cabe destacar, que las ovogonias se observaron abundantes en el estadio inmaduro y en menor cantidad en el estadio en desarrollo, sin embargo, no fueron integradas al cálculo del área ocupada.

1) Inmaduro: se presentaron las fases PV y PF, obteniendo la fase PV el porcentaje más alto (92%). El área ocupada de la fase PV obtuvo el mayor porcentaje de todas las fases de los ovocitos.

2) En desarrollo: se observaron las fases anteriores y las fases VT y VF, siendo VT la fase que obtuvo el valor más alto (48.5%).

3) Maduro: se presentaron las fases anteriores y MD, siendo predominante la fase VF (71,12%). En este estadio se presentaron cinco de las seis fases de los ovocitos (PV, PF, VT, VF y MD). Las fases PV y PF presentaron los valores más bajos del área ocupada (2,69 y 4.64%).

4) Desove: se observaron las fases VT, VF, MD y la fase LB que únicamente se presentó en este estadio y la fase VT obtuvo el valor más bajo (2%) cuyas células

presentaron núcleos picnóticos. Al igual que en el estadio anterior, la fase VF obtuvo el valor más alto (64%). También se observaron folículos posovulatorios.

De acuerdo a lo anterior, se clasificaron 38 hembras en el estadio inmaduro (57.5%), 9 en desarrollo (13.63%), 18 organismos en el estadio maduro (27.2%) y un caso de desove (1.51%).

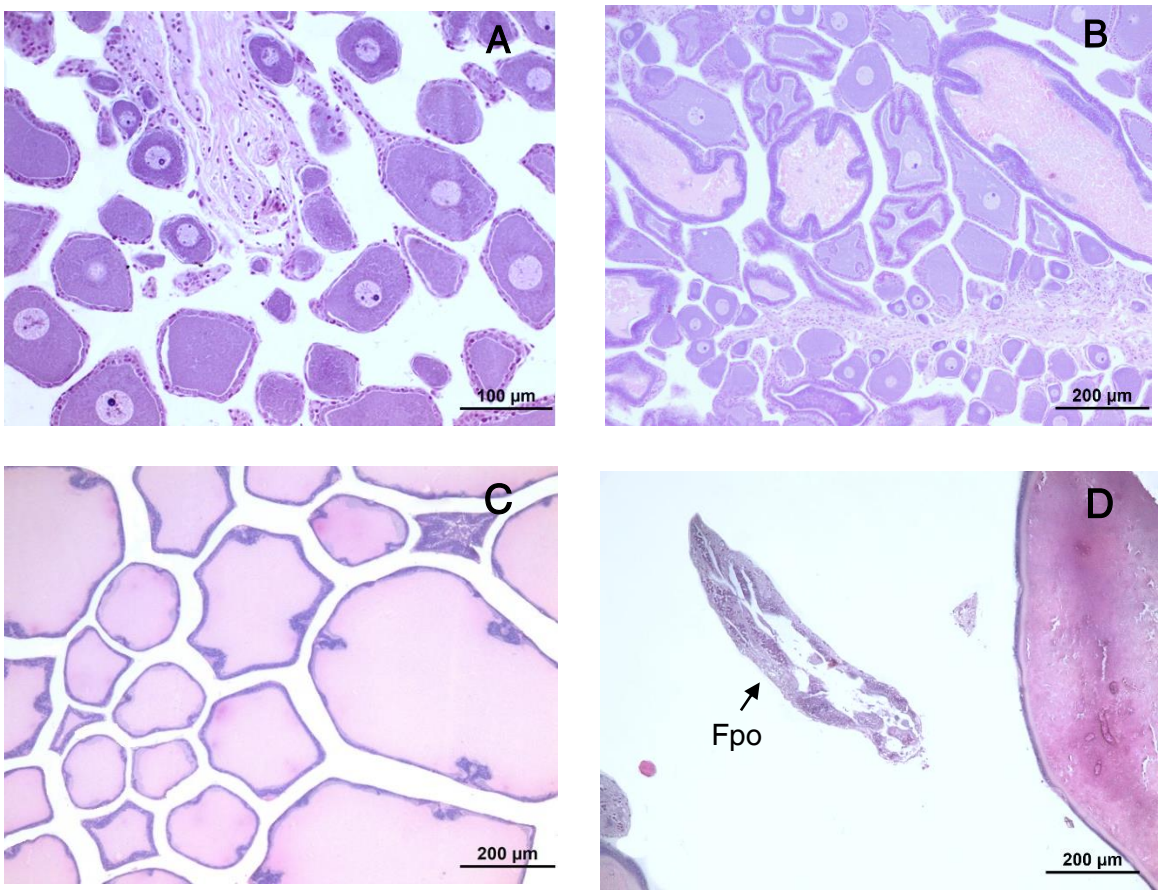

Figura 4. A-D Cortes histológicos transversales de los ovarios en los cuatro estadios del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum*. **A)** inmaduro, ovario con ovogonias y ovocitos previtelogénicos, la mayoría con la capa folicular. **B)** en desarrollo, mostrando ovocitos de las fases PV, VT y VF. **C)** maduro, predominancia de ovocitos en vitelogénesis final (VF). **D)** desove, se muestra ovocito MD y folículo posovulatorio atrésico. Fpo folículo posovulatorio.

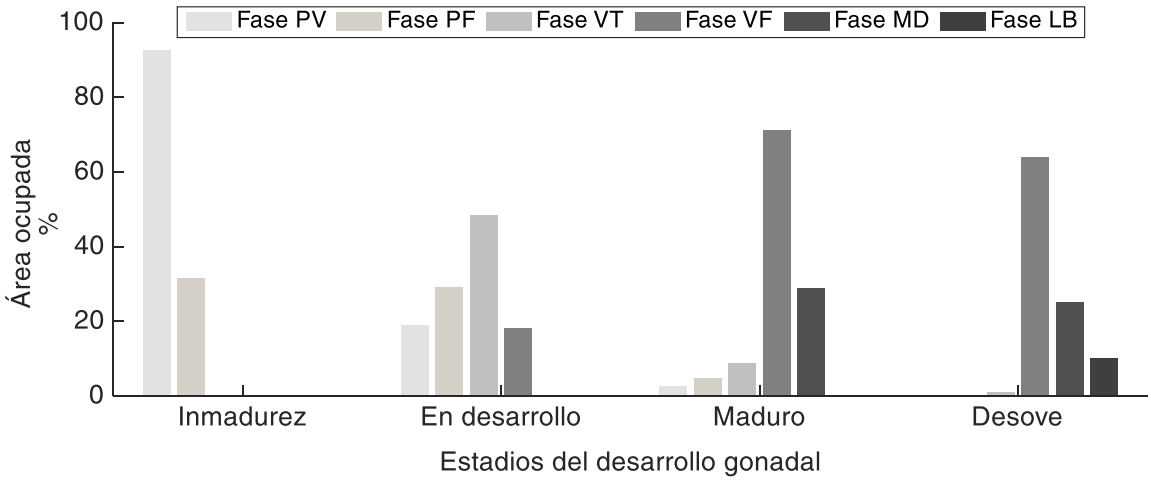

Figura 5. Porcentaje del área ocupada de cada fase de los ovocitos en cada estadio del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum*.

6.2.3. Diámetro de los ovocitos

El diámetro de los ovocitos (DO) fue incrementándose con las fases más avanzadas, observándose los valores más altos en las fases VF, MD y LB. Consecuentemente, la talla de los ovocitos aumentó con los estadios del desarrollo gonádico, alcanzando los valores máximos en los estadios maduro y desove (Figura 6). Existieron diferencias significativas entre los diámetros de cada fase ($H = 390.59$, $P < 0.05$), así como entre los estadios del desarrollo gonádico ($H = 908.69$, $P < 0.05$).

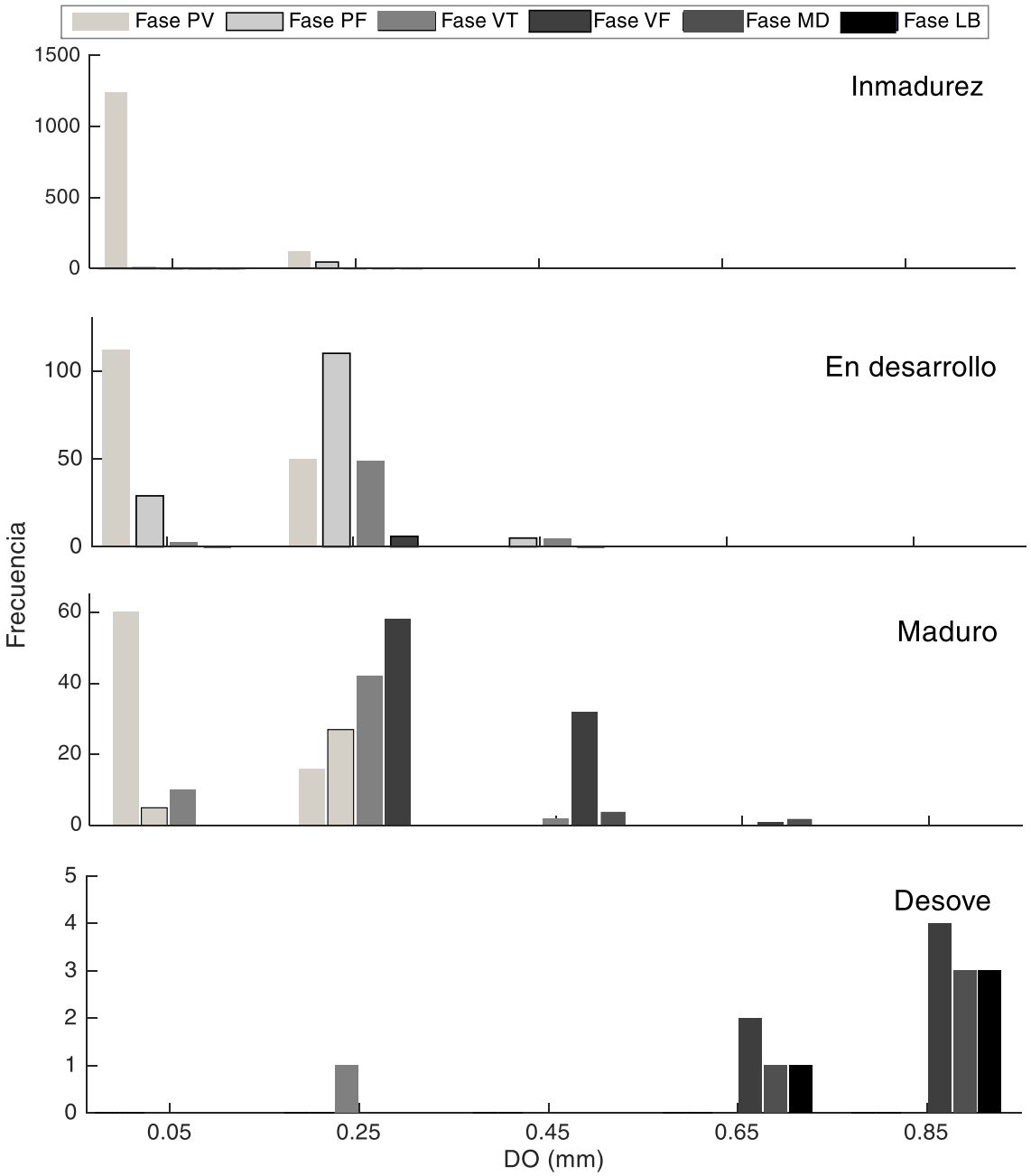

Figura 6. Distribución del diámetro de los ovocitos (DO) por fases de cada estadio del desarrollo gonádico de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

Los ovocitos aumentaron de tamaño con la LDM, observándose los valores máximos en el intervalo de 110 mm (Figura 7). El DO fue significativamente diferente entre las tallas (H = 188.56, $P < 0.05$).

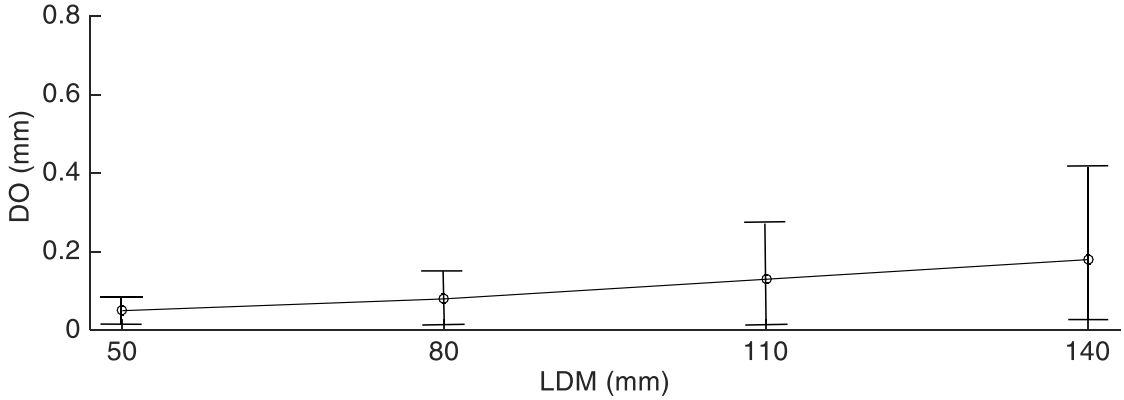

Figura 7. Promedio (±DE) del diámetro de los ovocitos (DO) de *Octopus hubbsorum* en cada clase de talla en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

6.3. Evidencia de cópula en las hembras

De acuerdo con la observación de espermatozoides en las espermatecas y oviducto distal de las hembras (Figura 8A, B), el 80% de las hembras en inmadurez estaban copuladas. Mientras que, todas las hembras en desarrollo y en madurez estaban copuladas, no existío correlación entre la presencia de esperma y la maduración de las gónadas de las hembras (X^2 = 3.85, P > 0.05). El apareamiento no presentó distinción de tallas, sin embargo las dos hembras más pequeñas (< 60 mm de LDM) no presentaron espermatozoides.

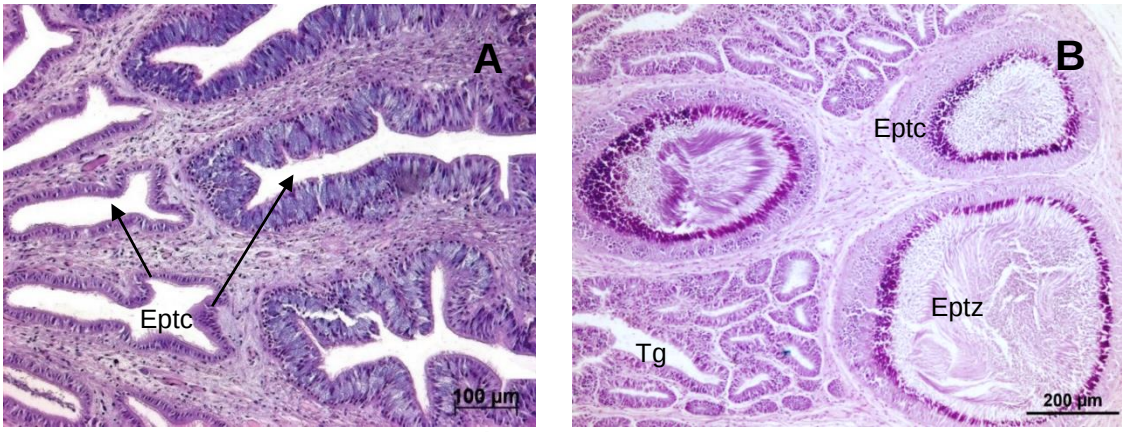

Figura 8. Corte transversal de la glándula oviductal de *Octopus hubbsorum*. **A)** Se observan las espermatecas sin espermatozoides y **B)** llenas de espermatozoides. Eptc espermatecas, Eptz espermatozoides, Tg tejido glandular.

6.4. Madurez sexual de los machos

Todos los testículos presentaron espermatozoides (Figura 9A-B), simultáneamente 13 organismos mostraron muy pocos espermatóforos o bien, el empaquetamiento

de los espermatozoides (Figura 9C), por lo que, se les asignó el estadio en desarrollo. Sin embargo, la mayoría de los machos presentaron el saco de Neddham lleno de espermatóforos (Figura 9D) a los cuales se los consideró sexualmente maduros.

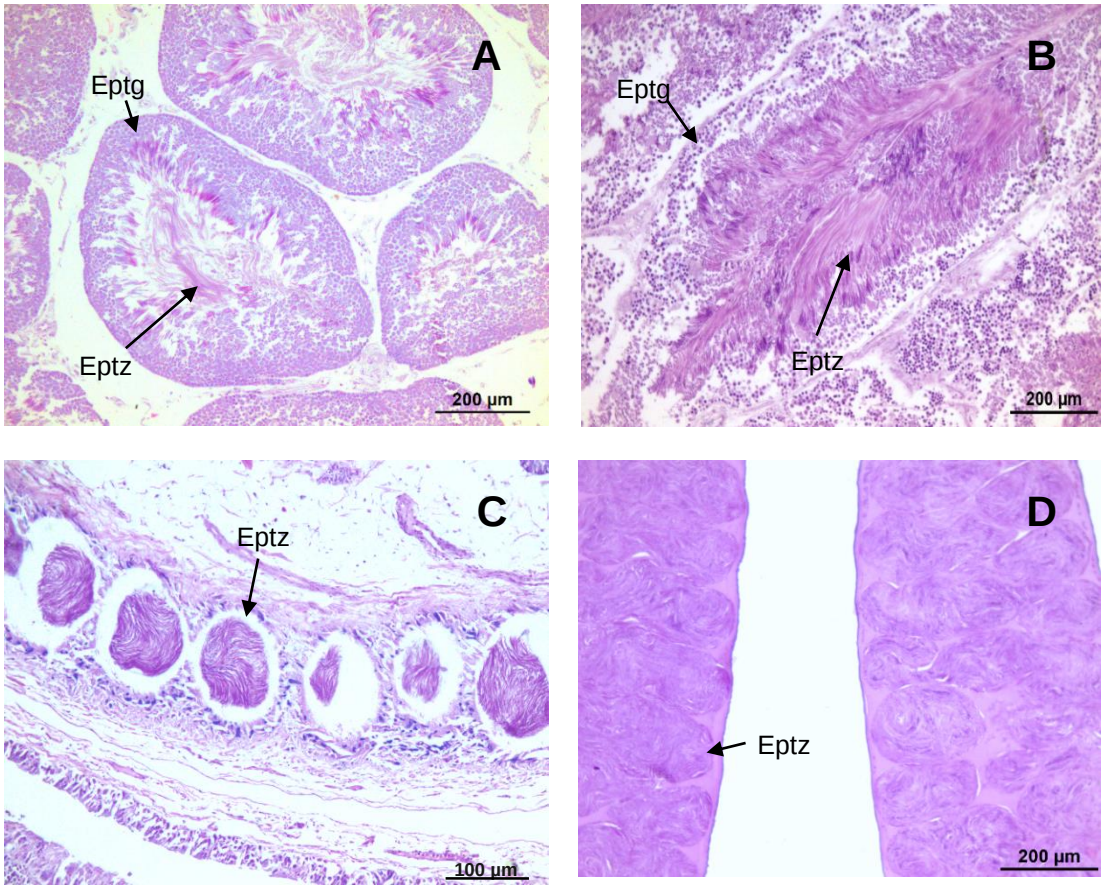

Figura 9. **A)** Corte transversal del testículo de *Octopus hubbsorum* mostrando espermatozoides en los túbulos seminíferos. **B)** Corte longitudinal de los túbulos seminíferos llenos de espermatozoides. **C)** Espermatozoides empaquetándose en una sección de la glándula espermatofórica. **D)** Espermatóforos en sección longitudinal. Eptg espermatogonias, Eptz espermatozoides.

6.5. Ciclo y época reproductiva

La figura 10 muestra la frecuencia mensual de organismos en los distintos estadios de desarrollo gonádico de las hembras y estadios de madurez en los machos. Las hembras en el estadio inmaduro se encontraron en la mayoría de los meses, encontrándose en agosto, octubre y noviembre un 100%, mientras que no fueron registradas en marzo y julio. Las hembras en desarrollo se encontraron de diciembre a mayo, con la más alta frecuencia en mayo (57%). Las hembras en madurez se encontraron en septiembre, diciembre, febrero, marzo, junio y julio,

presentándose un 100% en julio, seguido por marzo (75%). La hembra en desove fue observada en el mes de abril (14%). Además, se observó que en varios meses coexistieron hasta tres estadios del desarrollo gonádico.

Los machos fueron observados con madurez sexual todo el periodo de estudio, con un 100% de diciembre a julio. Hubo pocos organismos en desarrollo de agosto a noviembre (Figura 10).

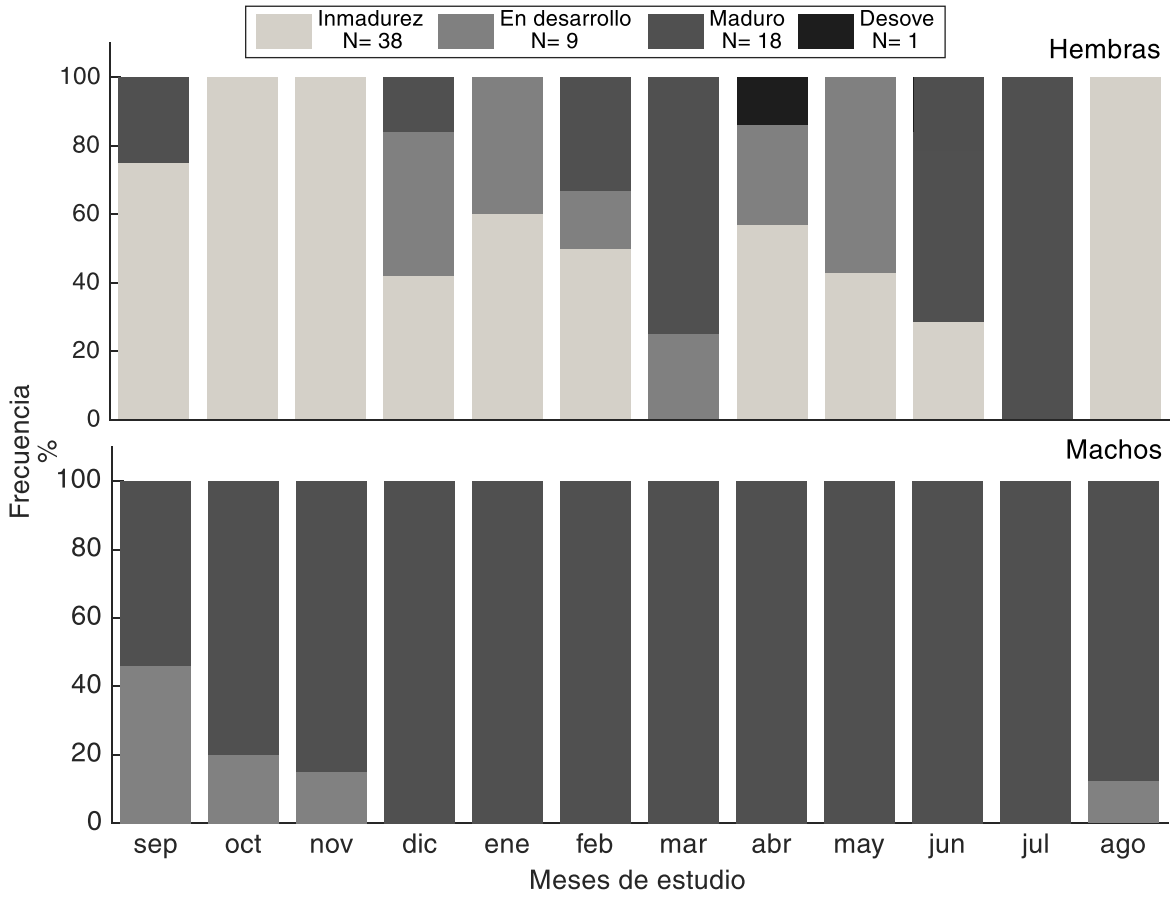

Figura 10. Frecuencia mensual de los estadios de desarrollo gonádico de hembras y madurez sexual en los machos de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

En cuanto a la época reproductiva, el índice de madurez histológica fue fluctuante a lo largo del año, con valores significativamente diferentes entre los meses ($H = 116.14$, $P < 0.05$). Los valores significativamente más altos ($F = 10.97$, $P < 0.05$) se presentaron en abril y junio, seguido por marzo, debido a la predominancia de ovocitos maduros y listos para ser ovulados de las hembras en estadio maduro y desove, respectivamente. Además, a partir de diciembre aparecieron continuamente ovocitos vitelogénicos (IMH > 2) (Figura 11).

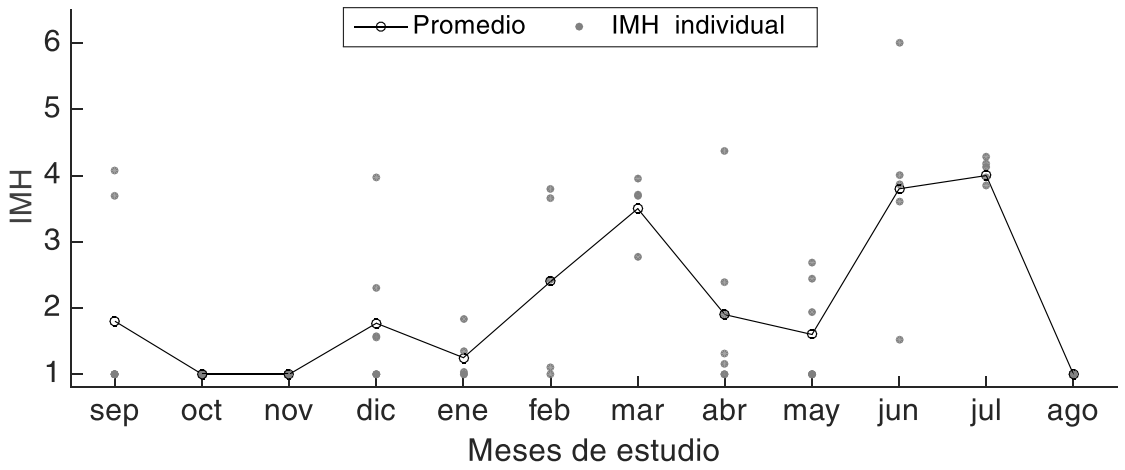

Figura 11. Variación mensual del índice de madurez histológica (IMH) de *Octopus hubbsorum* entre el 2014 y 2015 en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

El IGS fue mayor en hembras que en machos. Se encontraron diferencias significativas en los valores del IGS a lo largo del año (H = 32.31, $P < 0.05$). El IGS de las hembras mostró dos picos, el principal en junio (6%) y el otro en marzo y abril (4 y 3% respectivamente), ya que en estos meses se presentaron hembras en el estadio maduro y desove (Figura 12). Mientras que, en los machos, los valores aumentaron progresivamente hasta abril y junio. Los valores del IGS de los machos fueron significativamente diferentes durante el periodo de estudio (H = 50.01, $P < 0.05$) (Figura 12).

El IM de las hembras fue significativamente diferente entre los meses (H = 28,26, $P < 0.0.5$) y marzo fue el valor más bajo debido a la ocurrencia de hembras en estadio maduro. Además, tuvo una significativa correlación inversa con el IGS (R = -0.80; $P < 0.05$), siendo más evidente en los meses de octubre, marzo, julio y agosto. En el caso de los machos, el IM tuvo una tendencia similar al IGS, observándose un incremento en los meses de abril y junio (Figura 12). Los valores mensuales del IM de los machos fueron significativamente diferentes (H = 27.44, $P < 0.05$).

El IGO reflejó un aumento significativo en febrero, marzo, junio y julio (F = 27.77, $P < 0.05$), meses donde ocurrieron hembras en estadio maduro (Figura 12).

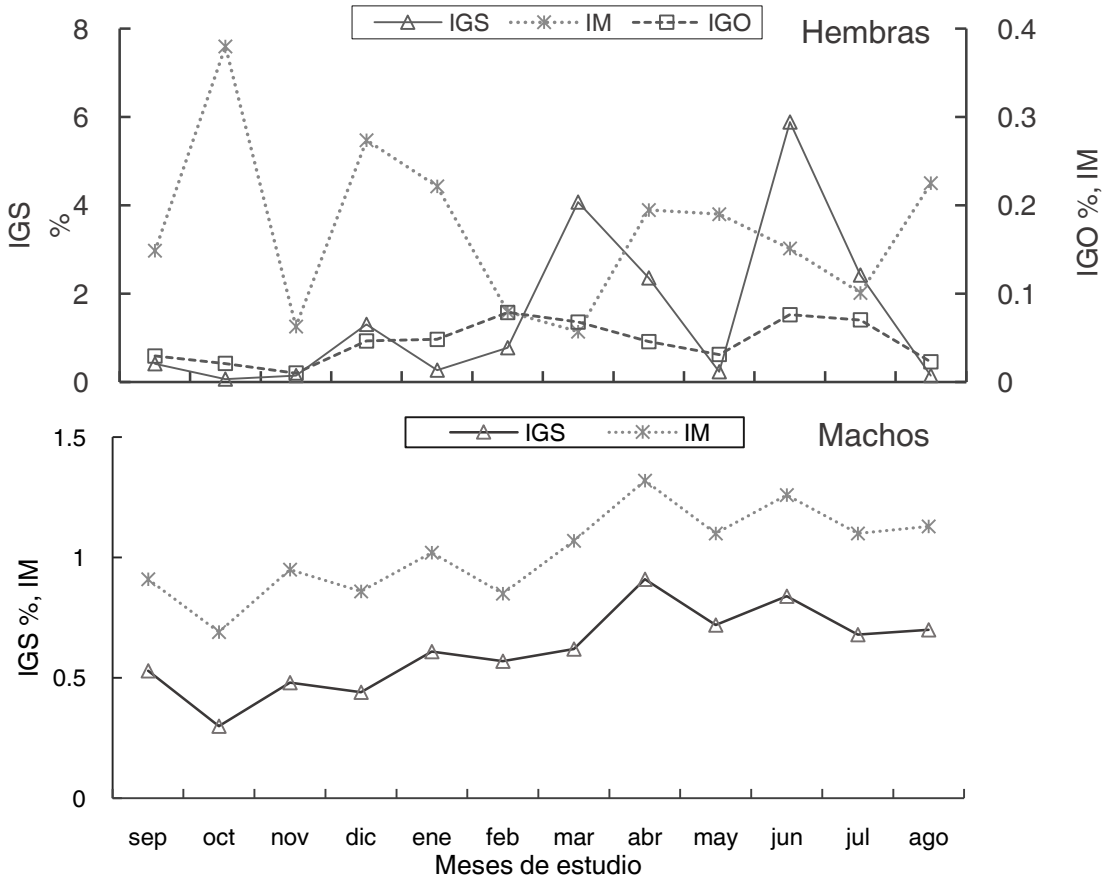

Figura 12. Variación mensual del índice gonadosomático (IGS), de madurez (IM) y de la glándula oviductal (IGO) de *Octopus hubbsorum* entre el 2014 y 2015 en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

El diámetro de los ovocitos presentó diferencias significativas entre los meses de estudio (H = 358.23, $P < 0.05$), observándose los valores más altos en abril (0.83 mm) y junio (0.84 mm) (Figura 13).

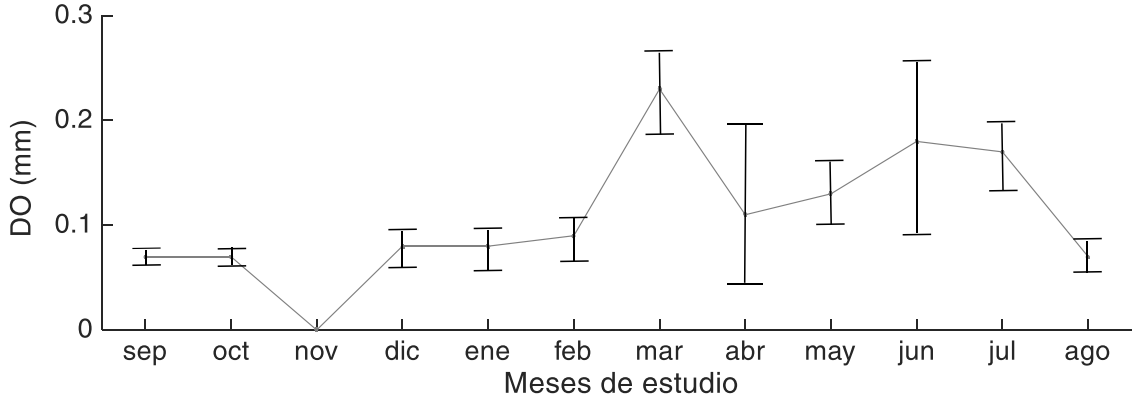

Figura 13. Promedio mensual (±DE) del diámetro de los ovocitos (DO) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

Es así, que de acuerdo con la mayor frecuencia de hembras en estadio maduro y desove, los valores más altos del IMH, IGS e IGO y mínimos del IM, así como los valores más altos del diámetro de los ovocitos, la época reproductiva fue de marzo-abril y de junio-julio. Mientras que, los machos presentaron signos de madurez todo el año, sin embargo, en los meses de abril y junio se presentó un ligero aumento del IGS e IM.

6.6. Relación entre el IGS e IMH

Se pudo detectar que a partir del valor 0.19% del IGS, las hembras empezaron la vitelogénesis, mientras que desde el 0.74% se mostraron en estadio maduro. Los valores más altos del IGS correspondieron al estadio maduro (20.4%) y desove (15.2%). Los valores 0.12% y 0.21% del IGS de dos organismos en desarrollo fueron observados también en varios organismos inmaduros. Los valores del IGS entre los estadios maduro y desove no mostraron traslapo. Existieron diferencias significativas del IGS entre los estadios (H = 47.53, $P < 0.05$). Los valores del IGS y el IMH siguieron una tendencia similar en cada estadio de desarrollo gonádico (Figura 14), mostrándose una alta correlación entre ellos (R = 0.96; $P < 0.05$).

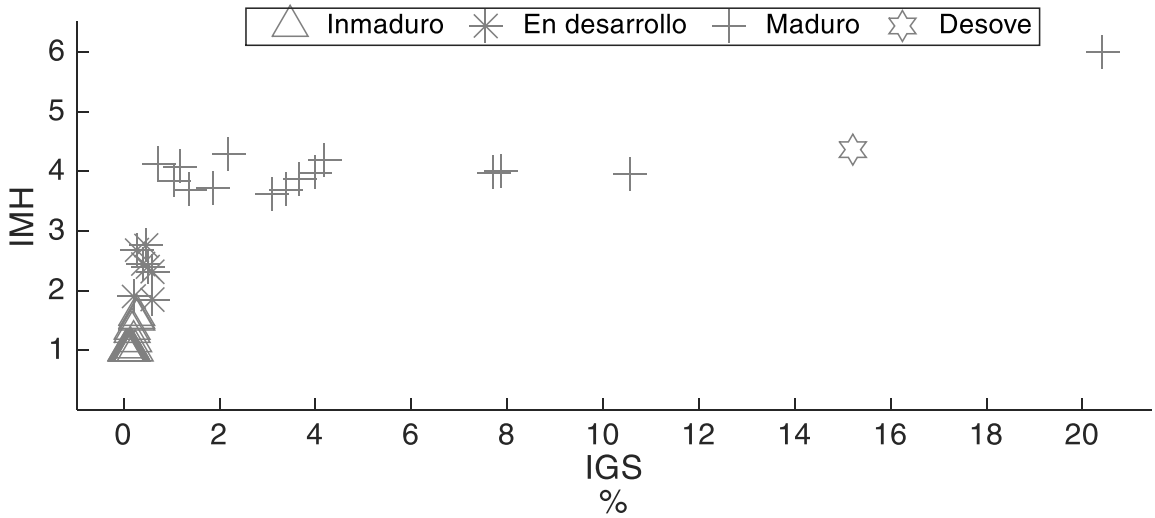

Figura 14. Correlación entre el índice de madurez histológica (IMH) e índice gonadosomático (IGS) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

6.7. Tallas y pesos correspondientes a cada estadio del desarrollo gonádico

De acuerdo con la distribución de frecuencias de tallas y estadios de desarrollo gonadal se pudo observar que las hembras se presentaron en el estadio maduro y

los machos con signos de madurez en casi todas las tallas. Las hembras en estadio inmaduro se presentaron en el rango de 50 a 140 mm de LDM y de 160 a 1280 g de PT, con excepción de 1000 g. Las hembras en fase de desarrollo se encontraron más grandes a partir de 80 a 170 mm y de 440 a 1560 g. Hembras en madurez se presentaron en el rango anterior de tallas y pesos, así como fue coincidente la moda de la talla (140 mm) y se observó una mayor frecuencia en los rangos mayores tanto de la LDM como del PT (Figura 15). La hembra en desove fue observada en el rango de 110 mm LDM y 1060 g PT.

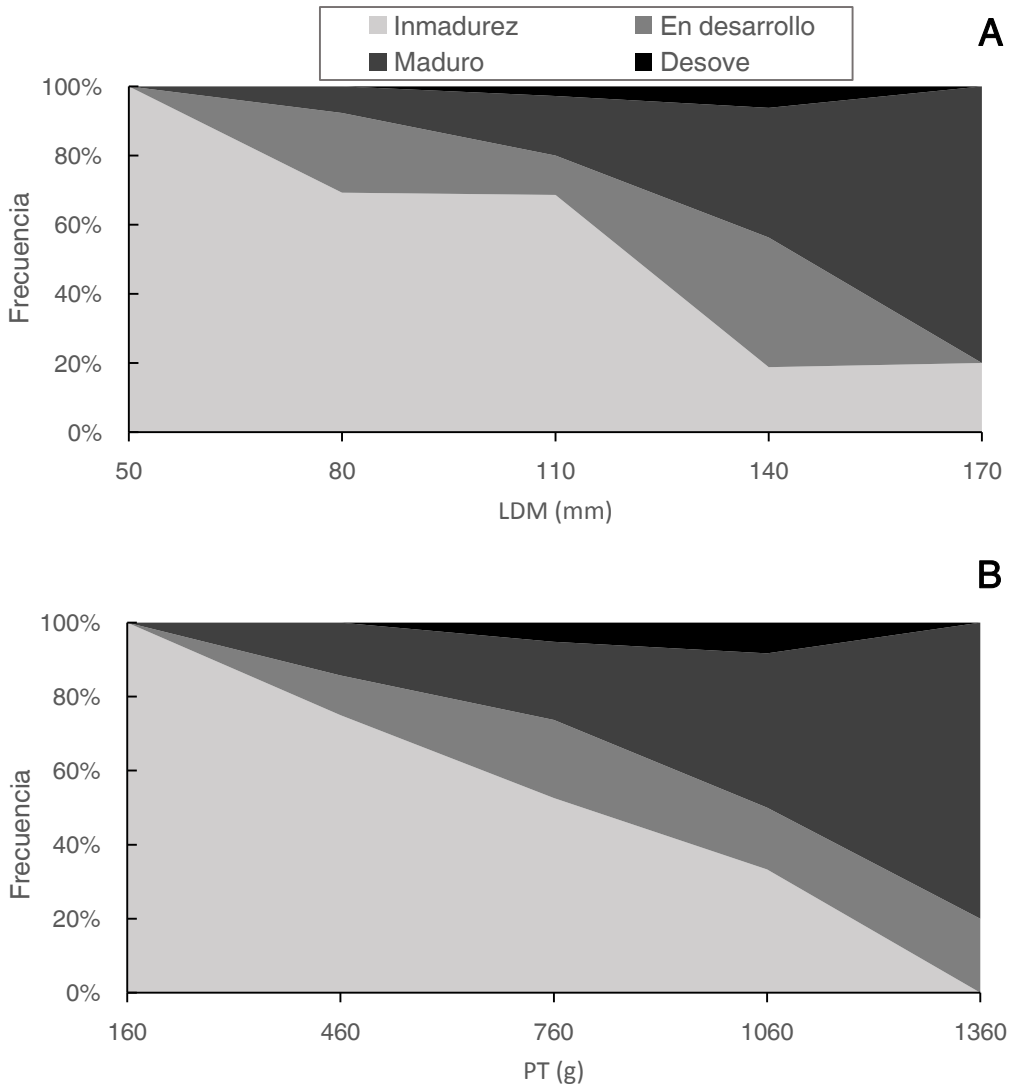

Figura 15. Distribución de las tallas (**A**) y pesos (**B**) de las hembras por estadio de desarrollo gonádico en *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

Los machos sexualmente maduros abarcaron todas las tallas y pesos, mientras que los organismos en desarrollo sólo se presentaron en los tamaños más pequeños (Figura 16).

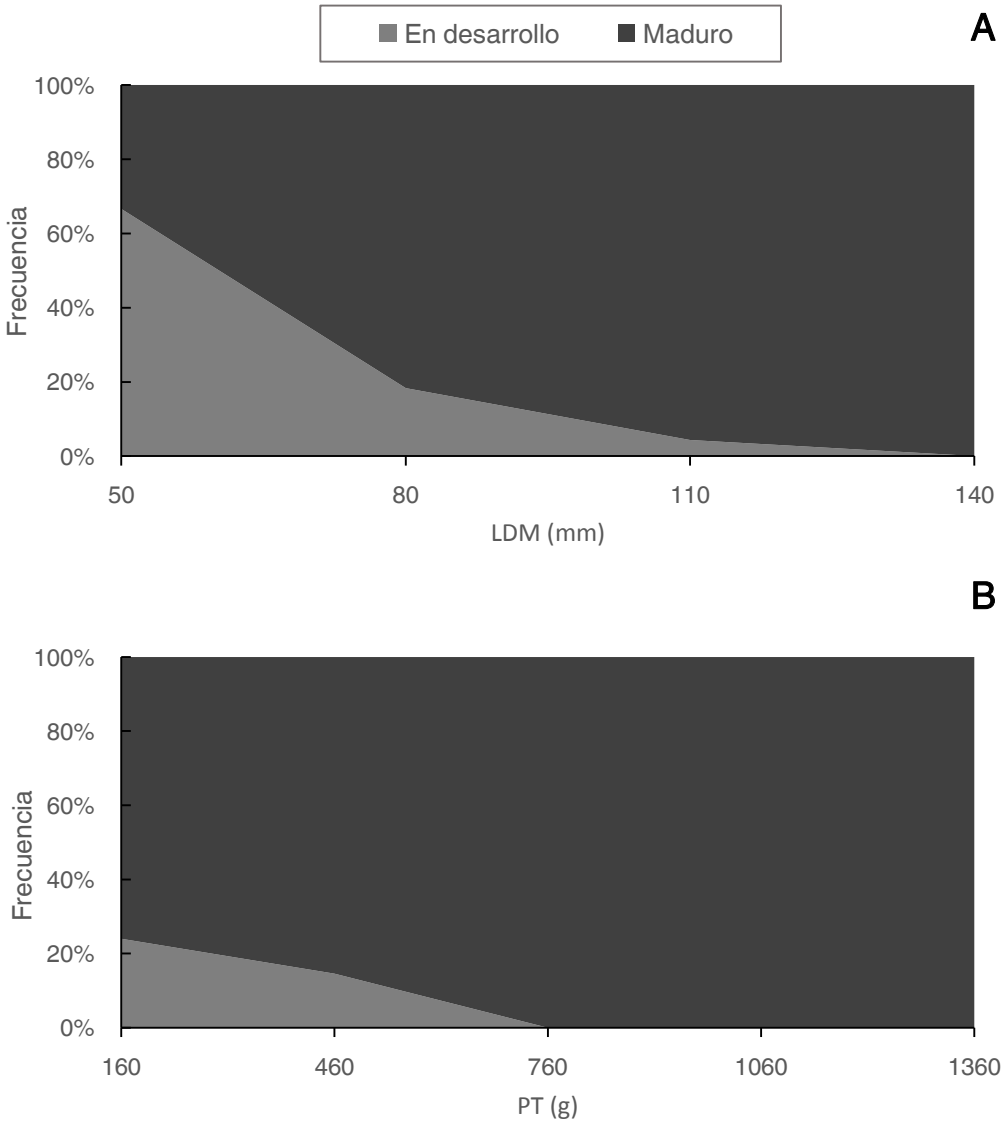

Figura 16. Distribución de las tallas (**A**) y pesos (**B**) de los machos por estadio de madurez de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

6.8. Talla y peso a la madurez sexual

Se consideraron hembras maduras a las que estaban en el estadio de maduro y desove (19) debido a que presentaron una mayor área ocupada (> 65%) de ovocitos llenos de vitelo y la capa folicular casi extendida (VF y MD) y listos para ser ovulados para la fecundación (LB); presentaron los valores más altos del IMH (> 3.5) y un promedio del IGS de 10.7%, además de los valores más bajos del IM (0.01-0.27) y

más altos de la GO (3.8-12.9%) y DO (0.85 mm). Todas habían sido copuladas, almacenando espermatozoides en las espermatecas y en el oviducto distal. Por último, algunos de estos individuos mostraron las tallas más grandes (160-170 mm). Por lo que, la talla más frecuente de hembras con un alto grado de madurez fue de 130 mm LDM, se observó también una ligera moda de 110 mm. Mientras que, la moda del PT fue de 960 g, seguido por un aparente grupo modal de 660 g. Los machos fueron considerados con madurez sexual al presentar espermatóforos en el saco de Neddham. Los machos presentaron signos de madurez a menor talla siendo los valores más frecuentes 100 mm LDM y 600 g PT.

6.9. Variación de la condición durante la maduración gonádica de las hembras

El IGD comienza a incrementar paulatinamente desde octubre, hasta obtener los máximos valores en diciembre, enero y julio (3.98, 3.99 y 3.93%, respectivamente), coincidiendo con los valores más altos del IGS del estadio maduro (Figura 17). Los valores del IGD fueron estadísticamente diferentes a lo largo del año ($H = 22.24$, $P < 0.05$) y hubo correlación significativa entre el IGD e IMH ($R= 0.85$, $P < 0.05$) (Figura 18).

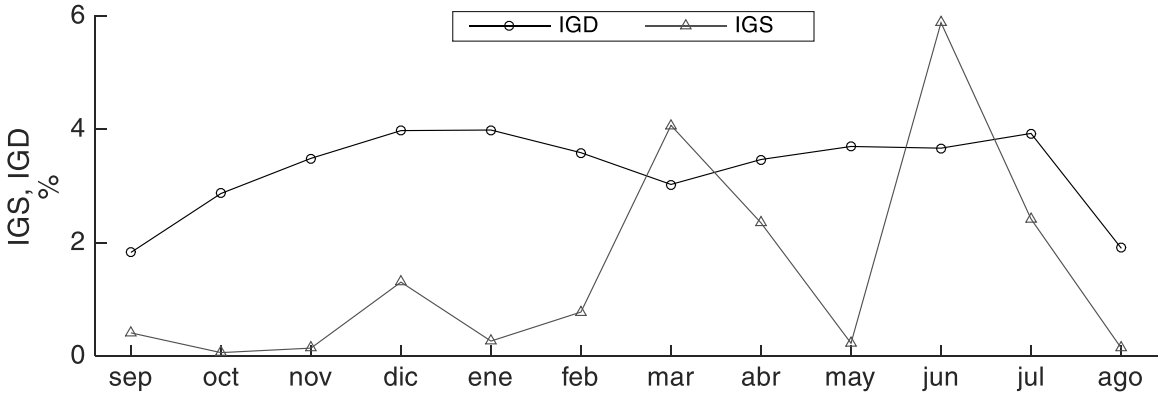

Figura 17. Variación del índice de la glándula digestiva (IGD) de hembras con relación a la época reproductiva de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

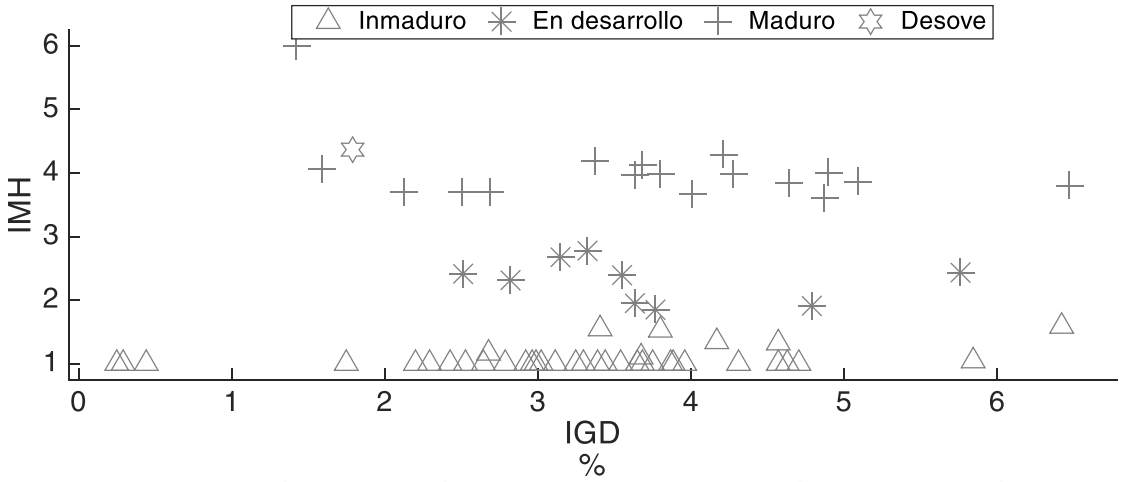

Figura 18. Correlación entre el índice de madurez histológica (IMH) e índice de la glándula digestiva (IGD) de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

6.10. Temperatura superficial del mar asociada a la actividad reproductiva de las hembras

La máxima temperatura superficial del mar (30°C) coincidió con la máxima frecuencia de hembras en madurez (estadios maduro y desove). En marzo, cuando la temperatura fue de 20.5°C, se presentó un importante porcentaje de hembras en madurez (75%) correspondiente al evento reproductivo de menor intensidad. Además, la hembra en desove se presentó a 22°C (Figura 19).

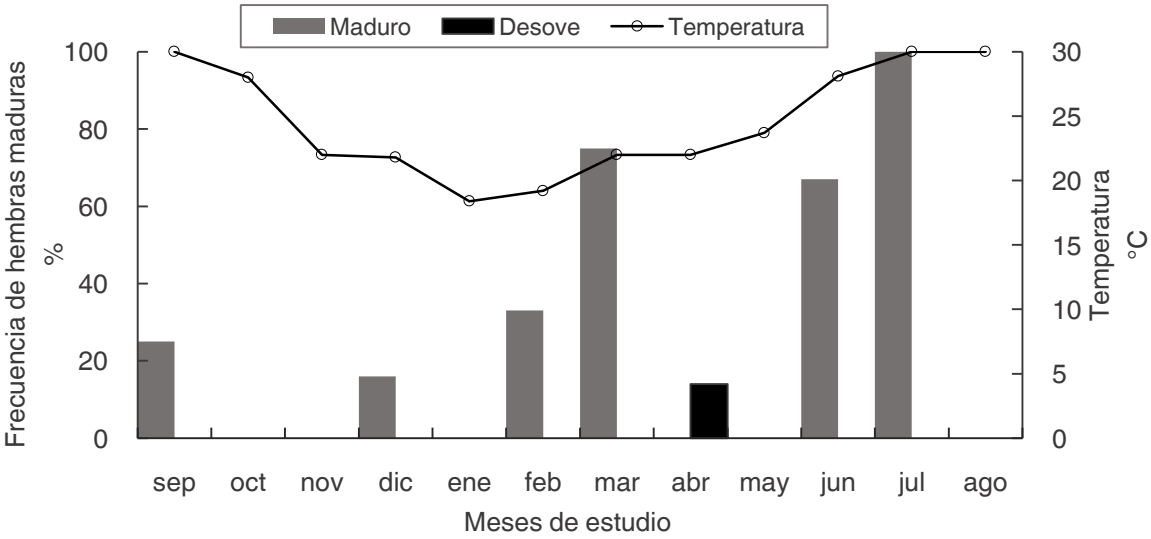

Figura 19. Variación mensual del promedio de la temperatura superficial del mar y frecuencia mensual de hembras en madurez y desove de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

7. DISCUSIÓN

Los aspectos de la biología reproductiva de *Octopus hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato son similares a los reportados anteriormente para esa especie, así como para otras especies del género. Sin embargo, la temporada reproductiva fue diferente a la reconocida en otras zonas del Pacífico mexicano. Las conclusiones y supuestos planteados a continuación, podrían estar sujetos al limitado número de muestra obtenido en el presente estudio.

7.1. Proporción sexual

La proporción sexual total de *O. hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato estuvo sesgada hacia los machos, así como en agosto y octubre. Resultados similares fueron registrados para la misma especie en Jalisco, Oaxaca y Bahía de Loreto (Bravo-Olivas, 2008; Alejo-Plata *et al*., 2009; López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009). Las variaciones en la proporción sexual de pulpos, como *O. vulgaris*, han sido atribuidas a una combinación de diferentes factores tales como la mortalidad posdesove, el traslado de las hembras hacia zonas más profundas para realizar la puesta (Hernández-García *et al*., 2002) y a la movilización de los machos en búsqueda de las hembras (Rodríguez-Rúa *et al*., 2005). Sin embargo, en este estudio no se cuenta con la información de la proporción sexual a mayor profundidad (> 10 m), por lo que no podría definirse el verdadero factor que determina la presencia dominante de los machos. Adicionalmente, Wells (1978) menciona que la proporción sexual natural de estos organismos no difiere de 1:1 (citado en Bravo-Olivas, 2008).

7.2. Ciclo y época reproductiva

De acuerdo con las frecuencias mensuales de los estadios del desarrollo gonádico, la variación de los índices reproductivos y el diámetro de los ovocitos, las hembras es estadio inmaduro fueron predominantes en las capturas. Sin embargo, las hembras maduras se presentaron en varios meses con un claro incremento en marzo y junio-julio. Boyle y Rodhouse (2005) mencionan que la presencia de organismos maduros en diferentes épocas del año, puede entenderse como una forma de asegurar el éxito reproductivo cuando las condiciones en la temporada de

máxima reproducción no sean favorables para la reproducción y el reclutamiento. Debido a que las hembras se refugian durante el desove y presentan cuidado parental, sólo fue capturada una hembra en desove incubando huevos en su guarida en el mes de abril, mientras que, hembras posdesove no fueron registradas durante el periodo de estudio. Por lo antes expuesto, la época reproductiva de *O. hubbsorum* reportada en este estudio difiere a la observada en Jalisco y Oaxaca, al presentarse en esas localidades una proporción de hembras maduras a lo largo del año (López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Alejo-Plata, 2015). Mientras que, en el Golfo de California, se presentan dos eventos reproductivos, similar a lo observado en este estudio, sin embargo ocurren en meses distintos en cada localidad (Bravo-Olivas, 2008; Pliego-Cárdenas, 2009) y en la costa occidental de la península, la temporada reproductiva es continua (Domínguez-Contreras, 2011) (ver Tabla 1). Las diferentes temporalidades reproductivas de *O. hubbsorum* en el Pacífico mexicano, podrían deberse a las distintas condiciones regionales que modulan el ciclo reproductivo de los cefalópodos (Mangold, 1987, citado en Boyle & Rodhouse, 2005).

Por otra parte, los machos presentaron signos de madurez a lo largo del año, similar a lo reportado en otras áreas de su distribución (Bravo- Olivas, 2008; López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al.,* 2009; Domínguez-Contreras, 2011), así como en otras especies de pulpo (ej. *O. bimaculatus,* Castellano-Martínez, 2008; *O. vulgaris,* González *et al.,* 2011; *O. maya,* Avila-Poveda *et al*., 2016; *O. mimus*, Markaida *et al*., 2017).

Por otro lado, en este estudio se conectaron todos los parámetros reproductivos con el análisis histológico, cuyos resultados indican que los índices reproductivos utilizados describen la actividad reproductiva de *O. hubbsorum*. En este sentido, en las hembras, el IGS fue el que más se aproximó a describir el estadio maduro y desove, demostrado por su alta correlación con el IMH. De forma similar, el IM distinguió a la hembra desovada y aquella, que se asume, estaba próxima a la fecundación, en tanto que, el IGO y diámetro de los ovocitos diferenciaron a la hembra en desove. En el caso de los machos, los valores de los índices no sobresalieron en algún mes debido a la constante presencia de machos maduros. Análogamente, Domínguez-Contreras (2011) y Alejo-Plata & Gómez-Márquez

(2015), indicaron que el IGS describe los eventos reproductivos de *O. hubbsorum.* En adición, Sieiro *et al*. (2014) obtuvieron una fuerte correlación entre el IGS y el IMH en *O. vulgaris.*

Por otra parte, de acuerdo al alto porcentaje de hembras en estadio inmaduro presentado a lo largo del periodo de estudio, se puede presumir que la reproducción de *O. hubbsorum* no ocurre principalmente en el área donde se capturaron los pulpos (≤ 10 m). De forma similar, las hembras de *O. mimus* en Santa Elena, Ecuador, aparecen mayormente en estado inmaduro en la zona menos profunda (≤ 11 m) (Simbaña-Suquillo, 2017) que en la zona con mayor profundidad (5-22 m) (Markaida *et al*., 2017). Asimismo, hembras de *O. vulgaris* se observaron frecuentemente inmaduras en la zona intermareal (< 5 m) (Oosthuizen & Smale, 2003).

7.3. Talla y peso a la madurez sexual

En este estudio no se usó el modelo logístico para obtener la talla y peso a la madurez sexual debido al escaso número de muestra. Las hembras fueron consideradas maduras sexualmente con base en (i) la presencia predominante de ovocitos maduros, (ii) los máximos valores del IGS, mínimos del IM y (iii) la presencia de esperma. Sin embargo, no se conoce el tiempo que puede transcurrir desde la transferencia del esperma hasta el desove en el hábitat natural (Sieiro *et al.,* 2014). Es así que, la talla y peso a la madurez de las hembras obtenido, fue diferente a lo reportado en otras localidades de México occidental (ver Tabla 1). A pesar de que no existe relación clara entre la edad y la talla en octópodos (Wiley *et al*., 2008), puede suponerse que las hembras maduras de este estudio están pasando su segundo semestre de vida y que posiblemente nacieron en épocas con condiciones diferentes, por lo que, podrían tener una tasa de crecimiento desigual reflejada en una aparente segunda talla y peso a la madurez. Mientras que, los machos en este estudio maduraron a tallas más pequeñas, lo cual ha sido registrado previamente para *O. hubbsorum (*Domínguez-Contreras, 2011), ya que es una característica de varias especies del género *Octopus* (ejemplo: *O. vulgaris*, Otero *et al*., 2007; *O. bimaculatus*, Castellanos-Martínez, 2008; *O. maya*, Avila-Poveda *et al.*, 2016; *O. mimus*, Markaida *et al*., 2017).

7.4. Condición de las hembras durante la maduración gonádica

La condición de las hembras expresada en el IGD no mostró una relación inversa con la maduración del ovario, lo que permite suponer que las hembras de *O. hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato no utilizan la energía almacenada en la glándula digestiva para llevar a cabo la maduración gonádica. Por lo que, la energía contenida hasta el momento del desove podría entenderse como una preparación para la época de inanición desde la puesta de huevos hasta la eclosión de las paralarvas (Cortez *et al*., 1995; Rosa *et al*., 2004). Sin embargo, la falta de hembras posdesove en este estudio no permitió corroborar esta observación. En trabajos previos, también se ha observado una relación similar entre la condición y la maduración gonádica de *O. hubbsorum* (Domínguez-Contreras 2011; Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015; Roldán, 2015). No obstante, en otros casos se ha registrado que los productos almacenados en la glándula digestiva fueron destinados a la maduración gonádica y para soportar el periodo de inanición (Bravo-Olivas, 2008; Pliego-Cárdenas *et al*., 2011). Cortez *et al.* (1995) sugieren que en *O. mimus*, la condición de las hembras fluctúa con las condiciones ambientales. En adición, se ha reportado que en los moluscos el uso de la energía durante la gametogénesis depende de la disponibilidad del alimento de una localidad determinada (Barber & Blake, 2006, citado en Yee-Duarte *et al*., 2009). Esto podría explicar de cierta manera la utilización de las dos vías (endógena o exógena) para el desarrollo gonádico de una misma especie.

Adicionalmente, es posible que procesos fisiológicos como la inversión energética para la reproducción, sean lábiles en el tiempo (Kjesbu, 2016), por lo que, posiblemente no se refleje la verdadera fuente de energía para la maduración de las gónadas a partir de las muestras obtenidas en este estudio.

7.5. Reproducción de *O. hubbsorum* asociada a la temperatura superficial del mar y efectos de la surgencia costera de verano

De acuerdo a los estudios anteriores y al presente, *O. hubbsorum* en el Golfo de California y costa occidental de la península, presenta tolerancia a un amplio rango de TSM para llevar a cabo la maduración de las gónadas hasta el desove de las hembras (19.4°C-30°C) (Bravo- Olivas, 2008; Pliego-Cárdenas, 2009; Domínguez-Contreras, 2011) implicando tanto la época cálida como la fría. En tanto que, en la

costa oriental del Golfo de California, la reproducción de *O. hubbsorum* tiene lugar entre los 26 y 30.6°C (López-Uriarte & Ríos-Jara, 2009; Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015). Además, la ocurrencia de hembras maduras en Oaxaca ha sido asociada con la máxima productividad primaria del Golfo de Tehuantepec durante marzo-mayo que beneficiaría el desarrollo de las paralarvas (Alejo-Plata *et al*., 2009).

Considerando el principal evento reproductivo reportado en este estudio (junio-julio) y a la presencia predominante de hembras inmaduras durante octubre-noviembre, se puede presumir que las primeros estadios de vida de *O. hubbsorum* coincidirían con las condiciones óptimas, especialmente la disponibilidad del alimento, proporcionadas por la surgencia costera de verano (julio-octubre) en la región central del Golfo de California. Si bien, no se conoce el efecto de las surgencias costeras en las comunidades intermareales y submareales someras en el sitio de estudio, se esperaría que exista un potencial aumento en la abundancia tanto de productores como de consumidores primarios (Vásquez *et al.,* 1998) que constituyen el alimento de los primeros estadios de vida de *O. hubbsorum* (Alejo-Plata & Herrera-Alejo, 2014).

7.6. Tácticas reproductivas de *O. hubbsorum*

La presencia continua de machos maduros, su precocidad sexual y la capacidad que tienen las hembras de almacenar el esperma sin haber alcanzado la madurez gonádica, permitiría aprovechar cada encuentro entre machos y hembras para aumentar el número de cópulas (Boyle & Rodhouse 2005).

La presencia de esperma en hembras inmaduras ha sido visto previamente en *O. hubbsorum* (Domínguez-Contreras, 2011; Alejo-Plata & Gómez-Márquez, 2015). Por otro lado, a pesar de que Joll (1976) observó en *O. tetricus* la viabilidad del esperma que había sido almacenado por más de tres meses (citado en Boyle & Rodhouse, 2005), Quinteiro *et al.* (2011) indican que el esperma transferido a las hembras no siempre es utilizado para la fecundación, ya que la hembra selecciona el esperma y/o los machos pueden retirar con la lígula el esperma anterior. Sin embargo, Wegener *et al*. (2013a) sugieren que es común el consumo parcial del esperma por parte de las hembras en especies donde la fecundación es interna, lo

cual podría mejorar la condición física de la descendencia, no obstante, en cefalópodos los beneficios del consumo de esperma en los descendientes son desconocidos (Wegener, *et al*, 2013b), así como la heterogeneidad intraespecífica de las hembras que conlleva a la selección de determinado contenido espermático. Lo antes mencionado, deriva de la capacidad que tienen las hembras de aparearse con varios machos (Hanlon & Messenger, 1996) que además podría inducir un aumento del número de espermatóforos en la época reproductiva (Voight, 2009), visto previamente en *O. hubbsorum* (Domínguez-Contreras, 2011). A pesar de que en este estudio no se contaron los espermatóforos, se presume que *O. hubbsorum* aumentó ligeramente el número de estos en abril y junio debido al incremento del IM en dichos meses. En el mismo contexto, el aumento de espermatóforos en los machos durante la época reproductiva de las hembras, podría indicar una inversión de esperma más segura al copular con hembras maduras (Oosthuizen & Smale, 2003).

Por otro lado, Rocha (2003) menciona que los espermatóforos de los cefalópodos podrían actuar como ferohormona, sin embargo en el presente estudio no se pudo comprobar que la presencia de esperma en las hembras influya en su maduración gonadal. Análogamente, Sieiro *et al*. (2014) observaron hembras de *O. vulgaris* en maduración sin la presencia de esperma.

7.7. Estrategia reproductiva de *O. hubbsorum*: patrón de desove terminal

Las hembras en estadio maduro y desove no presentaron ovogonias ni ovocitos previtelogénicos, lo que demuestra que *O. hubbsorum* presenta un único evento reproductivo (especie monocíclica). De acuerdo a lo propuesto por Rocha *et al*. (2001), la estrategia de puesta única terminal fue demostrada en este estudio a través de: (i) la sincronía del desarrollo ovárico, evidenciada por una fase de ovocitos predominante en cada estadio de desarrollo gonádico, (ii) ausencia de un nuevo ciclo de ovogénesis y (iii) ovulación sincrónica.

O. hubbsorum ha sido determinado previamente con un patrón ovárico asincrónico por Bravo-Olivas (2008) y Alejo-Plata & Gómez-Márquez (2015), sincrónico/asincrónico por Pliego-Cárdenas *et al*. (2011) y por grupos sincrónicos por Domínguez-Contreras (2011). Domínguez-Contreras (2011) y Alejo-Plata &

Gómez-Márquez (2015) emplearon promedio de frecuencias de tipos celulares y distribución del diámetro de los ovocitos, respectivamente. Sin embargo, la distribución del diámetro de los ovocitos y de frecuencia de tipos de ovocitos obtenidas por estos autores no fueron polimodales, por lo que, *O. hubbsorum* no presenta grupos diferentes de fases de ovocitos ni en su desarrollo ni en el desove. Por otra parte, en otras especies como *O. vulgaris y O. mimus,* el desarrollo ovárico ha sido determinado como asincrónico (Olivares-Paz *et al.*, 2001; Sieiro *et al*., 2014), así como su ovulación y desove (Sieiro *et al*., 2014). En dichos trabajos, el criterio de los autores sobre el desarrollo ovárico difiere al de este estudio, sin embargo, no se considera que hayan obtenido resultados diferentes a los aquí registrados. El desarrollo ovárico de *O. hubbsorum* es un proceso lento, en el cual, las células que se observen en un estadio dado dependerán del momento en el cual fue muestreado el individuo, por lo que, podría mal interpretarse su sincronía. Mientras que, la ovulación y transferencia de los ovocitos hacia el complejo oviductal, ocurren en muy poco tiempo, evidenciado por la escasez de ovocitos ovulados en el ovario y su ausencia en el oviducto proximal, aún durante el desove de la hembra muestreada en este estudio.

Durante la evolución de las especies, al alcanzar el éxito reproductivo mediante una estrategia determinada, ésta se mantendrá y no será reemplazada por otra, lo cual es conocido como estrategia evolutiva estable (Guerra, 2006). Por lo antes expuesto, no puede considerarse la existencia de diferentes patrones de desove para una misma especie.

El desovador terminal *O. hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, habita en la zona submareal somera, su ciclo reproductivo presenta un segundo evento reproductivo que posiblemente implicaría desoves en diferentes meses debido a la aparente presencia de más de una cohorte, lo cual es producido por la variación de la temperatura entre la época fría y cálida en la región central del Golfo de California.

8. CONCLUSIONES

En el sitio de estudio, la proporción sexual total de *Octopus hubbsorum* estuvo sesgada hacia los machos, así como en los meses de agosto y octubre.

El desarrollo ovárico y ovulación de *O. hubbsorum* es sincrónico, correspondiente a la estrategia reproductiva de única puesta terminal.

La ocurrencia del estadio en desarrollo de las hembras, abarcó la época fría y cálida (diciembre-junio) y se presentaron dos eventos reproductivos: el principal en junio-julio y el otro en marzo-abril y el desove tuvo lugar en abril. En tanto que, los machos fueron sexualmente maduros todo el periodo de estudio.

Los índices reproductivos describieron eficazmente la época reproductiva de *O. hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato, Golfo de California.

El índice de condición de las hembras de *O. hubbsorum* reflejó que las reservas de la glándula digestiva no son utilizadas principalmente para llevar a cabo la ovogénesis.

La talla y peso a la madurez obtenida en este estudio fue de 130 mm LDM y de 960 g PT para las hembras. En tanto que, los machos presentaron signos de madurez a los 100 mm LDM y 600 g PT.

El principal evento reproductivo de *O. hubbsorum* en el corredor pesquero Santa Rosalía-Punta Chivato ocurrió previo a la surgencia costera de verano. Lo que nos hace suponer que las primeras etapas de vida de estos pulpos (muestras) coinciden con el periodo más productivo de la región central del Golfo de California. Sin embargo, no se descarta que existan desoves en otros meses y que lo reflejado en este estudio se deba al pequeño tamaño de muestra.

9. BIBLIOGRAFÍA

Alejo-Plata, M. C., J. L. Gómez-Márquez, S. Ramos-Carrillo & J. E. Herrera-Galindo. 2009. Reproducción, dieta y pesquería del pulpo *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. Revista de Biología Tropical, 57: 63-78.

Alejo-Plata, M. C. & S. Herrera-Alejo. 2014. First description of eggs and paralarvae of green octopuses *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) under laboratory conditions. American Malacological Bulletin, 32: 1–8.

Alejo-Plata, M. C. & J. Gómez-Márquez. 2015. Reproductive Biology of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from the Coast of Oaxaca, Mexico. American Malacological. Bulletin, 33(1): 1–12.

Álvarez-Borrego, S. & J.R. Lara-Lara. 1991. The physical enviroment and primary productivity of the Gulf of California. En: J.P. Dauphin & B. Simoneit (eds.) The Gulf and Peninsular Province of the California. American Association of Petroleum Geologists. Tulsa, 47: 555– 567.

Ambrose, R. F. 1988. Population dynamics of *Octopus bimaculatus.*influence of life history patterns, synchronous reproduction and recruitment. Malacología, 29 (1): 23-29.

Arkhipkin, A.I. 1992. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 12: 63–74.

Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista & R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). D.F. México.

Avila-Poveda, O. H., R. F. Colin-Flores, & C. Rosas. 2009. Gonad development during early life of *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda). Biological Bulletin, 216: 94-102.

Avila-Poveda, O .H., R. C. Montes-Pérez, N. Koueta, F. Benítez-Villalobos, J. S. Ramírez-Pérez, L.R. Jiménez-Gutierrez & C.Rosas. 2015. Seasonal changes of progesterone and testosterone concentrations throughout gonad maturation stages

of the Mexican octopus, *Octopus maya* (Octopodidae: Octopus). Molluscan Research, 35: 161-172.

Avila-Poveda, O. H., N. Koueta, F. Benites-Villalobos, J. Santos-Valencia & C. Rosas. 2016. Reproductive traits of *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopoda) with implications for fisheries management. Molluscan Research, 36: 29–44.

Boyle, P. R. & P. G. Rodhouse. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science Ltd. 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, BCS, 87 p.

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 Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, BCS, 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. Marine Biology 114: 11–20.

CIIFEN. 2017. http://www.ciifen.org/index.php?option=com_content&view=category&layout=blog&id=63&Itemid=306&limitstart=130&lang=es.

CONAPESCA. 2014. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca 2014. SAGARPA. México. http://www.conapesca.gob.mx/wb/cona/informacion_estadistica_por_especie_y_entidad.

Cortez, T., B. G. Castro & A. Guerra. 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). Marine Biology, 123: 505-510.

Cuccu, D., M. Mereu, C. Porcu, M. C. Follesa, A. L. Cau & A. Cau. 2013. Development of sexual organs and fecundity in *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from

the Sardinian waters (Mediterranean Sea). Mediterranean Marine Science, 14: 270–277.

Di Cosmo, A., M. Paolucci, C. Di Cristo & G. Ciarcia. 1998. Molecole leganti l'estradiolo nel sistema riproduttivo della femmina di *Octopus vulgaris*. Proceedings of the 59th National Meeting of the Italian Zoological Union, 76 p.

Di Cosmo, A., C. Di Cristo, & M. Paolucci. 2001. Sex steroid hormone fluctuations and morphological changes of the reproductive system of the female of *Octopus vulgaris* throughout the annual cycle. Journal of Experimental Zoology, 289: 33-47.

Domínguez-Contreras, J. F. 2011. Reproducción del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 en Bahía Magdalena, BCS, México. Tesis de maestría. UNAM. Ciudad de México, 68 p.

Domínguez-Contreras, J. F., B. P. Ceballos-Vázquez, F. G Hochberg & Arellano-Martínez M. 2013. A new record in a well-established population of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) expands its known geographic distribution range and maximum size. American Malacological Bulletin, 31(1): 95-99.

Escalante, F., J. Valdez-Holguín, S. Álvarez-Borrego & J. R. Lara-Lara. 2013. Ciencias Marinas, 39(2): 203–215.

Forsythe, J. W. & R. T. Hanlon. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. Marine Biology, 98: 369-379.

Forsythe, J. W. 2004. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. Marine and Freshwater Research, 55: 331–339.

Froesch, D. & H. J. Marthy. 1975. The structure and function of the oviducal gland in octopods (Cephalopoda). Proceedings of Royal Society of London Biological Science, 188: 95–101.

Gillespie, G.E., G. Parker & J. Morrison (1998). A review of octopus fisheries biology and British Columbia octopus fisheries. Research Document 98/87. (Ottawa: Canadian Stock Assessment Secratariet, Fisheries and Oceans Canada).

Grant, A. & P. A. Tyler. 1983. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction II. The analysis of oocyte size/frequency data, and comparison of

different types of data. International Journal of Invertebrate Reproduction, 6: 271-283.

González, M. E., J.L. Barcala, M.N. Pérez-Gil & M.C. García-Martínez. 2011. Fisheries and reproductive biology of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) in the Gulf of Alicante (Northwestern Mediterranean), Mediterranean Marine Science 12: 369–389.

Gonçalves, I., J. Sendão & T. C. Borges. 2002. *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae) gametogenesis: A histological approach to the verification of the macroscopic maturity scales. Abhandlungen Der Geologischen Bundesanstalt, 57: 79–88.

Guerra, A. 1975. Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris*, mediante un índice de madurez. Investigación Pesquera, 39(2): 397-416.

Guerra, A. & G. Pérez-Gándaras. 1983. Recursos mundiales de cefalópodos: situación actual y perspectivas. Informes Técnicos de Investigación Pesquera, 102-104: 1-141.

Guerra, A. 2006. Estrategias evolutivas de los cefalópodos. Investigación y Ciencia, 355: 50-59.

Hanlon, R.T. & J.B. Messenger. 1996. Cephalopod behaviour. University Press. Cambridge, 232 p.

Humason, L. G. 1979. Animal Tissue Techniques. W. H. Freeman y Co. San Francisco, 661 p.

Ibarra-García, L. 2012. Análisis de edad y crecimiento de Octopus hubbsorum (Berry, 1953) y Octopus bimaculoides (Pickford y McConnaughey, 1949) con lecturas de anillos de crecimiento en los estiletes. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, BCS, 75 p.

J. Wiley & Sons, U.K. Chichester, S.C. Leporati, G.T. Pecl, & J.M. Semmens. 2008. Reproductive status of *Octopus pallidus*, and its relationship to age and size. Marine Biology, 155: 375-385.

Jiménez, A., S.G. Marinone & A. Parés-Sierra. Efecto de la variabilidad espacial y temporal del viento sobre la circulación en el Golfo de California. Ciencias Marinas, 31(2): 357-368.

Juárez, O. E., H. V. Caamal-Monsreal, C. Galindo-Sánchez, C. E. Díaz, F. D. Re & C. Rosas. 2016. Effect of maternal temperature stress before spawning over the energetic balance of *Octopus maya* juveniles exposed to a gradual temperature change. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 474: 39-45.

Kjesbu, O.S. 2016. Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management, 321-366. En: T. Jacobsen, M. J. Fogarty, B.A. Megrey and E. Moksness (eds.). Fish Reproductive Biology. Implications for Assessment and Management.

Llpiński, M. R. 1998. Cephalopod life cycles: patterns and exceptions, South

African Journal of Marine Science, 20 (1): 439-447.

López-Uriarte, E., E. Ríos-Jara y M. Pérez-Peña. 2005. Range extension for *Octopus hubbsorum,* Berry 1953 (Mollusca: Octopodidae) in the Mexican Pacific. Bulletin Marine Science, 7 (2): 171-176.

López-Uriarte, E. 2006. Ciclo vital y pesca del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) en la costa de Jalisco, México. Tesis de Doctorado. Universidad de Guadalajara. Jalisco, 194 p.

López-Uriarte, E. y E. Ríos-Jara. 2009. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (MOLLUSCA: Cephalopoda) along the central Mexican Pacific Coast. Bulletin Marine Science, 84 (1): 109-121.

Mangold, K. & Boletzky. 1973. New dates on reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. Marine Biology, 19: 7-12.

Markaida, U. y W.F. Gilly. 2016. Cephalopods of Pacific Latin America. Fisheries Research, 173: 113–121.

Markaida, U. L. Flores, E. Arias & E. Mora. 2017. Reproduction and population structure of *Octopus mimus* fished in a Marine Protected Area of Ecuador. Journal Marine Biological Association United Kingdom, 1-7.

Olivares, A., O. Zúñiga-Romero, G. Castro, C. Segura & J. Sánchez. 1996. Bases biológicas para el manejo de *Octopus mimus*: Reproducción y crecimiento. Estudios Oceanológicos, 15: 61-74.

Olivares-Paz, A., M. Zamora-Covarrubias, P. Portilla-Reyes & O. Zúñiga-Romero. 2001. Histological study of oogenesis and ovaric maturation in *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae) from the coast of the II region, Chile. Estudios Oceanológicos, 20: 13-22.

Oosthuizen, A. & M. J. Smale. 2003. Population biology of *Octopus vulgaris* on the

temperate south-eastern coast of South Africa. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 83: 535-541.

Otero, J., A.F. González, M.P. Sieiro, y A. Guerra. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. Fisheries Research, 85: 122–129.

Pliego-Cárdenas, R. 2009. Biología reproductiva de *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California, México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, BCS. 67 p.

Pliego-Cárdenas, R., F. A. García-Domínguez, B. P. Ceballos-Vázquez, M. Villalejo-Fuerte, & M. Arellano-Martínez. 2011. Aspectos reproductivos de *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) en la Isla Espíritu Santo, Golfo de California, México. Ciencias. Marinas, 37 (1): 23–32.

Pliego-Cárdenas R., F.G. Hochberg, F.J. García de León & I.A. Barriga-Sosa. 2014. Close genetic relationships between two American octopuses: *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, and *Octopus mimus* Gould, 1852. Journal of Shellfish Research, 33: 293–303.

Quinteiro, J., T. Baibai, L. Oukhattar, A. Soukri, P. Seixas & M. Rey-Mendez. 2011. Multiple paternity in the common octopus *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797), as revealed by microsatellite DNA analysis. Molluscan Research, 31: 15–20.

Robin J.P., M. Roberts, L. Zeidberg, I. Bloor, A. Rodriguez, F. Briceño, N. Downey, M. Mascaró, M. Navarro, A. Guerra, J. Hofmeister, D.D. Barcellos, S.A.P. Lourenço,

C.F.E. Roper, N.A. Moltschaniwskyj, C.P. Green & J. Mather. 2014. Transitions during cephalopod life history: the role of habitat, environment, functional morphology and behaviour. Advances in Marine Biology, 67: 361–404.

Rocha, F., A. Guerra & A.F. González. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. Biological Reviews, 76: 291-304.

Rocha, F. 2003. Biología, ecología, cultivo y pesquerías de cefalópodos. Curso de posgrado. Universidad de Chile, 207 p.

Rodaniche, A. F. 1984. Iteroparity in the lesser Pacific striped octopus, *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). Bulletin Marine Science, 35(1): 99-104.

Rodhouse, P.G.K., G.J., Pierce, O.C. Nichols, W.H.H. Sauer, A.I. Arkhipkin, V.V. Laptikhovsky, M.L. Lipinski, J. Ramos, M. Gras, H. Kidokoro, K. Sadayasu, J. Pereira, E. Lefkaditou, C. Pita, M. Gasalla, M. Haimovici, M. Sakai & N. Downey. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries. Advances in Marine Biology, 67: 99–233.

Rodríguez-Rúa, I., M. A. Pozuelo, M. J. Prado, Gómez & M. A. Bruzón. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on the Atlantic coast of Andalusia (south of Spain). Marine Biology, 147 (4): 927-933.

Roldán-Wong, N. 2015. Variación en la composición bioquímica y reservas energéticas asociadas a la maduración gonádica del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Cephalopoda: Octopodidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS, 86 p.

SAGARPA. 2017. https://www.gob.mx/sagarpa/.

Santamaría-del-Ángel E. M., S. Álvarez-Borrego, F.E. Muller-Karger. 1994. The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in the coastal zone color scanner imagery. Journal Geophysical Research, 99(4): 7423–7431.

Santamaria Del Ángel, E. M., S. Álvarez Borrego, & F. E. Müller Karger. 1995. Regiones biogeográficas del Golfo de California basadas en las imágenes del Coastal Zone Color Scanner. En: F. González Farias, & J. de la Rosa Vélez (editores), temas de Oceanografía biológica en México. Universidad Autónoma de Baja California (UABC), 288 (2):63-81.

Santamaria Del Ángel, E. M., S. Álvarez Borrego, R. Millan Nunez & F. E. Muller Karger. 1999. Sobre el efecto débil de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 49: 207-212.

Sieiro, P., J. Otero & A. Guerra. 2014. Contrasting macroscopic maturity staging with histological characteristics of the gonads in female *Octopus vulgaris*. Hydrobiologia, 730 (1): 113-125.

Sieiro, P, J. Otero & A. Guerra. 2016. Histomorphological study of ovarian atresia over the reproductive cycle of *Octopus vulgaris* from Galician waters (NW Spain). Zoomorphology, 1:14.

Silva, L., I. Sobrino & F. Ramos. 2002. Reproductive biology of the common octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). Bulletin of Marine Science, 71: 837–850.

Simbaña-Suquillo, M. 2017. Pesquería a pulmón del pulpo *Octopus mimus* (Gould 1852) en la Playa de Chipipe, Salinas. Tesis de licenciatura. Universidad de Guayaquil. Guayaquil, Ecuador, 72 p.

Soto-Mardones L.S., S.G. Marinone, A. Parés-Sierra. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. Ciencias Marinas, 25: 1–30.

Vasquez, J. A., P. A. Camus & F. P. Ojeda. 1998. Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 71: 479-499.

Voight, J. R. 2009. Differences in spermatophore availability among octopodid species (Cephalopoda: Octopoda). Malacología, 51: 143-153.

Wegener, B.J., D. M. Stuart-Fox, M. D. Norman & B. B. M. Wong. 2013a. Spermatophore consumption in a cephalopod. Animal behavior, 9: 1-4.

Wegener, B.J., D. M. Stuart-Fox, M. D. Norman & B. B. M. Wong. 2013b. Strategic male mate choice minimizes ejaculate consumption. Behavioral Ecology, 24: 668-671.

Wells, M.J. & J. Wells. 1959. Hormonal control of sexual maturity in Octopus. Journal of Experimental Biology, 36: 1-33.

Yee-Duarte, J. A., B. P. Ceballos-Vázquez & M. Arellano-Martínez. 2009. Variación de los índices morfofisiológicos de la almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) en Bahía de los Ángeles, B.C., Golfo de California. Oceánides, 24(2): 91-99.

Zlatanos, S., K. Laskaridis, Ch. Feist & A. Sagredos. 2006. Proximate composition, fatty acid analysis and protein digestibility-corrected amino acid score of three Mediterranean cephalopods. Molecular Nutrition y Food Research, 50: 967–970.

ANEXO

Caracterización de atresia ovárica

Se identificaron tres tipos de atresia de acuerdo al estado de hipertrofia de la capa folicular y presencia de hemocitos, considerando los criterios de Sieiro (2016):

1) Atresia Inicial (AI): el epitelio o capa folicular presenta algunas células foliculares con núcleos grandes y hemocitos (Figura 20A).
2) Atresia media (AII): Las células foliculares no presentan el arreglo normal, los ovocitos conservan el núcleo y el citoplasma. Se hacen evidentes los hemocitos, los cuales comienzan a invadir en el interior de la célula (Figura 20A).
3) Atresia avanzada (AIII): La capa folicular no puede ser reconocida ni el interior de la célula. Los hemocitos invaden completamente el ovocito y se hacen más evidentes los vasos sanguíneos. (Figura 20C).

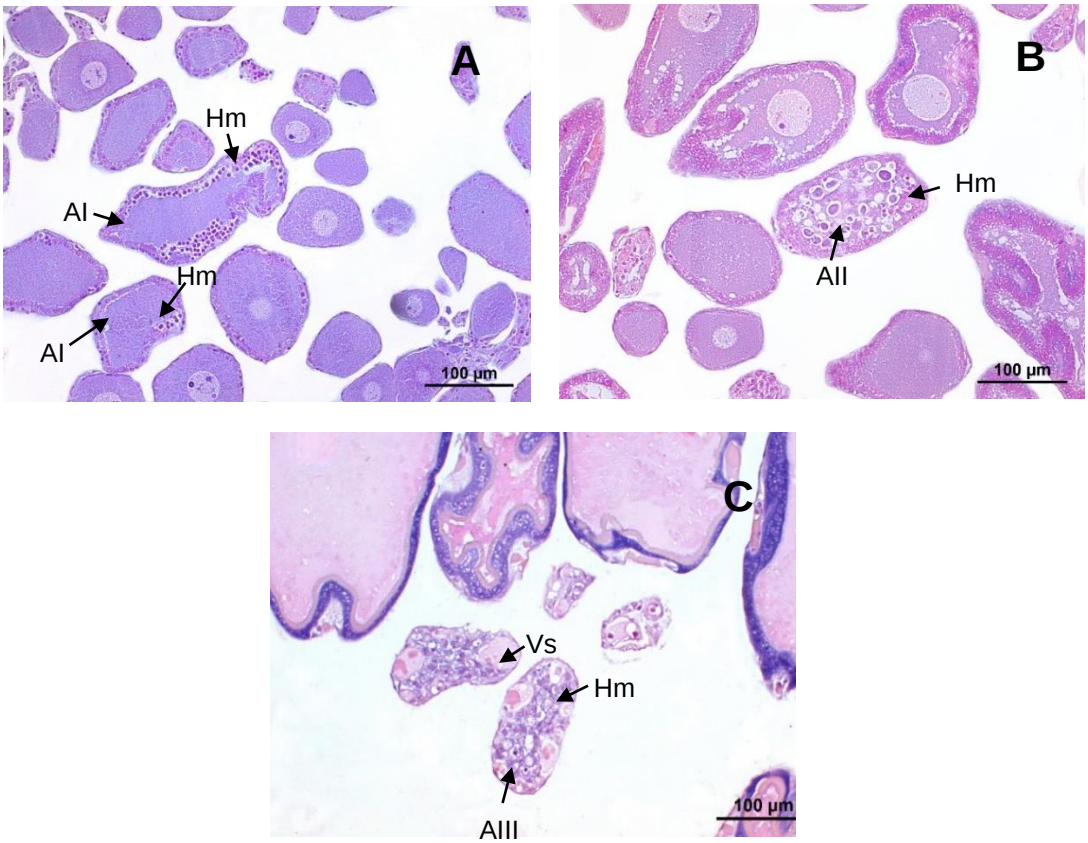

Figura 20. Ovocitos atrésicos de *Octopus hubbsorum* **A** Atresia inicial (AI), ovocito PV con algunos hemocitos. **B** Atresia media (AII) aparecen muchos hemocitos y el ovocito conserva algo de citoplasma. **C** Atresia avanzada (AIII), ovocitos con hipertrofia folicular y hemocitos invadiendo todo el ovocito. Cp células picnóticas, Hm hemocitos, Vs vasos sanguíneos.

Descripción de los ovocitos fraccionados

Se registra por primera vez para la clase Cefalópoda una fragmentación del ovocito en hembras en desarrollo, maduro y desove (Figura 21A-C), además, varios fragmentos presentaron hipertrofia en la capa folicular. Los fragmentos fueron reabsorbidos hasta alcanzar el estadio maduro, ya que se observaron pocos en las hembras desovadas. También se detectó que aquellos fragmentos resultantes se dividían nuevamente (Figura 21D). La fragmentación se presentó desde la fase PF hasta la MD, mientras que, las hembras en desarrollo mostraron fracciones de los ovocitos PF. En tanto que, la fragmentación en la fase VF y MD fue poco frecuente, siendo observada mayormente en una de las hembras en desove. En los dos casos de desove se identificaron fragmentos que en su gran mayoría no presentaron invaginaciones como en los estadios anteriores. Adicionalmente, se observó que la fragmentación se efectuó en secciones de la capa folicular, así como en el centro del ovocito aparentemente por multiplicación de células foliculares (Figura 22A-D). Los fragmentos midieron en promedio 0.06 mm.

Es conveniente realizar estudios dirigidos hacia el análisis de los ovocitos fragmentados para descartar algún efecto de la técnica histológica, la formación del pedúnculo o algo anormal en su formación durante las fases intermedias (PF y VT), así como conocer si es un acontecimiento normal dentro del desarrollo gonádico de las hembras o está condicionado por algún factor externo. Por último, un análisis de las fragmentaciones registradas en este estudio podría dilucidar un efecto sobre la fecundidad de los pulpos.

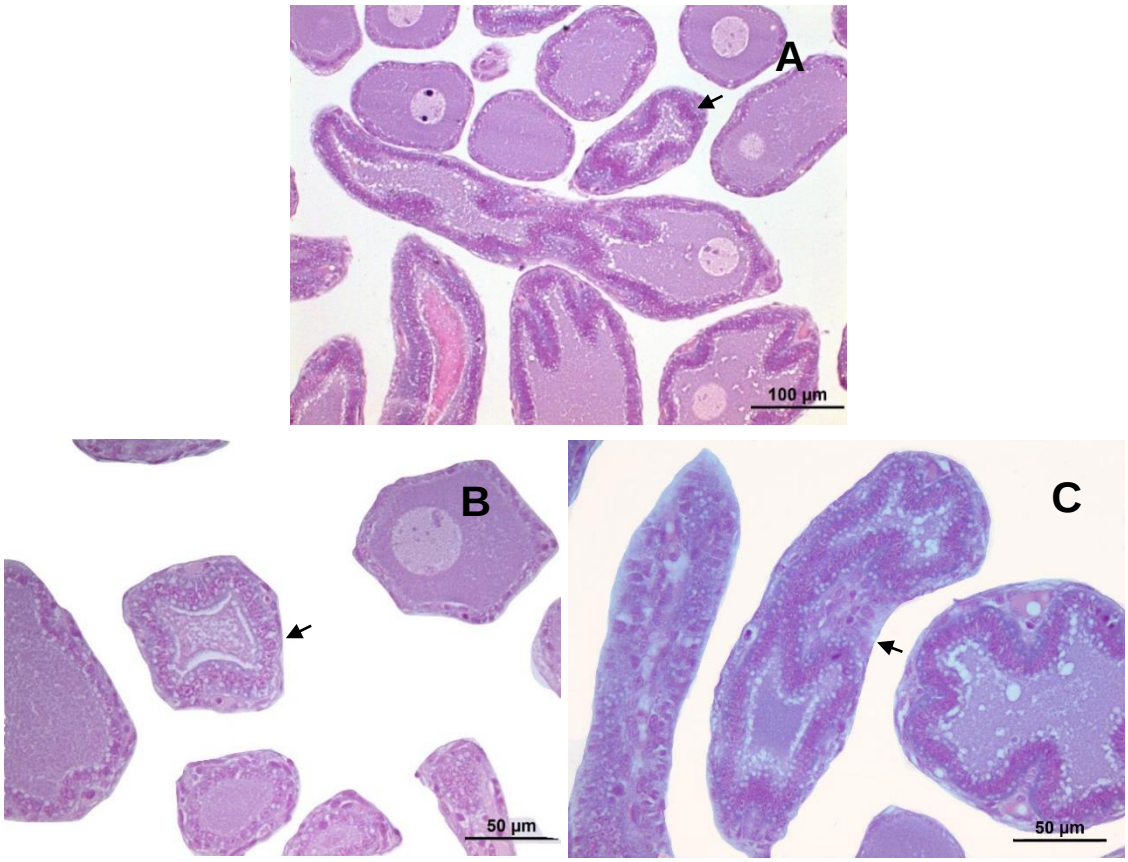

Figura 21. Fragmentación del ovocito de *Octopus hubbsorum*. **A)** Ovocito en fase PF dividiéndose. **B)** Fragmento residual. **C)** Fragmento dividiéndose.

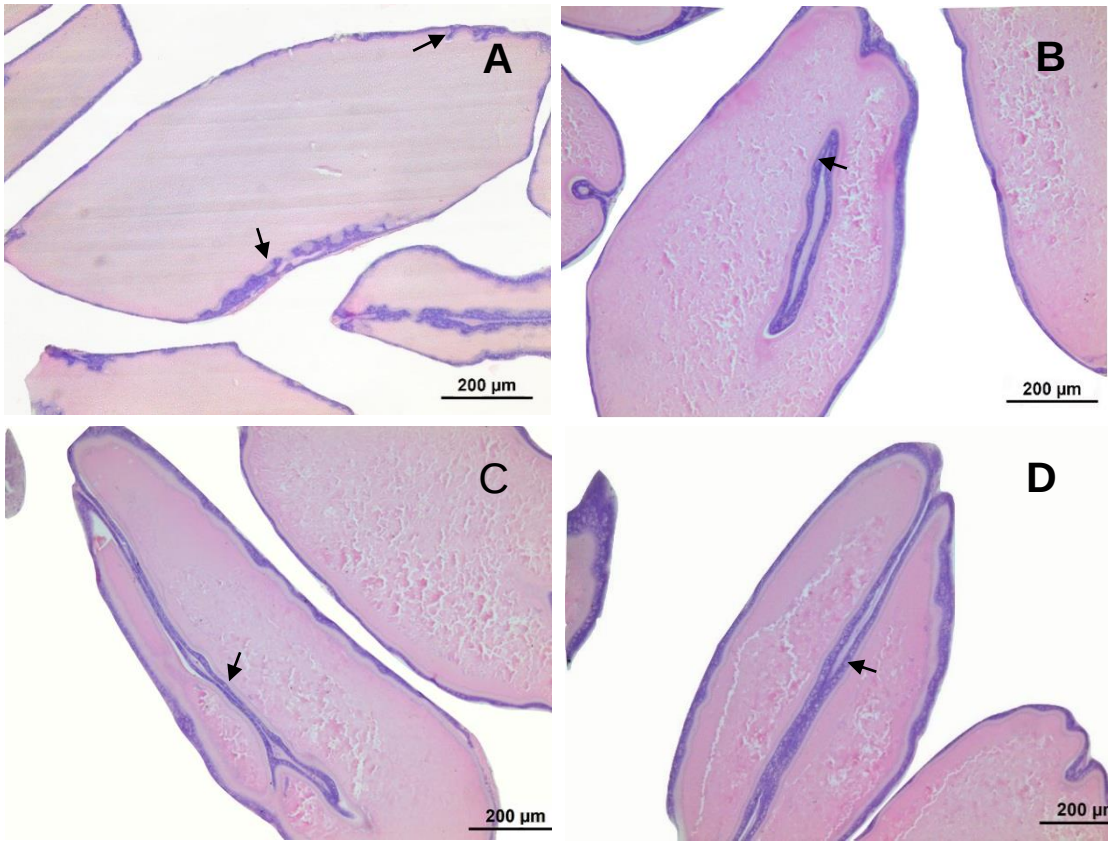

Figura 22. Fragmentaciones en el ovocito MD de una hembra en desove. **A)** Fragmentación de la capa folicular. **B)** Fragmentación desde el interior del ovocito. **C**, **D)** División del ovocito de *Octopus hubbsorum.*