



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR  
ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR  
DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA

**TESIS**

**VARIACIÓN EN LA COMPOSICIÓN BIOQUÍMICA  
Y RESERVAS ENERGÉTICAS ASOCIADAS A LA MADURACIÓN  
GONÁDICA DEL PULPO *Octopus hubbsorum* BERRY, 1953  
(CEPHALOPODA: OCTOPODIDAE)**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
**BIÓLOGA MARINA**

PRESENTA:  
**NEFERTITI TAYDÉ ROLDÁN WONG**

DIRECTOR:  
**DR. MARCIAL ARELLANO MARTÍNEZ**

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, JUNIO 2015



## AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo es fruto de mi formación universitaria, por lo que en primera instancia quiero agradecer a la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), en especial al Departamento de Biología Marina, por abrirme las puertas al mundo de las ciencias marinas y brindarme la oportunidad de descubrir mi vocación en la investigación científica.

Debo especial gratitud al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por su total apertura para el uso de sus instalaciones y por lo tanto para la complementación de mi aprendizaje. Dentro de esta institución, me gustaría remarcar mi agradecimiento hacia al el Laboratorio de Invertebrados Marinos, ya que el apoyo incondicional, grata compañía y paciente enseñanza por parte de todos sus integrantes, me han demostrado que el aprendizaje es un proceso continuo que nunca termina. En este sentido, me gustaría comenzar agradeciendo al Dr. Marcial Arellano Martínez, no solo por la apertura de aceptar y apoyar mis complicadas ideas, sino por darse a la tarea de supervisar, alentar y dirigir mi trabajo de tesis, siempre con la mejor disposición. A la Dra. Bertha Patricia Ceballos Vázquez, por su apoyo cordial, consejos y sobre todo importantes observaciones a mi manuscrito. Al M. en C. José Francisco Domínguez Contreras, quién no solo fue mi guía al incursionar en la investigación con pulpos y me apoyó grandemente en el trabajo de campo, sino por enseñarme el valor de esforzarse en un trabajo bien hecho, confiar en mis ideas y ayudarme a encaminarlas hasta obtener el mejor provecho de ellas. A la B.M. Alma Rivera Camacho, por su invaluable apoyo y disposición, por sus comentarios alentadores y por las innumerables enseñanzas en laboratorio. Además, extendo mi agradecimiento a todos los miembros del laboratorio, quienes de alguna manera contribuyeron en mis muestreos y/o estuvieron presentes para el enriquecimiento de mi trabajo.

Por otra parte, quisiera agradecer al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) y en especial a M. en C. Roberto Hernández Herrera, responsable del Laboratorio de Bioquímica Fisiológica de esta institución, por su valiosísima guía y paciencia en la aplicación de técnicas para la extracción de todos los compuestos bioquímicos requeridos en este trabajo.

Así también, agradezco a mi comité revisor: Dr. Giovanni Malagrino Lumare, B. M. Marco A. Medina López y B. M. Carlos Augusto Aguilar Cruz, por sus importantes observaciones y aportaciones al presente manuscrito.

Sin lugar a dudas mi apoyo más grande ha sido y será siempre mi familia, por ello quiero agradecer de corazón a Dios por las maravillosas personas que la integran. Agradezco a mis padres, Nefer y Héctor, quienes siempre se han preocupado por mí, me han dado todo de corazón, han sido un ejemplo intachable, me han formado y enseñado a “esforzarme y ser valiente” y nunca han dejado de creer en mí. Así también, agradezco a mi hermano, porque crecer a su lado me ha enseñado más de lo que imaginé y ha sido un ejemplo de perseverancia y confianza en uno mismo. No me alcanzan las palabras para agradecer todo lo que significa para mí que me acompañen en este nuevo logro, que sin su apoyo no hubiera sido posible.

Finalmente, me gustaría agradecer a la persona que me ha demostrado el valor de mis ideas y me ha dado fortaleza durante la realización de este trabajo, la persona que siempre ha estado como mi mejor amigo y que nunca dejará de ser ese apoyo aún en los momentos más difíciles, la persona que admiro por su dedicación e iniciativa y con la que comparto mis días y sueños, de corazón gracias Edgar.

¡A todos, muchas gracias!

*Dedicado con cariño a:*

*Mis padres, Nefer y Héctor*

*Sus palabras guiaron mis pasos, su cariño suavizó mi corazón y su*

*amor ilumina mi vida...*

*Gracias*

# ÍNDICE GENERAL

	Página
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>II. ANTECEDENTES</b> .....	2
<b>2.1 Generalidades</b> .....	2
2.1.1 Caracterización de la especie.....	3
2.1.2 Distribución y hábitat.....	5
<b>2.2 Importancia económica</b> .....	5
2.2.1 Pesquería.....	5
2.2.2 Acuicultura.....	6
<b>2.3 Alimentación</b> .....	7
<b>2.4 Reproducción</b> .....	8
<b>2.5 Almacenamiento y utilización de nutrientes</b> .....	10
2.5.1 Composición bioquímica.....	10
2.5.2 Reserva y gasto energético en cefalópodos.....	11
2.5.3 Reserva y gasto energético en pulpos.....	12
<b>III. JUSTIFICACIÓN</b> .....	14
<b>IV. OBJETIVOS</b> .....	15
<b>4.1 Objetivo general</b> .....	15
<b>4.2 Objetivos particulares</b> .....	15
<b>V. ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	15
<b>VI. METODOLOGÍA</b> .....	16
<b>6.1 Obtención de muestras</b> .....	16
<b>6.2 Determinación de fase de madurez</b> .....	18
<b>6.3 Variación de los índices morfofisiológicos en relación a la madurez gonadal</b> .....	19
<b>6.4 Composición bioquímica y dinámica energética en relación a la madurez gonadal</b> .....	20
6.4.1 Preparación de muestras.....	20
6.4.2 Extracción de compuestos.....	21

6.4.3 Conversión energética.....	26
<b>6.5 Análisis estadísticos.....</b>	26
<b>VII. RESULTADOS.....</b>	27
<b>7.1 Determinación de fases de madurez.....</b>	27
<b>7.2 Variación de pesos en relación a la madurez gonadal.....</b>	30
7.2.1 Relación tallas y pesos-fase de desarrollo.....	30
7.2.2 Relación entre pesos.....	32
<b>7.3 Variación de índices morfofisiológicos en relación a la madurez gonadal.....</b>	34
<b>7.4 Variación en la composición bioquímica.....</b>	37
7.4.1 Proteínas.....	37
7.4.2 Carbohidratos.....	39
7.4.3 Glucógeno.....	41
7.4.4 Lípidos.....	43
7.4.5 Triglicéridos.....	45
7.4.6 Carotenoides.....	47
<b>7.5 Conversión energética.....</b>	48
<b>VIII. DISCUSIÓN.....</b>	51
<b>IX. CONCLUSIONES.....</b>	60
<b>X. LITERATURA CITADA.....</b>	62
<b>XI. ANEXOS.....</b>	76

## ÍNDICE DE TABLAS

	Página
<b>Tabla I.</b> Composición bioquímica proximal de pulpos del género <i>Octopus</i> (Valores en peso seco) (Rosa et al., 2005a). .....	10
<b>Tabla II.</b> Valores promedio, desviación estándar, mínimos y máximos obtenidos en cada descriptivo biométrico de hembras de <i>O. hubbsorum</i> , así como sus valores estadísticos.....	31
<b>Tabla III.</b> Valores energéticos promedio aportados por diferentes compuestos, obtenidos ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo de hembras de <i>O. hubbsorum</i> . .....	49

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
<b>Figura 1.</b> <i>Octopus hubbsorum</i> fuera y dentro del agua.....	4
<b>Figura 2.</b> Ubicación de la Bahía de la Paz, BCS, México.....	16
<b>Figura 3.</b> Parámetros biométricos de <i>Octopus hubbsorum</i> (Modificado de García, 2010).....	17
<b>Figura 4.</b> Anatomía interna de <i>Octopus hubbsorum</i> (Modificado de García, 2010).....	18
<b>Figura 5.</b> Fases de desarrollo gonadal de hembras de <i>O. hubbsorum</i> y sus estadios de ovocitos característicos.....	29
<b>Figura 6.</b> Comparación de pendientes para la relación del peso del ovario (PG) con el peso de la glándula digestiva (PGD).....	33
<b>Figura 7.</b> Comparación de pendientes para la relación entre el peso del ovario (PG) y el peso de la glándula digestiva (PGD), agrupada de acuerdo a las fases de desarrollo.....	33
<b>Figura 8.</b> Comparación de pendientes para la relación índices morfofisiológicos-fases de desarrollo.....	35
<b>Figura 9.</b> Variación en los valores promedio de índices morfofisiológicos, con respecto a la fase de desarrollo gonadal .....	36

	Página
<b>Figura 10.</b> Variación en el contenido proteínico en gónada, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	38
<b>Figura 11.</b> Variación en el contenido de carbohidratos en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico .....	40
<b>Figura 12.</b> Variación en el contenido de glucógeno en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	42
<b>Figura 13.</b> Variación en el contenido de lípidos en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	44
<b>Figura 14.</b> Variación en el contenido de triglicéridos en el ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	46
<b>Figura 15.</b> Variación en el contenido de carotenoides en el ovario, glándula oviductal y glándula digestiva, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	48
<b>Figura 16.</b> Contenido energético (kJ/g) en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico.....	50

## ÍNDICE DE ANEXOS

	Página
<b>Anexo 1.</b> Referencia utilizada para la determinación de fases de madurez gonadal mediante la frecuencia de estadios de ovocitos en <i>O. hubbsorum</i> , de acuerdo con Domínguez-Contreras (2011).....	76
<b>Anexo 2.</b> Contenido de glucógeno y lípidos totales (% en peso seco) en glándula digestiva, gónada y músculo de hembras de <i>O. hubbsorum</i> en comparación con pulpos del género <i>Octopus</i> y <i>Eledone</i> (Rosa et al., 2004a, 2004b, 2005a).....	76



## RESUMEN

Todo conocimiento sobre la reproducción y nutrición de una especie es importante para su entendimiento, cultivo y manejo como recurso. Esto incluye el estudio de la fisiología reproductiva, evento particularmente demandante de energía en organismos semélparos como los pulpos. En el presente trabajo se analiza el efecto de la maduración gonádica en la composición bioquímica y dinámica energética del pulpo *O. hubbsorum*. Para ello se recolectaron hembras de la especie en la Bahía de La Paz, BCS., de agosto a noviembre de 2013. Se realizó histología de las gónadas para definir las fases de madurez gonádica. La dinámica energética se analizó agrupando los datos de acuerdo a estas fases y mediante tres aspectos: 1) Comparación de pesos de órganos reproductivos y somáticos; 2) Variación de índices morfofisiológicos (IGS: índice gonadosomático, IGD: índice de la glándula digestiva, IM: índice muscular); y 3) Análisis bioquímicos en ovario, glándulas oviductales, glándula digestiva y músculo; obteniéndose valores de energía mediante factores de conversión establecidos. Entre las 118 hembras obtenidas, se encontraron representadas las seis fases de desarrollo gonádico descritas para la especie: inmadurez I y II, maduración, predesove, desove y postdesove. Los pesos y tallas generales y de órganos incrementaron principalmente durante el predesove y desove, siendo la glándula digestiva el órgano que creció más durante la inmadurez y perdió más peso en el postdesove, sugiriendo la utilización de reservas de este órgano para el ayuno reproductivo. Esto fue confirmado por la correlación entre el IGS y el IGD, y es explicado por la composición bioquímica como una disminución significativa en el contenido de triglicéridos durante el postdesove, atribuible al mantenimiento energético durante la inanición. Asimismo, la relación PG-PGD por fases, reveló que los recursos de esta glándula también son utilizados para la vitelogénesis durante el predesove; lo que, de acuerdo al análisis bioquímico, corresponde a un transporte de lípidos hacia el ovario y las glándulas oviductales, necesarios para la formación del vitelo y fuente de ácidos grasos respectivamente. Por su parte, la relación IGS-IM demostró un transporte de recursos musculares para la maduración gonádica, en este caso correspondiente a proteínas, encontrándose evidencia bioquímica que indica un transporte de este sustrato hacia el ovario y, principalmente, hacia las glándulas oviductales durante el predesove, atribuible a la formación del vitelo y las mucoproteínas para el recubrimiento de los huevos respectivamente. En cuanto al contenido de carbohidratos totales y glucógeno, éstos también fueron requeridos durante la maduración gonádica, sin embargo no se encontró

evidencia de su transporte entre órganos por lo que su adquisición se atribuye enteramente a la alimentación recientemente ingerida. Los carotenoides constituyeron un sustrato sin relación con la maduración gonádica o el ayuno reproductivo, con una acumulación constante únicamente en la glándula digestiva, atribuible a la dieta. Energéticamente, el efecto más significativo de la maduración sexual corresponde a un incremento en el contenido energético del ovario, debido a la actividad de síntesis por vitelogénesis. El mayor costo energético en *O. hubbsorum* corresponde a lípidos, representando una inversión del 74.9% en el ovario y del 66% en la glándula digestiva; y a proteínas, implicando un gasto del 64% en el músculo. Cabe destacar que los resultados del presente trabajo difieren en gran medida a estudios con otros octópodos, demostrando que las necesidades y procesos metabólicos pueden variar notablemente entre especies. Sin embargo, se encontraron mayores similitudes con el pulpo *O. mimus*, aunque son necesarios más estudios comparativos entre especies. En conclusión, *O. hubbsorum* presenta un ciclo de almacenamiento y utilización de reservas energéticas que indican una estrategia reproductiva de tipo conservativo, en la que la maduración gonádica, particularmente el predesove, depende estrechamente de las reservas energéticas almacenadas en la glándula digestiva y el músculo.

**Palabras clave:** Octópodos, transferencia de energía, estrategia conservativa, predesove, inanición.

## I. INTRODUCCIÓN

*Octopus hubbsorum* es un pulpo bentónico que habita en fondos rocosos del Pacífico oriental tropical, a profundidades máximas de 30 metros (Berry, 1953; López-Uriarte *et al.*, 2005; Alejo-Plata *et al.*, 2009; Domínguez-Contreras *et al.*, 2013). Al igual que otros cefalópodos, cumple un papel determinante en las estructuras tróficas del ecosistema marino, como depredador oportunista y como presa (Alejo-Plata *et al.*, 2009; Jereb y Roper, 2010; Armendáriz-Villegas *et al.*, 2014). Vive alrededor de un año, posee una maduración asincrónica con desoves todo el año, aunque con un pico reproductivo principal en la temporada más cálida, por lo que varía según la localidad (López-Uriarte, 2006; Domínguez-Contreras, 2011).

Es una de las seis especies principales de octópodos que se capturan en el país y representa la más importante para el Pacífico mexicano (Avila-Poveda *et al.*, 2009; López-Uriarte *et al.*, 2005). A pesar de que se trata de una pesquería en aumento debido a la gran demanda de pulpo como alimento rico en proteínas, actualmente no se cuenta con ninguna regulación para su pesca en el Pacífico mexicano, los registros no distinguen entre especies y los estudios son escasos (Lee, 1994; Alejo-Plata *et al.*, 2009).

Uno de los puntos cruciales para el entendimiento de la fisiología de los organismos marinos es el estudio de la composición bioquímica y las reservas energéticas, particularmente aquellas implicadas en la reproducción ya que éstas afectan la calidad y cantidad de vitelo de los ovocitos y por lo tanto la viabilidad de las larvas (Giese, 1966; Rosa *et al.*, 2004a). En el caso de los cefalópodos semélparos como *O. hubbsorum*, este proceso requiere de un gran aporte energético en un lapso breve de tiempo y representa el mayor gasto energético durante su ciclo de vida, llegando a abarcar casi todos los recursos almacenados hasta el agotamiento de la condición final (Wells y Clarke, 1996; Rodhouse, 1998; Rosa *et al.*, 2004a).

No obstante lo anterior, existen relativamente pocos estudios sobre la composición bioquímica de los tejidos de pulpos y se desconocen los patrones de variación para muchos de ellos (Cruz-López, 2010). Actualmente se pueden distinguir dos estrategias para la obtención de energía durante su proceso de maduración; la primera consiste en la transferencia de sustratos metabólicos entre órganos cuando son requeridos. Se puede inferir por el crecimiento en algunos órganos y tejidos en relación al deterioro en otros, dependiendo de la maduración gonádica o estación del año. En este caso, la glándula digestiva generalmente representa el principal sitio

de acumulación de lípidos útiles para la maduración y el ayuno reproductivo, mientras que la masa muscular representa la principal reserva energética durante y después del desove (Lee, 1994; Moltschaniaskyj y Semmens, 2000; Rosa *et al.*, 2004a, 2004b; Cruz-López 2010). La segunda estrategia consiste en la obtención de nutrientes para el proceso de maduración directamente de la dieta, sin involucrar reservas energéticas importantes (Van Heukelem, 1976; O'Dor y Wells, 1987; Cosgrove, 1993; Cortez *et al.*, 1995; Moltschaniwskyj, 1995; Anderson *et al.*, 2002; Cruz-López 2010). Ambas estrategias también son conocidas en el estudio de moluscos bivalvos, como patrones reproductivos conservativo y oportunista, respectivamente (Bayne, 1976).

Cada estrategia posee implicaciones ecológicas diferentes, siendo mayor o menormente dependientes de los recursos alimenticios disponibles (Ho *et al.*, 2004), además de representar información útil para el desarrollo del cultivo de una especie (Cortez *et al.*, 1995; Zamora y Olivares, 2004; Quetglas *et al.*, 2011). Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios sobre la dinámica energética implicada en la reproducción de *O. hubbsorum*. Es por ello que en el presente trabajo se examinan los cambios en la composición bioquímica (proteínas, carbohidratos, glucógeno, lípidos, triglicéridos y carotenoides) de tejidos somáticos a través de las fases de desarrollo gonadal de la especie. Esto con la finalidad de evaluar si poseen una función como reservorio de nutrientes para el sustento de la reproducción de las hembras de *O. hubbsorum*.

## II. ANTECEDENTES

### 2.1 Generalidades

A pesar de la importancia de *O. hubbsorum* en la pesquería del Pacífico mexicano, existen relativamente pocos estudios sobre su biología. Hasta el momento se han abordado principalmente los temas de su distribución, descripción morfológica, ciclo de vida, dieta, pesquería y desarrollo de huevos y paralarvas (Aguilar y Godínez-Domínguez, 1995; López-Uriarte *et al.*, 2000, 2005, 2006; Pascual *et al.*, 2006; Sánchez-Cruz, 2006; Bravo-Olivas, 2008; Alejo-Plata *et al.*, 2009; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009; López-Uriarte *et al.*, 2010; Domínguez-Contreras, 2011; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011; Domínguez-Contreras *et al.*, 2013; Alejo-Plata y Herrera, 2014).

---

### 2.1.1 Caracterización de la especie

De acuerdo al Sistema de Información Taxonómico Integrado (ITIS, 2014), *O. hubbsorum* se clasifica de la siguiente manera:

Phylum Mollusca  
Clase Cephalopoda  
Subclase Coleoidea  
Superorden Octobranchia  
Orden Octopoda  
Suborden Incirrina  
Familia Octopodidae  
Subfamilia Octopodinae  
*Octopus hubbsorum* Berry, 1953.

*O. hubbsorum* es una especie de tamaño moderado con respecto a otros octópodos, caracterizada por un cuerpo redondeado a oval y brazos musculosos y robustos (Fig. 1A), que llegan a medir hasta cuatro veces la longitud del cuerpo, siendo el segundo par más largo que el resto. Muestra distintivas ventosas engrandecidas en el segundo y tercer par de brazos en ambos sexos (Fig. 1F). Posee un hectocotilo diminuto, de 1.5 a 2% la longitud del tercer brazo derecho (Roper *et al.*, 1995; Jereb *et al.*, 2014). Se ha registrado una longitud total máxima de 102 cm y una longitud de manto dorsal de hasta 23 cm, mientras que su peso total máximo registrado corresponde a 3.7 kg, aunque generalmente se encuentra alrededor de 1 kg (Domínguez-Contreras *et al.*, 2013). Sin embargo, el peso y la talla varían entre localidades (Domínguez-Contreras *et al.*, 2013). Su coloración en vivo es rojiza, marrón o verde sin presencia de ocelos, con un integumento fuertemente dibujado (Fig.1D); en preservación es gris medio a oscuro, verde, púrpura, marrón y negro, con tonos más claros en la cara ventral y un color más claro en la superficie de las ventosas (Berry, 1953; Roper *et al.*, 1995).



Figura 1. *Octopus hubbsorum* (A-D) fuera del agua en Ensenada de Muertos, B.C.S. y (E-I) dentro del agua en Bahía Magdalena, B.C.S.

---

### 2.1.2 Distribución y hábitat

*O. hubbsorum* tiene una amplia distribución geográfica en el Pacífico mexicano, observándose desde ambas costas del Golfo de California hasta Oaxaca. Sus poblaciones abarcan más de 2500 km de línea de costa desde Puerto San Carlos en Sonora hasta Salina Cruz en Oaxaca (Berry, 1953; Roper *et al.*, 1995; López-Uriarte *et al.*, 2005; Alejo-Plata *et al.*, 2009). Además de 700 km en las costas orientales de la península de Baja California, desde Bahía de los Ángeles hasta Cabo San Lucas (López-Uriarte *et al.*, 2005; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011); Bahía Magdalena en la costa occidental de la península de Baja California (Domínguez-Contreras *et al.*, 2013) y el Archipiélago de Revillagigedo en el sur del Pacífico mexicano (Gotshall, 1987).

Su hábitat es poco conocido aunque generalmente se asocia con fondos rocosos de la zona sublitoral, hasta una profundidad máxima de 30 m y es poco común de encontrar en la zona intermareal (Berry, 1953; Roper *et al.*, 1995; López-Uriarte *et al.*, 2005; Jereb *et al.*, 2014). Con el incremento de temperatura, tanto hembras como machos suelen migrar hacia aguas más someras con la finalidad de desovar y buscar condiciones más favorables, lugar donde son más susceptibles a la pesca (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009).

## 2.2 Importancia económica

### 2.2.1 Pesquería

La pesca de cefalópodos es principalmente de tipo artesanal y no cuenta con una precisa regulación en cuanto a poblaciones y capturas (Boyle y Rodhouse, 2005). Sin embargo, ha mostrado un crecimiento continuo en muchas partes del mundo en las últimas décadas, principalmente en las regiones noroeste y noreste de los océanos Pacífico y Atlántico, donde se presenta la mayor parte de las capturas globales históricas. Los principales grupos capturados son calamares y sepias, seguidos por octópodos. De estos últimos los géneros más consumidos son *Octopus* y *Eledone* (Roper *et al.*, 1984).

Los octópodos son un recurso pesquero tradicional en las regiones costeras del mundo desde hace 2000 años, siendo Marruecos y Mauritania los principales exportadores; mientras que para España, Italia y Japón representan las especies de cefalópodos más relevantes comercialmente en cuanto a consumo e importación (FAO, 2012). En México, se ha

---

incrementado la producción pesquera del recurso pulpo en los últimos años. Para el 2006 el recurso pulpo ocupaba el octavo lugar en capturas para todo el país y el cuarto para el litoral del Golfo de México y Caribe, con rendimientos anuales promedio de 9 000 t (Pérez-Pérez *et al.*, 2006). En cuanto a valor comercial, la Carta Nacional Pesquera indica que el pulpo es el quinto recurso pesquero más importante, después del camarón, atún, mojarra y sardina (DOF, 2012).

La mayor parte de las capturas nacionales provienen del Golfo de México o Mar Caribe, con un 99% de Yucatán y Campeche y un 1% de Quintana Roo y Veracruz (DOF, 2012). Esta creciente pesquería esta sostenida por dos especies: *O. maya* (80% de las capturas) y *O. vulgaris*, lo que ha dado lugar a dos Normas Oficiales Mexicanas dedicadas al manejo específico del pulpo maya o pulpo rojo (NOM-008 y NOM-009 PESC-1993), donde se establece una talla mínima de captura y época de veda que sólo son aplicables a esta especie.

Por su parte, la pesquería de pulpo en el litoral del Pacífico mexicano es relativamente reciente, con registros a partir de los años 70's (Alejo-Plata *et al.*, 2009). Las capturas son artesanales y de subsistencia (Roper *et al.*, 1995), conformadas principalmente por *O. hubbsorum*, seguidas por *O. macropus*, *O. bimaculatus* y *O. bimaculoides* (Bravo-Olivas, 2008). *O. hubbsorum* sostiene una pesquería importante al sur de Sinaloa y en Jalisco (Ríos-Jara, 2001; López-Uriarte *et al.*, 2006), mientras que en conjunto con *O. bimaculatus* sostiene la pesquería del noroeste del país (López-Uriarte *et al.*, 2005; Moreno-Báez, 2010).

En Baja California Sur, la pesquería se centra en 12 localidades del litoral del Océano Pacífico (56% de las capturas del Estado) entre las que destaca el Complejo Lagunar Guerrero Negro, Bahía Asunción y Bahía Magdalena; mientras que en el litoral del Golfo de California (35%) se reconocen cinco sitios principales, destacando Santa Rosalía (Sánchez-García *et al.*, 2010). Sin embargo, al igual que en el resto de la pesquería de pulpo del Pacífico mexicano, la información de las capturas es poco precisa y se realiza sin una clasificación a nivel de especie, lo cual aunado a la falta de conocimientos en biología y ecología de estas especies, ha retrasado el establecimiento de medidas de manejo para regular su aprovechamiento de manera sostenida (Alejo-Plata *et al.*, 2009; Sánchez- García *et al.*, 2010).

### 2.2.2 Acuacultura

El cultivo de pulpos para alimentación e investigación se ha desarrollado a pequeña o mediana escala a nivel mundial, debido a que constituyen una importante fuente de alimento



---

para el humano, con un alto contenido proteínico (75 a 85%), que representa hasta 20% más que la mayoría de los peces (Lee, 1994).

Los pulpos se consideran organismos con alto potencial para acuicultura debido a su ciclo de vida corto, sus altas tasas de crecimiento y a su adaptabilidad al ambiente de laboratorio (Boletzky y Hanlon, 1983; Iglesias y Sánchez, 2007). Las especies que poseen tasas de crecimiento más rápidas, huevos de mayor tamaño, desarrollo holobentónico, rápida aceptación de dietas muertas y mayor precio en el mercado, se consideran más atractivas para la acuicultura, principalmente para nivel comercial (Rosas *et al.*, 2005; Morillo-Velarde, 2013). Sin embargo, la investigación necesaria para el desarrollo de esta actividad es escasa, particularmente en cuanto a estrategia reproductiva y alimentación (Rosas *et al.*, 2005).

Entre las principales especies cultivadas en el mundo actualmente destacan: *Sepia officinalis* (Richard, 1975; Pascual, 1978; Forsythe *et al.*, 1991, 1994; Domingues *et al.*, 2001a, 2001b, 2002;), *O. joubini* (Forsythe y Hanlon, 1980; 1981), *O. digueti* (De Rusha *et al.*, 1987), *O. bimaculoides* (Forsythe y Hanlon, 1980; Lee *et al.*, 1991), *O. briareus* (Hanlon y Wolterding, 1989), *O. vulgaris* (Iglesias *et al.*, 1999; Estefanell *et al.*, 2009) y *O. mimus* (Baltazar *et al.*, 2000).

En México destaca el cultivo de *O. maya*, en el que recientemente se han logrado obtener organismos de talla comercial a partir de un ciclo cerrado de cultivo, así como desarrollar una dieta específica. Todo esto a partir de estudios sobre reproducción (talla y tipo de madurez, desarrollo, cuidado de las puestas, condiciones ambientales) y alimentación (aceptación de diferentes dietas, crecimiento, ontogenia citológica, metabolitos, cinética energética, fisiología digestiva, entre otros) (Rosas *et al.*, 2005, 2006; Romero, 2007; Rodríguez-Serna y Carmona-Osalde, 2008; Peña-Arredondo, 2011).

### 2.3 Alimentación

Los pulpos son depredadores oportunistas, consumiendo una amplia variedad de crustáceos, peces y moluscos, incluyendo a sus congéneres. Sin embargo, los crustáceos son el grupo predominante en su dieta, llegando a ocupar hasta el 80% de ésta (Roper *et al.*, 1984; Iglesias *et al.*, 1999; Norman, 2000; Cardoso *et al.*, 2004; Domínguez *et al.*, 2004; Jereb *et al.*, 2005; Armendáriz-Villegas *et al.*, 2014).

---

Para algunas especies de octópodos se han observado diferencias sexuales en cuanto a cantidad de alimento consumido y crecimiento. En hembras de algunos cefalópodos, hay un aumento en el consumo de alimento hacia el final del estado maduro, mientras que en machos, es mayor la capacidad de aumentar de peso rápidamente y mantenerlo constante. Estas diferencias son atribuidas a los cambios metabólicos relacionados con la reproducción (Gabr *et al.*, 1999; Aguado y García-García, 2002; Iglesias *et al.*, 1999; Carrasco *et al.*, 2005).

La alimentación de *O. hubbsorum* se ha descrito únicamente para las zonas de Oaxaca (Alejo-Plata *et al.*, 2009) y Jalisco (Sánchez-Cruz, 2006). Ésta se compone principalmente por crustáceos, predominantemente xantoideos y májidos, seguidos por otros pulpos, bivalvos mitílidos y estomatópodos.

## 2.4 Reproducción

Los octópodos son organismos con reproducción sexual y sexos separados. Presentan diferentes grados de dimorfismo sexual, desde muy notable en aquellos de hábitos pelágicos, hasta discretos en los bentónicos (Guerra, 1992; López-Uriarte, 2006). El órgano copulador en machos consiste en una modificación del tercer brazo derecho, una estructura denominada hectocotilo (Roper *et al.*, 1995).

Los pulpos son típicamente semélparos, conociéndose hasta la fecha una sola excepción: *O. chierchiae* (Rodaniche, 1984; Mangold, 1987; López-Uriarte, 2006). Poseen un gran éxito reproductivo con un alto costo individual gracias al crecimiento acelerado, en el que se llega rápidamente a la edad reproductiva, presentan un solo evento reproductivo y finalmente mueren (Mangold, 1987; Rodhouse, 1998).

*O. hubbsorum* posee una proporción sexual generalmente desigual, con una tendencia hacia una mayor cantidad de machos (López-Uriarte, 2006; Domínguez-Contreras, 2011). Como en otras especies de octópodos, los machos de esta especie maduran a tallas menores que las hembras (Hartwick, 1983; Hanlon, 1983). La talla de primera madurez varía de acuerdo a la zona de estudio; en hembras se ha determinado entre los 11.50 y 11.97 cm de longitud de manto (LMD) y a un peso total (PT) de entre 628.58 y 758 g; mientras que en machos se ubica alrededor de los 7 cm de LMD y entre los 205 y 320 g de PT; siendo los valores más bajos para organismos del Pacífico central mexicano (López-Uriarte y Ríos-Jara; 2009) y los más altos para Bahía

---

Magdalena, BCS, la región más norteña de distribución de la especie (Domínguez-Contreras *et al.*, 2013).

En lo que respecta a las fases de madurez, la mayoría de los autores han determinado entre tres y cinco etapas. Entre éstas se incluyen organismos inmaduros, madurando, maduros, en predesove, desovando o desovados para hembras y eyaculados para machos (Bravo-Olivas, 2008; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011). Sin embargo, una evaluación reciente ha resultado en la utilización de seis fases de desarrollo para hembras (inmadurez I y II, maduración, predesove, desove, y postdesove) y cuatro para machos (inmaduro, desarrollo, madurez y espermiación) (Domínguez-Contreras, 2011).

Se han encontrado variaciones en su madurez sexual, con al menos algunos individuos maduros en cualquier época del año, por lo que presenta desoves durante todo el año, aunque con un pico reproductivo principal, que se ubica en diferentes épocas del año dependiendo de la zona de estudio (López-Uriarte, 2006). De manera general se ha observado que *O. hubbsorum* alcanza la madurez entre los meses de julio a noviembre, con desoves desde enero hasta junio y la máxima temporada de reproducción en los meses más cálidos (Bravo-Olivas, 2008; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009, Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011; Domínguez-Contreras, 2011). Sin embargo, para las costas de Sinaloa se ha observado que la especie madura entre enero y junio y desova entre abril y junio (Leyva-Villarreal *et al.*, 1987; González *et al.*, 1990). Para el caso de Bahía Magdalena, los machos permanecen maduros durante todo el año, mientras que las hembras presentan una temporada reproductiva entre mayo y octubre, con influencia por el aumento de la temperatura desde el mes de mayo (Domínguez-Contreras, 2011).

Después del desove, la hembra permanece dentro de la madriguera al cuidado de la puesta hasta la eclosión de la mayor parte de los huevos (Mangold, 1987; Van Heukelem, 1983a, 1983b). Durante este periodo cesa de alimentarse y al finalizarlo normalmente muere (Domínguez-Contreras, 2011). Las paralarvas de *O. hubbsorum* son planctónicas al eclosionar, y posteriormente se asientan en el fondo. Asimismo, los machos perecen después de la temporada reproductiva (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009).

## 2.5 Almacenamiento y utilización de nutrientes

### 2.5.1 Composición bioquímica

La composición bioquímica de los tejidos de pulpo ha sido estudiada solo en algunas especies, principalmente en cuanto a la musculatura, desconociéndose las variaciones interpoblacionales en muchos casos (Cruz-López, 2010).

En promedio, la composición bioquímica para pulpos de interés comercial (en peso húmedo) corresponde a valores aproximados de 79% de humedad, 17% de proteína, 0.9% de lípidos, 1.4% de cenizas, 0.05% de fibras y un contenido energético de 65 kilocalorías por cada 100 g (Cabello *et al.*, 2004; Reyes *et al.*, 2008). Para el caso específico de los pulpos bentónicos incirrados del género *Octopus*, se han descrito los porcentajes promedio para gónada, glándula digestiva y músculo (Rosa *et al.*, 2005a) (Tabla I). Sin embargo, la composición puede variar dependiendo de acuerdo al sexo, la talla, la alimentación, la temporada del año, la localidad, la estrategia de vida, con variantes incluso entre individuos. Estas variaciones pueden ocasionar cambios en el sabor, textura y apariencia de los organismos (Rosa *et al.*, 2005a; Rosas-Romero, 2007; Biandolino *et al.*, 2010).

En cuanto a composición de pigmentos, destacan los carotenoides, mismos que se encuentran en mínimas cantidades en la mayoría de los tejidos, concentrándose principalmente en glándulas accesorias, gónada y glándula digestiva (Kantha, 1989; Maoka *et al.*, 1989). Su presencia/ausencia y concentraciones varían ampliamente entre especies y se ven afectadas por la maduración sexual, estación del año, tipo de dieta o falta de alimentación (Kantha, 1989) (Tabla I).

**Tabla I. Composición bioquímica de pulpos del género *Octopus*, expresada con valores en peso seco (Rosa *et al.*, 2005a) y en peso húmedo \*\* (Kantha, 1989; Maoka *et al.*, 1989).**

Componente	Cantidad (%)		
	Gónada	Glándula digestiva	Músculo
Proteínas	50	44	70
Lípidos	10	15	5
Aminoácidos	55	41.5	60
Ácidos grasos	81.5 µg/mg	200 µg/mg	30 µg/mg
Colesterol	0.77	0.67	0.37
Glucógeno	7.75	4	5.75
Carotenoides**	-	0.024 mg/g	-

---

### 2.5.2 Reserva y gasto energético en cefalópodos

Las reservas energéticas juegan un papel importante en la fisiología de los animales marinos, contribuyendo particularmente al potencial de calidad y cantidad de vitelo que se le puede proveer a los ovocitos, lo cual a su vez influye en la viabilidad de las larvas (Giese, 1966). Durante la maduración sexual los recursos son destinados al crecimiento gonadal y estructuras asociadas, eventualmente a expensas de otros tejidos y del crecimiento. En el caso de los cefalópodos semélparos, este proceso requiere de un gran aporte energético en un lapso breve de tiempo debido a su corto ciclo de vida (Wells y Clarke, 1996).

El análisis de la composición bioquímica constituye una herramienta para el estudio de los cambios fisiológicos y nutricionales que presentan los tejidos de los organismos durante su ciclo de vida. Éstos han sido objeto de algunos estudios en cefalópodos, en la mayoría de los cuales se concluye que la composición bioquímica de la glándula digestiva y el músculo no están relacionadas con la maduración sexual, sino con otros factores como la alimentación, la disponibilidad de alimentos, el desove y el cuidado de las puestas (Rosa *et al.*, 2004a, 2004b; Otero *et al.*, 2007). Sin embargo, existen algunas excepciones que indican un almacenamiento y transferencia de energía complementada con la dieta, o bien, donde los resultados no son totalmente concluyentes (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011 y Cruz-López, 2010).

Los componentes comúnmente analizados para la comprensión de la dinámica de reserva y gasto energético en cefalópodos, son las fluctuaciones en la concentración de lípidos, carbohidratos, proteínas, aminoácidos, ácidos grasos, colesterol, glucógeno y en algunos casos contenido energético, humedad, ceniza y hemolinfa; mientras que los principales tejidos comparados son la gónada (ovario), la glándula digestiva y el músculo del manto (Pollero e Iribarne, 1988; Castro *et al.*, 1992; Clarke *et al.*, 1994; Moreno *et al.*, 1998; Gabr *et al.*, 1999; Moltschaniaskyj y Semmens, 2000; Rosa *et al.*, 2002, 2004a, 2004b, 2005a, 2005b; Zamora y Olivares, 2004; Reyes *et al.*, 2008; Cruz-López, 2010; García-Garrido *et al.*, 2010).

Estudios realizados en calamares sugieren que la evidencia de almacenamiento o transferencia de energía entre tejidos para la reproducción es reducida o inexistente, señalando que la energía para la reproducción proviene directamente del consumo de alimento (Moltschaniaskyj y Semmens, 2000; Rosa *et al.*, 2005b). Un único estudio sugiere la posibilidad de movilización de energía a partir del tejido muscular, sin embargo esto es realizado sólo con base en la observación de las fibras que componen este tejido (Moltschaniwskyj, 1995).

---

En cefalópodos, las hembras presentan mayores fluctuaciones energéticas en cuanto al aumento de masa, proteínas y lípidos en gónadas; mientras que para ambos sexos, la glándula digestiva se caracteriza sólo por el incremento de tamaño durante la maduración, mientras que el músculo del manto se mantiene prácticamente con la misma composición (Moreno *et al.*, 1998).

Además de la producción de ovocitos, es importante considerar el desarrollo de glándulas necesarias para la reproducción: glándulas nidamentales, glándulas nidamentales accesorias y glándulas oviductales. Cada glándula representa inversiones energéticas mayores o menores dependiendo de la especie y su composición cambia significativamente durante la maduración sexual, generalmente en cuanto a proteínas y carbohidratos. Este proceso contribuye en gran medida al costo energético de la reproducción, por lo que de acuerdo con Boyle y Rodhouse (2005) necesariamente debe ser incluido en cualquier cálculo de reservas energéticas en cefalópodos. Sin embargo, hasta el momento sólo ha sido considerado en estudios con calamares (Kimura *et al.*, 1994; Boyle y Rodhouse 2005).

### 2.5.3 Reserva y gasto energético en pulpos

Al tratarse de organismos semélparos, la condición corporal de los pulpos es altamente afectada por la reproducción. Durante la maduración gonádica, las hembras muestran los mayores cambios en su composición bioquímica (Pollero e Iribarne, 1988). El peso de la gónada pasa de representar menos del 1% del peso corporal cuando son inmaduras, hasta alcanzar entre un 20 y 50% cuando son maduras (Quetglas *et al.*, 2011). Además, se presenta una gran pérdida de masa corporal debido al desove y a la reducción o suspensión total de la alimentación durante el cuidado de las puestas. Esta pérdida de peso varía entre especies, pero en promedio se encuentra alrededor del 50% (Cosgrove, 1993; Cortez *et al.*, 1995; Van Heukelem, 1976; O'Dor y Wells, 1987; Anderson *et al.*, 2002; Quetglas *et al.*, 2011). Es por ello que las hembras deben establecer un balance energético entre los recursos utilizados para la maduración, formación de huevos y mantenerse con vida durante el cuidado de las puestas (Anderson *et al.*, 2002).

De manera general, durante la maduración se genera una mayor acumulación de lípidos, los cuales posteriormente son consumidos durante el periodo de cuidado de las puestas. Después del desove se muestra una disminución en la cantidad de proteínas y glucógeno en glándula

---

digestiva y músculo; un agotamiento muscular e, histológicamente, una degeneración de tejidos y la atrofia celular (Pollero e Iribarne, 1988; Rosa *et al.*, 2002; Zamora y Olivares, 2004).

El patrón de variación en la composición bioquímica en diversas especies de pulpos y otros moluscos ha hecho evidente la presencia de dos estrategias para la obtención de energía durante el proceso de maduración gonádica. La primera, también denominada patrón reproductivo conservativo o propio de “criadores de capital” (Bayne, 1976; Quetglas *et al.*, 2011), consiste en la transferencia de sustratos metabólicos entre órganos cuando son requeridos. Se caracteriza por el aumento notorio en tamaño y peso generales, a manera de engorda predesove, además del crecimiento en algunos órganos y tejidos en relación al deterioro en otros, dependiendo de la maduración gonadal o estación del año. La glándula digestiva generalmente representa el principal sitio de acumulación de lípidos útiles para el crecimiento gonadal y el ayuno reproductivo, mientras que la masa muscular representa la principal reserva energética durante y después del desove. En este caso la dieta puede o no representar sólo un complemento para el proceso de maduración (Lee, 1994; Rosa *et al.*, 2004a; Cruz-López 2010). *O. mimus* (Cortez *et al.*, 1995), *O. maya* (Cruz-López, 2010) y *O. hubbsorum* (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011) presentan esta estrategia reproductiva.

La segunda estrategia, también denominada patrón reproductivo oportunista o propia de “criadores de ingreso” (Bayne, 1976; Quetglas *et al.*, 2011), consiste en la obtención de nutrientes para el proceso de maduración directamente de la dieta, sin involucrar reservas energéticas importantes (Van Heukelem, 1976; O’Dor y Wells, 1987; Cosgrove, 1993; Cortez *et al.*, 1995; Anderson *et al.*, 2002; Cruz-López 2010). *O. vulgaris* (Otero *et al.*, 2007), *O. defilippi*, *Eledone cirrhosa* y *E. moschata* (Rosa *et al.*, 2004a, 2004b) poseen esta estrategia reproductiva.

La importancia de definir la estrategia utilizada en una especie radica en que cada una posee implicaciones ecológicas diferentes, siendo mayor o menormente dependientes de los recursos alimenticios disponibles (Ho *et al.*, 2004). Además representa información de suma importancia para el desarrollo del cultivo de la especie (Cortez *et al.*, 1995; Zamora y Olivares, 2004; Quetglas *et al.*, 2011). Sin embargo se hace evidente que, en casos como *O. vulgaris*, no se ha logrado un consenso con respecto a la estrategia utilizada por la especie. Adicionalmente, el enfoque estacional o de acuerdo al estado de maduración es una variante en este tipo de estudios.

### III. JUSTIFICACIÓN

El recurso pulpo representa la quinta pesquería más importante para México por su valor económico. En el Pacífico mexicano este recurso es capturado sin ninguna regulación ni diferenciación entre especies, siendo *O. hubbsorum* la especie que soporta la mayor parte de las capturas, pescándose en su máximo sustentable en la mayor parte de su distribución debido a su fácil captura y popularidad como parte de la dieta humana. Esto genera la necesidad de estudios útiles para el desarrollo de su manejo sustentable.

El desarrollo del cultivo de esta especie resulta una alternativa no sólo para la alimentación humana, sino también para el estudio de *O. hubbsorum* y de octópodos en condiciones de laboratorio para el país. Sin embargo, para ello es necesario conocer la respuesta fisiológica integral de estos organismos en el medio natural, fundamentalmente durante el evento que abarca la mayor demanda energética: la reproducción.

Con el estudio de la composición bioquímica es posible conocer los cambios fisiológicos y nutricionales que presentan algunos tejidos durante el ciclo de vida, obteniendo así parámetros de referencia para el desarrollo de dietas formuladas adecuadas para la especie y así obtener la mejor supervivencia, crecimiento y aprovechamiento nutritivo en cultivo de la especie.

Adicionalmente, se sabe que las reservas energéticas juegan un papel crucial en la fisiología de los animales marinos, afectando directamente la calidad y cantidad de vitelo que se puede proveer a los ovocitos y, por lo tanto, la viabilidad de las para larvas. Es por ello que el reconocimiento de las principales reservas energéticas usadas para la reproducción en *O. hubbsorum* podría resultar útil para el desarrollo de dietas específicas para el cultivo en hembras reproductivas y optimizar así la obtención de paralarvas con mayor supervivencia.

Por otra parte, la definición de la estrategia energética reproductiva posee además implicaciones ecológicas basadas en la adquisición de mayor o menor cantidad de alimento durante las diferentes fases de desarrollo y por lo tanto épocas del año, por lo que la identificación del plan específico que se lleva a cabo durante la maduración de *O. hubbsorum* podría contribuir al entendimiento de su ecología y comportamiento.



## IV. OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo general

Determinar los patrones de variación en la composición bioquímica y energética de las hembras del pulpo *O. hubbsorum* en relación con su maduración gonádica.

### 4.2 Objetivos particulares

Describir histológicamente las fases de madurez gonadal de hembras de *O. hubbsorum*.

Analizar la variación en los pesos de órganos somáticos y reproductivos en relación a la madurez gonadal de hembras de *O. hubbsorum*.

Analizar la variación de los índices morfofisiológicos en relación a la madurez gonadal de hembras de *O. hubbsorum*.

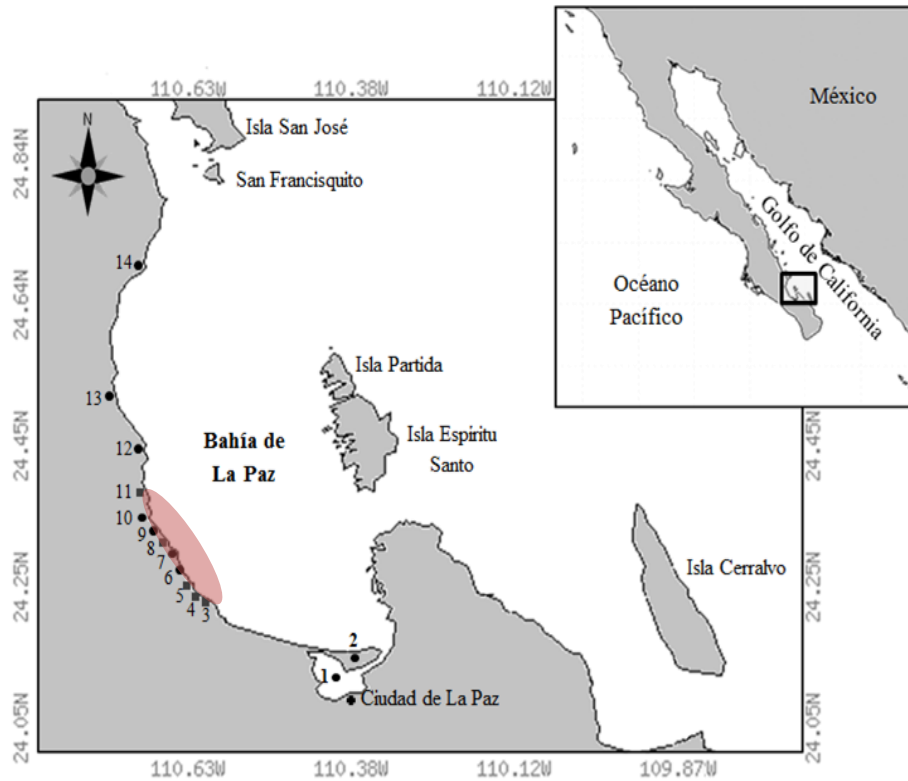
Analizar la composición bioquímica y dinámica energética en los diferentes órganos reproductivos y somáticos en relación a la madurez gonádica de hembras de *O. hubbsorum*.

Definir la estrategia energética reproductiva utilizada por las hembras de *O. hubbsorum*.

## V. ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz se localiza en la costa oriental del estado de Baja California Sur (24° 07' y 24° 21' N, 110° 17' y 110° 40' O) (Contreras, 1985). Abarca una superficie aproximada de 1780 km<sup>2</sup> y un perímetro costero de 200 km (Jíménez-Ilescas *et al.*, 1997; Velasco, 2009). Posee fondos arenosos con porciones de carbonato de calcio (Contreras, 1985). En la zona de muestreo (Fig. 2) la línea de costa presenta un relieve abrupto con acantilados en la parte más norteña, los cuales disminuyen hasta terminar en lomeríos suaves en la porción más sureña. Presenta arroyos estacionales y de corta trayectoria, que acarrear un patrón de drenaje comúnmente detrítico (INEGI, 1995; Velasco, 2009). La temperatura superficial del mar varía entre 18 y 31° C, con un promedio de 21° C. El oxígeno disuelto es superior a 5.0 mL/L y la salinidad es igual o superior a las 35 UPS (Villaseñor-Casales, 1979 y Cervantes-Duarte *et al.*, 2001). Las principales localidades a lo largo de la zona costera se distribuyen en pequeños

campos pequeros y la zona urbana de la ciudad de La Paz, capital del estado de Baja California Sur (Velasco, 2009).



**Figura 2. Ubicación de la Bahía de la Paz, BCS, México (<http://www.ngdc.noaa.gov>). Se señala sombreada el área de muestreo. 1) Ensenada de La Paz, 2) El Mogote, 3) Las Pacas, 4) El Cajete, 5) El Califín, 6) Agua de Yepis, 7) El Sausozo, 8) El Camarón, 9) Piedras Coloradas, 10) San Evaristo, 11) San Juan de la Costa, 12) El Saladito, 13) Las Almas, 14) Punta Coyote.**

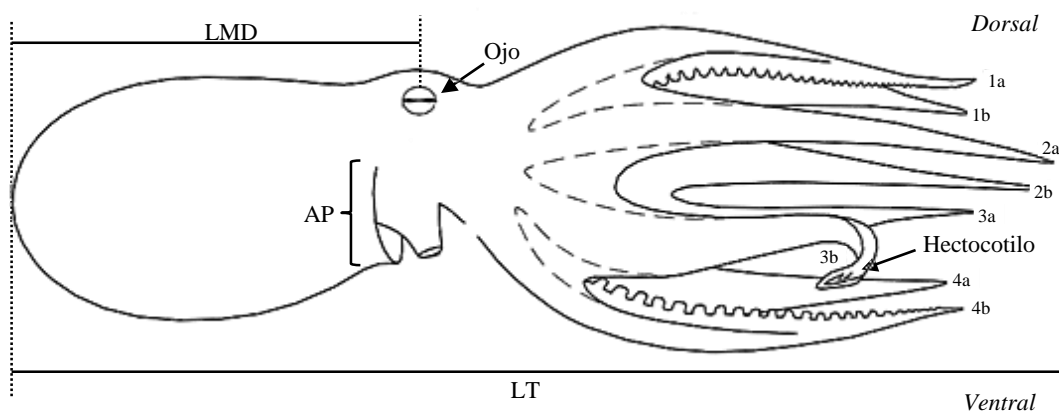
## VI. METODOLOGÍA

### 6.1 Obtención de muestras

Los pulpos fueron capturados de agosto a noviembre de 2013 en la Bahía de La Paz, BCS, México. Para ello se recorrieron diferentes localidades con hábitat rocoso a lo largo de la línea de costa, a una profundidad máxima de 5 m. Cada zona fue inspeccionada nadando en superficie con equipo de snorkel y aletas, desde donde se reconocieron los refugios de pulpos. Éstos fueron observados como grietas o cavidades entre rocas, en cuya entrada se presentan característicos desechos recientes de alimento (conchas de bivalvos sin epibiontes, exoesqueletos de cangrejos o esqueletos de peces) o un acomodo de rocas pequeñas a manera

de protección contra depredadores. En ocasiones los organismos también pudieron capturarse mientras recorrían libremente el fondo rocoso en busca de alimento. En cualquiera de los casos, se realizó buceo libre y se extrajo el organismo mediante el uso de gancho.

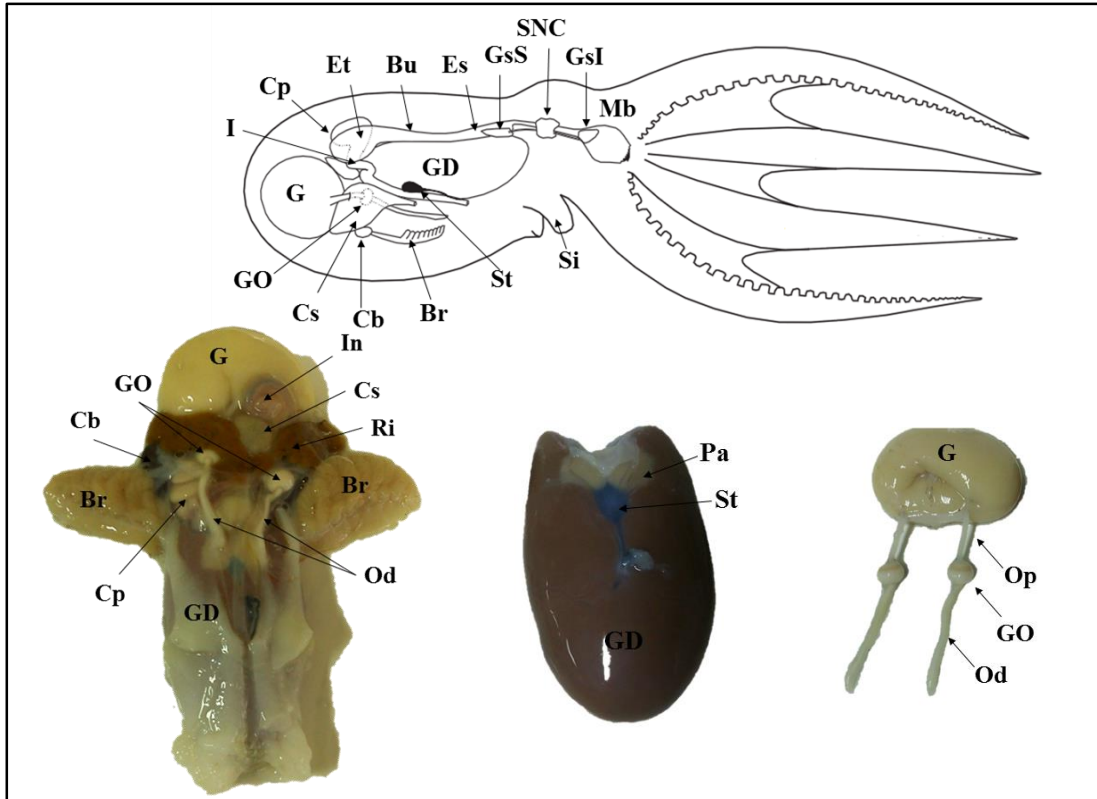
Los organismos fueron examinados e identificados de acuerdo a claves taxonómicas (Roper *et al.*, 1995). Inmediatamente después fueron transportados vivos en un ambiente frío y húmedo, con la finalidad de bajar su metabolismo, al Laboratorio de Invertebrados Marinos del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) en La Paz, BCS, donde se realizaron las mediciones iniciales haciendo uso de un metro flexible y una balanza analítica. Para cada organismo se obtuvo la longitud total (LT: línea recta desde el límite superior del manto hasta el brazo más largo), longitud del manto (LMD: línea recta desde el límite superior del manto, hasta la altura media de los ojos) y el peso total (PT: peso húmedo del organismo, incluyendo vísceras) (Fig. 3).



**Figura 3. Parámetros biométricos de *Octopus hubbsorum*.** AP: abertura paleal, LMD: longitud del manto dorsal, LT: longitud total, 1-4: numeración de brazos (a: derecho, b: izquierdo) (Modificado de García, 2010).

Haciendo uso de equipo de disección, se realizó una incisión en la parte ventral del manto desde la abertura paleal hasta el extremo superior (Fig. 3). Se confirmó el sexo mediante la observación del aparato reproductor, así como la fase de madurez aproximada de las hembras con base en el tamaño y coloración del ovario y glándulas oviductales. A cada hembra, se le extrajo y pesó la masa visceral (PMV). Mediante el corte del tejido de la pleura, se extrajo la glándula digestiva y el sistema reproductor que incluye: ovario, glándulas oviductales, oviductos proximales y distales (Fig. 4). Estos órganos fueron pesados en una balanza analítica con precisión de 0.1 g. Posteriormente se tomó un fragmento de cada órgano, junto con la porción distal de un brazo (muestra de músculo), se pesaron con una precisión de  $\pm 0.001$  g y se

almacenaron a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Previamente se extrajo una parte del ovario de cada organismo, para su preservación en FineFix y posterior análisis histológico con el fin de caracterizar el desarrollo gonádico.



**Figura 4. Anatomía interna de *Octopus hubbsorum*.** Br: branquia, Bu: buche, Cb: corazón branquial, Cp: ciego pilórico, Cs: corazón sistémico, Es: esófago, Et: estómago, G: gónada (ovario), GD: glándula digestiva, GO: glándula oviductal, GsI: glándulas salivales inferiores, GsS: glándulas salivales superiores, I: intestino-ciego pilórico, Mb: masa bucal, Od: oviducto distal, Op: oviducto proximal, Pa: páncreas, Ri: riñón (protonefridio), Si: sifón, SNC: sistema nervioso central, St: saco de tinta. (Modificado de García, 2010).

## 6.2 Determinación de fases de madurez

Se utilizó la técnica histológica de Humason (1979) en las muestras de gónada preservadas en FineFix. La cual consiste en la deshidratación del tejido de aproximadamente  $1\text{cm}^3$ , por medio de sumersión en alcoholes con concentraciones ascendentes, aclarado con Hemo De® e inclusión en parafina Paraplast Xtra® (mezcla de parafina y polímeros). Posteriormente, se realizaron cortes de  $4\ \mu\text{m}$  de espesor con un micrótopo de rotación motorizado Leica RM2255®, se tiñeron con la técnica de hematoxilina-eosina y se montaron en portaobjetos con Cytoseal®.

Los cortes fueron examinados con un microscopio óptico a diferentes aumentos (20x-40x). La caracterización de ovocitos y fases de desarrollo se realizó de acuerdo a Domínguez-Contreras (2011), para lo cual se tomaron tres campos de observación aleatorios por gónada y se realizó un conteo de ovocitos por estadio, con la finalidad de obtener la proporción de los mismos y así definir la fase de desarrollo gonadal del organismo (Fase I y II: inmaduro, III: maduración, IV: predesove, V: desove, VI: postdesove) (Anexo 9.1).

### **6.3 Variación de los índices morfofisiológicos en relación a la madurez gonadal**

Se calcularon tres índices morfofisiológicos con la finalidad de obtener una primera aproximación del proceso de almacenamiento, transferencia y utilización de energía, y así establecer si existe o no una relación entre los índices tisulares y la reproducción.

#### Índice gonadosomático

El índice gonadosomático (IGS) o peso relativo de la gónada indica la medida de progreso hacia la madurez sexual de un organismo, y se calculó de acuerdo a lo propuesto por Guerra (1975) y Silva *et al* (2004):

$$IGS = \left( \frac{PG}{PT - PG} \right) 100$$

Donde: PG es el peso húmedo del ovario y PT es el peso húmedo total del organismo.

#### Índice de la glándula digestiva

Debido a la actividad de digestión y absorción que lleva a cabo este órgano, el índice de la glándula digestiva (IGD) se utilizó para indicar la condición fisiológica de los organismos durante la maduración, tomando en cuenta los cambios en su peso como posibles indicativos de transferencia de sustratos metabólicos hacia el ovario durante la ovogénesis. La fórmula, de acuerdo con Guerra (1975) y Cortez (1995), es la siguiente:

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

Donde: PGD es el peso húmedo de la glándula digestiva y PT es el peso húmedo total del organismo.

### Índice muscular

Debido a que el metabolismo en cefalópodos se basa en proteínas y a que se ha observado una disminución en el tono muscular de algunas especies de pulpo durante y después del desove, se utilizará el índice muscular (IM) con la finalidad de observar si existen cambios en su peso como posible indicador de transferencia de proteínas desde este tejido para el proceso reproductivo.

$$IM = \left( \frac{PT - PMV}{PT} \right) 100$$

Donde: PMV es el peso húmedo de la masa visceral y PT es el peso húmedo total del organismo.

## **6. 4 Composición bioquímica y dinámica energética en relación a la madurez gonadal**

Se realizó el análisis de la composición bioquímica de músculo, glándula digestiva, gónada y glándula oviductal, con la finalidad de obtener detalles sobre la movilización de nutrientes hacia el ovario y/o las glándulas oviductales durante la maduración sexual.

Se analizaron cinco individuos y una réplica por fase de desarrollo, con excepción de la fase de postdesove (VI), donde se utilizaron los únicos dos organismos con los que se contó. Las pruebas se realizaron por triplicado en cada tejido, de acuerdo con lo descrito en otros trabajos con moluscos (Arellano-Martínez, 2005) y cefalópodos (Rosa, 2002, 2004, 2005a, 2005b; Cruz, 2010).

### *6.4.1 Preparación de muestras*

Cada muestra de tejido fue deshidratada por sublimación, el tejido congelado a -40°C se colocó en un proceso de liofilización (a una temperatura máxima de -30°C y una presión máxima de 100 mTorr, durante 6 a 8 horas o hasta deshidratar por completo). Posteriormente se tomó una fracción de aproximadamente 0.060 g de cada muestra, se pulverizó con un balín de hierro

o arena silíceas en un homogeneizador de tejidos (MPI, Fast Prep-24, CA-USA) durante 20 segundos o hasta que adquirió una textura de talco. Se rehidrató con 1 mL de agua destilada o 0.5 mL en el caso de muestras con un peso menor a 0.030 g, para así evitar que la dilución afecte la lectura final de las muestras. Finalmente, para obtener el extracto de cada muestra, se homogeneizó nuevamente durante 20 segundos o hasta disolver por completo. Después, éstas se mantuvieron en frío (máximo 0°C) para conservar su integridad hasta el momento de su análisis.

#### 6.4.2 Extracción de compuestos

##### Proteínas totales

Para la determinación proteica se utilizó la técnica del Ácido Bicinconínico o BCA de acuerdo a Fujimoto *et al.* (1985), la cual se basa en el principio de que las proteínas reducen los iones cúpricos a iones cuprosos bajo condiciones alcalinas. Los iones cuprosos reaccionan con el ácido bicinconínico o sal sódica (color verde) para formar un color morado intenso. El color resultante es proporcional al contenido proteico de la muestra.

Las muestras se prepararon con 25 µL del homogeneizado solubilizados en 500 µL de hidróxido de sodio (NaOH) 0.1 N, digiriendo durante 2.5 horas. La determinación se realizó añadiendo 25 µL del digerido, previamente agitado, en una microplaca a la que se adicionaron 200 µL de reactivo de BCA (solución reactiva comercial de Sigma: ácido bicinconínico B9643 y solución de sulfato de cobre II C2284). Las muestras se incubaron a 60°C durante 15 minutos y se registró la absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Multiskan™ FC Microplate Photometer-Thermo Scientific) a 562 nm de longitud de onda.

La concentración de proteínas se calculó en mg/g, mediante una curva patrón en la que se utilizó el estándar comercial de BCA con una concentración de 2 mg/mL de albúmina bovina, diluida en proporción 1:2 en solución salina a concentraciones de 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625 y 0.03125 mg/mL de proteína y solución salina como blanco.

La concentración de proteínas se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Concentración de proteínas } \left( \frac{\text{mg}}{\text{g}} \right) = \frac{(\text{Absorbancia})(\text{FD})}{(m) (\text{peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y *m* es la pendiente de la curva patrón.

### Carbohidratos totales

Para la determinación de carbohidratos se utilizó Ácido Tricloroacético o TCA según Roe *et al.* (1961) y el método de antrona de Dreywood (1946). El TCA es utilizado para la separación de carbohidratos, los cuales son altamente solubles en ácido acético a bajas temperaturas, conservando sus propiedades químicas, mientras que las proteínas y otras sustancias de elevado peso molecular son precipitadas al fondo. El método de antrona se caracteriza por utilizar el ácido sulfúrico concentrado para hidrolizar los enlaces glicosídicos, dando lugar a monosacáridos que al deshidratarse con calor resultan en furfural, el cual reacciona con la antrona en forma de un complejo azul-verdoso. La coloración es proporcional a la concentración de carbohidratos.

Las muestras se prepararon tomando 100  $\mu\text{L}$  del homogeneizado y añadiendo 100  $\mu\text{L}$  de solución de TCA al 20%, agitando y centrifugando a 3600 rpm durante 10 minutos a 5°C en una centrífuga refrigerada (Eppendorf 5810 R, NY-USA). Se tomaron 25  $\mu\text{L}$  de sobrenadante en un minitubo. La determinación se realizó adicionando 250  $\mu\text{L}$  de solución de antrona (0.001 g de antrona en 1 mL de ácido sulfúrico al 96%) y calentando a 85°C en baño maría de 4 a 10 minutos, dependiendo de la concentración de carbohidratos en cada tejido. Las reacciones fueron detenidas por un enfriado a 4°C en un baño de hielo. Finalmente, se colocaron 200  $\mu\text{L}$  en una microplaca y se leyó su absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Multiskan™ FC Microplate Photometer-Thermo Scientific) a 630 nm de longitud de onda.

La concentración de carbohidratos se calculó en mg/g, mediante una curva patrón en la que se utilizó una solución estándar de carbohidratos de 5 mg/mL, a partir de la cual se prepararon diluciones en proporción 1:2, en 500  $\mu\text{L}$  de TCA, quedando concentraciones de 2.5, 1.25, 0.625, 0.3125, 0.15625, 0.078125 y 0.0390625 mg/mL de carbohidratos y TCA como blanco.

La concentración de carbohidratos se calculó con la siguiente relación:

$$\text{Concentración de carbohidratos } \left( \frac{\text{mg}}{\text{g}} \right) = \frac{(\text{Absorbancia})(\text{FD1} * \text{FDn})}{(m)(\text{Peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y  $m$  es la pendiente de la curva patrón.



### Glucógeno

El glucógeno se determinó con la preparación con TCA de Roe *et al.* (1961) y el método de antrona para muestras pequeñas, establecido por Van Handel (1965). Este último se realizó con una previa separación del glucógeno de los monosacáridos y otros compuestos hidrosolubles por medio de precipitación en alcohol, basada en que los polisacáridos son mucho menos solubles en alcohol acuoso que los monosacáridos.

Para la preparación de las muestras se utilizó el mismo proceso antes descrito para carbohidratos totales, hasta la obtención del sobrenadante de TCA. La determinación se realizó agregando 10  $\mu\text{L}$  de sulfito de sodio y 500  $\mu\text{L}$  de alcohol frío para precipitar el glucógeno. Se centrifugó a 3600 rpm durante 10 minutos a 5°C en una centrífuga refrigerada (Eppendorf 5810 R, NY-USA), después de lo cual se descartó el alcohol por pipeteó y se evaporó cualquier resto en un horno-estufa (VWR-Sheldon Manufacturing 1350FM, OR-USA) a 70°C durante 10 a 15 minutos o hasta secar por completo. Posteriormente se agregaron 25  $\mu\text{L}$  de agua destilada y se siguió el mismo procedimiento antes descrito para la determinación de carbohidratos, desde la adición de la solución de antrona hasta la lectura de absorbancia.

La concentración de glucógeno se calculó en mg/g, mediante una curva patrón en la que se utilizó una solución estándar de glucógeno de 5 mg/mL, de la cual se prepararon diluciones en proporción 1:2, en 500  $\mu\text{L}$  de TCA, quedando concentraciones de 2.5, 1.25, 0.625, 0.3125, 0.15625, 0.078125 y 0.0390625 mg/mL de glucógeno y TCA como blanco.

La cantidad de glucógeno se calculó con la siguiente relación:

$$\text{Concentración de glucógeno} \left( \frac{\text{mg}}{\text{g}} \right) = \frac{(\text{Absorbancia})(\text{FD})}{(m)(\text{Peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y  $m$  es la pendiente de la curva patrón.

### Lípidos totales

La determinación lipídica se realizó de acuerdo al método de la sulfofosfovainillina según Barnes y Balckstock, (1973), el cual se basa en la reacción de los lípidos insaturados con ácido sulfúrico cuando se calientan, dando lugar a la formación de iones carbonilo, mismos que

reaccionan con vainillina en ácido fosfórico obteniéndose un producto color rosa, cuya intensidad es directamente proporcional a la concentración de lípidos de la muestra.

Se tomaron 25  $\mu\text{L}$  de homogeneizado, se agregaron 250  $\mu\text{L}$  ácido sulfúrico concentrado, se agitó y se calentó a  $90^\circ\text{C}$  en baño maría durante 10 minutos, esto con la finalidad de eliminar las proteínas de la muestra. Posteriormente se detuvo la reacción mediante un baño de hielo y se agitó nuevamente. Para la determinación se tomaron 20  $\mu\text{L}$  de la muestra preparada y se colocaron en una microplaca, agregando 200  $\mu\text{L}$  de reactivo para lípidos (Fosfovainillina al 0.2% en ácido sulfúrico al 80%), el cual reacciona con el material lipídico después de una incubación de 40 minutos a temperatura ambiente. Se leyó la absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Multiskan™ FC Microplate Photometer-Thermo Scientific) a 540 nm de longitud de onda.

La concentración de lípidos se calculó en mg/g, mediante una curva patrón en la que se utilizó una solución estándar de lípidos (Lin-Trol Sigma L2648) de 20 mg/mL, de la cual se prepararon diluciones en proporción 1:2, en 1 mL de solución salina, quedando concentraciones de 12.05, 6.025, 3.0125, 1.50625, 0.753125, 0.3765625 y 0.18828125 mg/mL de lípidos con solución salina (35 UPS) como blanco.

La cantidad de lípidos se calculó con la siguiente relación:

$$\text{Concentración de lípidos } \left(\frac{\text{mg}}{\text{g}}\right) = \frac{(\text{Absorbancia})(\text{FD})}{(m) (\text{peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y  $m$  es la pendiente de la curva patrón.

### Triglicéridos

Los triglicéridos fueron determinados mediante una prueba colorimétrica adaptada a microplaca de 96 pozos (kit de RANDOX, No. catálogo TR 1697) de acuerdo con Koditschek y Umbreit (1969), el cual se basa en la hidrólisis enzimática con lipasas. El indicador es una quinoínemina formada por peróxido de hidrógeno, 4-aminofenazona y 4-clorofenol, bajo la influencia de una peroxidasa.

Los homogeneizados se centrifugaron a 3600 rpm durante 10 minutos para eliminar la turbidez; se tomaron 20  $\mu\text{L}$  del sobrenadante en un pozo de microplaca, se agregaron 200  $\mu\text{L}$  de solución reactiva y se dejó reaccionar durante 20 minutos. Se leyó la absorbancia en un

espectrofotómetro de microplacas (Multiskan™ FC Microplate Photometer-Thermo Scientific) a 490 nm de longitud de onda.

La concentración de triglicéridos se calculó en mg/g, mediante una curva patrón en la que se utilizó una solución estándar de triglicéridos de 200 mg/dL, de la cual se prepararon diluciones en proporción 1:2, en 1 mL de solución diluyente (agua destilada), quedando concentraciones de 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625 y 0.03125 mg/mL de triglicéridos con solución diluyente como blanco.

La cantidad de triglicéridos se calculó con la siguiente relación:

$$\text{Concentración de triglicéridos} \left( \frac{\text{mg}}{\text{g}} \right) = \frac{(\text{Absorbancia})(\text{FD})}{(m)(100) (\text{peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y  $m$  es la pendiente de la curva patrón.

### Carotenoides

Para la determinación de carotenoides se utilizó la metodología de Strickland y Parsons (1972), la cual se basa en la solubilidad de los carotenoides en solventes orgánicos como la acetona y en la utilización de sulfato de sodio anhidro para la retención de agua.

La determinación se llevó a cabo colocando 100  $\mu\text{L}$  de homogeneizado en un tubo de vidrio, al que se le agregó 1  $\mu\text{L}$  de acetona, se agitó con los tubos tapados y se guardó durante 24 horas en oscuridad. Posteriormente se agregaron aproximadamente 10 mg de sulfato de sodio anhídrido (con una espátula) para retirar el agua, se agitó y centrifugó a 3000 rpm durante 5 minutos. Se recuperó el sobrenadante en una celda de cuarzo y se leyó la absorbancia en un espectrofotómetro (Thermo Scientific Helios™ Omega, Vanta-Finlandia) a tres longitudes de onda: 460, 470 y 480, con un blanco de acetona.

La concentración de carotenoides se calculó con la siguiente relación:

$$\text{Concentración de carotenoides} \left( \frac{\mu\text{g}}{\text{g}} \right) = \frac{(\text{Absorbancia})(10)(\text{FD})}{(0.19)(\text{Peso de la muestra})}$$

Donde: FD es el factor de dilución y 0.19 es el coeficiente de extinción de la absorbancia teórica de una concentración al 1%.

### 6.4.3 Conversión energética

Una vez obtenidas las concentraciones de lípidos, carbohidratos y proteínas de los diferentes tejidos, se aplicaron los siguientes factores de conversión energética propuestos por Brody (1945) para estimar la cantidad de energía que aporta cada uno de estos sustratos por fase de desarrollo gonádico.

- Proteínas= 23.65 kJ g<sup>-1</sup>
- Carbohidratos= 17.16 kJ g<sup>-1</sup>
- Lípidos= 39.56 kJ g<sup>-1</sup>

### 6.5 Análisis estadísticos

Para analizar los patrones de variación en la composición bioquímica y energética de las hembras del pulpo *O. hubbsorum*, en relación con su maduración gonádica, los datos fueron agrupados por fase de desarrollo gonadal.

Para establecer la posible relación entre los índices morfofisiológicos y las fases de desarrollo gonadal se realizó una regresión para cada índice de acuerdo al progreso de las fases, así como su respectiva prueba *t* para la pendiente; además de un análisis de varianza de una vía para cada relación. Asimismo, se realizó una correlación de rangos de Spearman entre cada índice y las fases de desarrollo, así como entre el IGS y el resto de los índices, y entre el IGD y el IM.

Para establecer la posible relación entre los diferentes pesos registrados (PT, PMV, PG y PGD) y las fases de desarrollo, se utilizó una correlación de Spearman para cada caso, así como un análisis de varianza de una vía. Mientras que para establecer la relación entre los pesos por sí mismos, se realizó una correlación de Spearman entre el PMV con el PG y el PGD. Y para reconocer a detalle la relación PGD-PG, se agruparon los datos de acuerdo a la fase de desarrollo, calculando una regresión y prueba *t* para las tres tendencias encontradas.

Para establecer la posible relación entre las concentraciones de los compuestos bioquímicos y las fases de desarrollo, se realizó una correlación de Spearman y un análisis de

varianza de una vía para cada caso y cada tejido. Además de una correlación entre los índices morfofisiológicos y cada una de las variables bioquímicas en cada tejido.

En todas las pruebas de análisis de varianza se comprobaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza por medio de pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Barlett, respectivamente. En los casos en los que se presentaron datos no normales y/o no homocedásticos se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Al encontrarse diferencias significativas, se aplicó la prueba *a posteriori* para comparación de medias o Tukey para encontrar el origen de las diferencias.

Los datos de índices y otras proporciones fueron transformados por medio de la función arcoseno (Zar, 1996) para su utilización en los análisis de varianza, con la finalidad de reducir la dependencia de la varianza de las muestras sobre las medias y para la normalización de los datos. Sin embargo, los datos utilizados en las representaciones gráficas no fueron transformados.

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa STATISTICA para Windows (Versión 12.0, StatSoft 2013, Tulsa, OK, USA); trabajando con un nivel de confianza del 95% ( $\alpha=0.05$ ).

## VII. RESULTADOS

### 7.1 Determinación de fases de madurez

Se observaron todas las fases de madurez gonadal descritas para hembras de *O. hubbsorum*. A continuación se describe cada fase y los principales estadios de ovocitos presentes en cada una (Fig. 5).

#### *Fase de Inmadurez (I y II)*

Esta fase se caracteriza por la presencia de epitelio germinativo (eg) con ovogonias y ovocitos en los primeros cuatro estadios. El primer estadio (E1) se reconoce por la presencia de una sola capa de células foliculares en su periferia y un núcleo central. Este es el único estadio observable en la inmadurez I. El segundo estadio (E2) posee una segunda capa de células foliculares y un desplazamiento inicial del núcleo hacia el polo animal. El tercero (E3), presenta el núcleo completamente desplazado hacia el polo animal y las células foliculares pasan

de una forma plana a cilíndrica. El cuarto (E4), presenta pliegues foliculares o intraepiteliales en forma de invaginaciones. Estos cuatro estadios son observables en la inmadurez II (Fig. 5A).

#### *Fase de Maduración (III)*

En esta fase pueden observarse ovocitos en los primeros cuatro estadios, pero se caracteriza por la presencia del quinto estadio, previo a la vitelogénesis. El estadio cinco (E5) se distingue por la presencia de pliegues foliculares más profundos que el estadio anterior, los cuales ocupan la mayor parte del área del ovocito (Fig. 5B).

#### *Fase de Predesove (IV)*

En esta fase pueden observarse todos los estadios de las fases anteriores, pero se caracteriza por el inicio de la vitelogénesis, con la presencia del sexto estadio y, con menor frecuencia, del séptimo. En el estadio seis (E6), los pliegues que formaron el sincitio folicular son desplazados hacia la periferia del ovocito por la acumulación de vitelo. El estadio siete (E7) presenta la mayor acumulación de vitelo, reduciendo el sincitio folicular a pequeñas invaginaciones en la periferia de la célula e incrementando su tamaño notablemente (Fig. 5C).

#### *Fase de Desove (V)*

Esta fase se caracteriza por la presencia exclusiva de los estadios siete y ocho. El estadio ocho (E8) se distingue por la formación de corión en la periferia del ovocito (Fig. 5D).

#### *Fase de Postdesove (VI)*

Esta fase se caracteriza por la presencia del estadio nueve y generalmente muy poca o nula cantidad de ovocitos en estadio ocho. El estadio nueve (E9) corresponde a los folículos postovulatorios que se observan con una forma irregular y disminución en el tamaño (Fig. 5E).

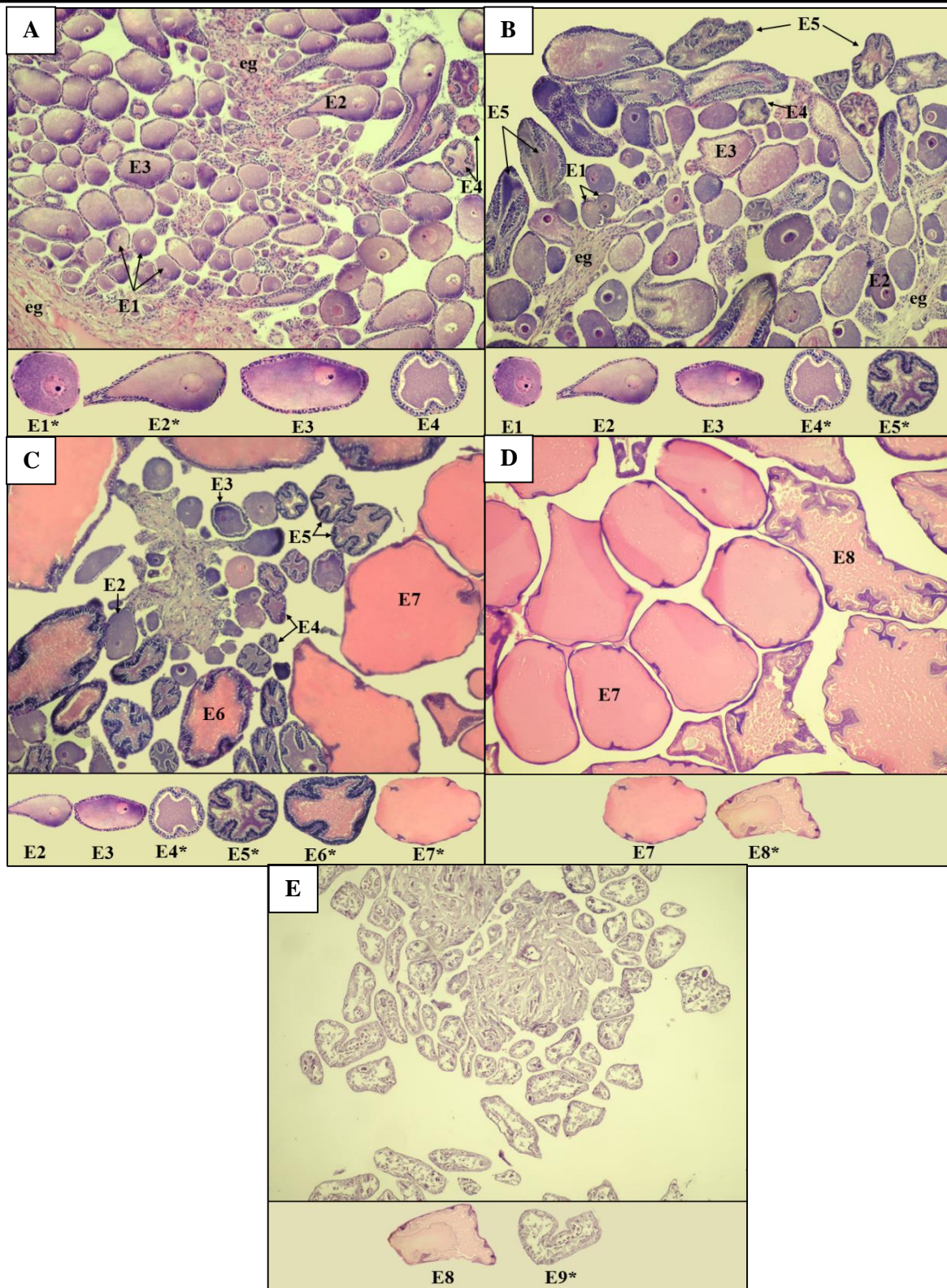


Figura 5. Fases de desarrollo gonadal de hembras de *O. hubbsorum* y sus estadios de ovocitos característicos (10x). A) Inmadurez I y II, B) Maduración, C) Predesova, D) Desova y E) Postdesova. Se destaca con un asterisco (\*) los estadios que se observan en mayor proporción.

---

## 7.2 Variación de pesos en relación a la madurez gonadal

### 7.2.1 Relación de los descriptivos biométricos-fases de desarrollo

Todos los descriptivos biométricos, con excepción del peso de la glándula digestiva, incrementaron conforme avanzó el desarrollo gonadal, encontrándose diferencias significativas en todos los casos (Tabla II). La prueba Tukey indicó incrementos significativos en la inmadurez II, el predesove y el desove ( $p < 0.05$ ), así como un decremento significativo en el postdesove ( $p < 0.05$ ). En lo que respecta al peso de la glándula digestiva, éste mostró un patrón opuesto al resto de las mediciones, con diferencias significativas que radican en una disminución significativa en el predesove y el desove ( $p < 0.05$ ) (Tabla II).

Desde la inmadurez al predesove, todas las mediciones incrementaron en promedio un 33.4%, con excepción del peso de la glándula digestiva, el cual en el mismo lapso mostró su mayor incremento (52.5%) y el peso del ovario que aumentó solo 17.1%. Para el desove, el incremento en los valores promedio fue del 41.3%, con excepción del peso de la glándula digestiva que solo incrementó 0.9% y del peso del ovario que mostró su mayor incremento (57.6%). Finalmente para el postdesove, todas las mediciones promedio sufren un decremento del 25.3%, con excepción del peso de la glándula digestiva, que representó el órgano con mayor pérdida de peso (46.5%).



**Tabla II. Valores promedio, desviación estándar, mínimos y máximos obtenidos en cada descriptivo biométrico de hembras de *O. hubbsorum*, así como sus valores estadísticos.** LT: longitud total, LMD: longitud de manto dorsal, PT: peso total, PM: peso muscular, PMV: peso de la masa visceral, PG: peso de la gónada, PGD: peso de la glándula digestiva. El primer valor corresponde a la media  $\pm$  la desviación estándar y entre paréntesis el rango (mínimo-máximo). El asterisco (\*) indica diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Descriptivos biométricos	Fase						Total	Estadístico (H <sub>5,117</sub> )
	Inmadurez I	Inmadurez II	Maduración	Predesove	Desove	Postdesove		
LT (cm)	8.4 $\pm$ 1.4 (6-12)	10.2 $\pm$ 1.8 (7-13)	9.5 $\pm$ 1.9 (7-12)	11.4 $\pm$ 1.1 (9-14)	14.5 $\pm$ 1.3 (13-16)	12.5 $\pm$ 0.7 (12-13)	44 $\pm$ 6.9 (26-58)	62.5*
LMD (cm)	40.7 $\pm$ 5.7 (26-52)	45.9 $\pm$ 4.7 (34-52)	45.4 $\pm$ 6.8 (34-51)	51.9 $\pm$ 3.4 (46-58)	68.3 $\pm$ 2.3 (65-71)	57.0 $\pm$ 7.1 (52-62)	9 $\pm$ 1.8 (6-14)	63.3*
PT (g)	285.7 $\pm$ 112.5 (95-567)	455.7 $\pm$ 124.9 (209-635)	437.6 $\pm$ 243.2 (98-724)	615.1 $\pm$ 167.3 (336-1047)	1124.0 $\pm$ 174.1 (790-1294)	799.6 $\pm$ 257.4 (618-982)	381 $\pm$ 188.9 (95-1047)	66.0*
PM (g)	257.3 $\pm$ 101.8 (85-517)	410.7 $\pm$ 111.3 (187-570)	395.1 $\pm$ 220.5 (87-657)	528.4 $\pm$ 146.5 (303-915)	924.2 $\pm$ 152.3 (633-1074)	649.4 $\pm$ 223.2 (492-807)	338 $\pm$ 163.1 (85-915)	63.2*
PMV (g)	28.4 $\pm$ 12.0 (10-65)	45.0 $\pm$ 14.4 (23-68)	42.5 $\pm$ 23.7 (11-67)	86.7 $\pm$ 25.9 (34-132)	199.8 $\pm$ 69.1 (91-287)	150.2 $\pm$ 34.2 (126-174)	43 $\pm$ 28.5 (10-132)	69.3*
PG (g)	0.4 $\pm$ 0.9 (0.1-0.8)	1.0 $\pm$ 0.5 (0.1-1.7)	1.5 $\pm$ 0.8 (0.5-2.3)	25.6 $\pm$ 19.6 (1.7-60.2)	110.8 $\pm$ 62.2 (15.7-191.3)	73.5 $\pm$ 8.4 (67.5-79.4)	5.9 $\pm$ 13.6 (0.1-60.2)	81.0*
PGD (g)	9.4 $\pm$ 4.8 (1-25)	14.4 $\pm$ 6.3 (2-23)	14.9 $\pm$ 10.1 (2-28)	22.0 $\pm$ 12.2 (6-46)	22.2 $\pm$ 6.8 (12-29)	11.1 $\pm$ 0.6 (11-12)	13 $\pm$ 9.0 (1-46)	34.1*

### 7.2.2 Relación entre pesos somáticos y reproductivos

Al ser la glándula digestiva el principal órgano encargado del almacenamiento de reservas energéticas en cefalópodos, se realizó una comparación entre el peso de ésta y el del ovario, para así reconocer si es posible evidenciar un transporte de material de reserva por este método. Sin embargo en la comparación general los datos aparecieron dispersos, sin una tendencia clara. La prueba  $t$  mostró que la pendiente es diferente a cero ( $t_{2,112}=34.88$ ), con una relación definida por  $PG=0.0224x^{1.5152}(\pm 0.0861)$  ( $r^2=0.2898$ ,  $F_{2,112}=44.45$ ,  $p<0.05$ ). Esto, si bien aportó un ajuste significativo, no representó una explicación aceptable de los datos (Fig. 9).

Debido a lo anterior, se realizó otra comparación de las mismas variables, agrupando los datos por fases de desarrollo. En este caso se observaron tres grupos con tendencias diferentes, que constituyen lo que podría ser una estrategia de desarrollo gonadal. Durante las fases de inmadurez y maduración, tanto el PGD como el PG incrementaron en una proporción similar. La prueba  $t$  rechazó la presencia de una relación entre el PG y el PGD, con una pendiente que no es diferente a cero ( $t_{2,80}=-26.73$ ). La ecuación corresponde a  $PG=0.0589x-0.0981(\pm 0.0073)$  ( $r^2=0.4475$ ,  $F_{2,80}=25.13$ ,  $p<0.05$ ), lo que representa un ajuste significativo, pero una explicación reducida de los datos (44%) (Fig. 10A).

Al llegar al predesove, el PGD disminuyó a medida que aumentó el peso del ovario. La prueba  $t$  indicó una relación, con una pendiente diferente a cero ( $t_{2,23}=65.85$ ). Esta relación se definió como  $PG=-0.6425x+39.77(\pm 1.24)$  ( $r^2=0.1607$ ,  $F_{2,23}=9.45$ ,  $p<0.05$ ), con un ajuste significativo, pero un soporte bajo. En este caso destaca la ordenada al origen negativa debido a la disminución en el PGD, lo que podría indicar un aporte energético por parte de la glándula digestiva para el desarrollo de la vitelogénesis, misma que se da precisamente a partir de esta fase (Fig. 10B).

Finalmente, para el desove y el postdesove la tendencia indicó un nuevo incremento en el PGD a medida que también aumenta el PG. La prueba  $t$  también indicó una relación ( $t_{2,8}=14.18$ ), definida por  $PG=3.8351x+26.942(\pm 4.378)$ , lo cual podría indicar un proceso de re acumulación de nutrientes para la etapa de inanición que se da durante la colocación y cuidado de las puestas, sin embargo no se encontró un ajuste significativo y el soporte fue bajo ( $r^2=0.2862$ ,  $F_{2,8}=2.12$ ,  $p=0.21$ ) (Fig. 10C).

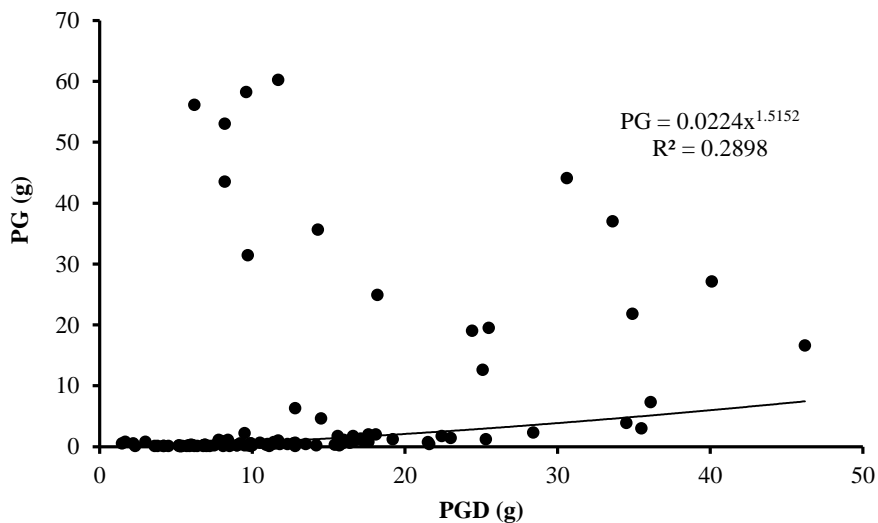


Figura 6. Comparación de pendientes para la relación del peso del ovario (PG) con el peso de la glándula digestiva (PGD), para hembras de *O. hubbsorum*.

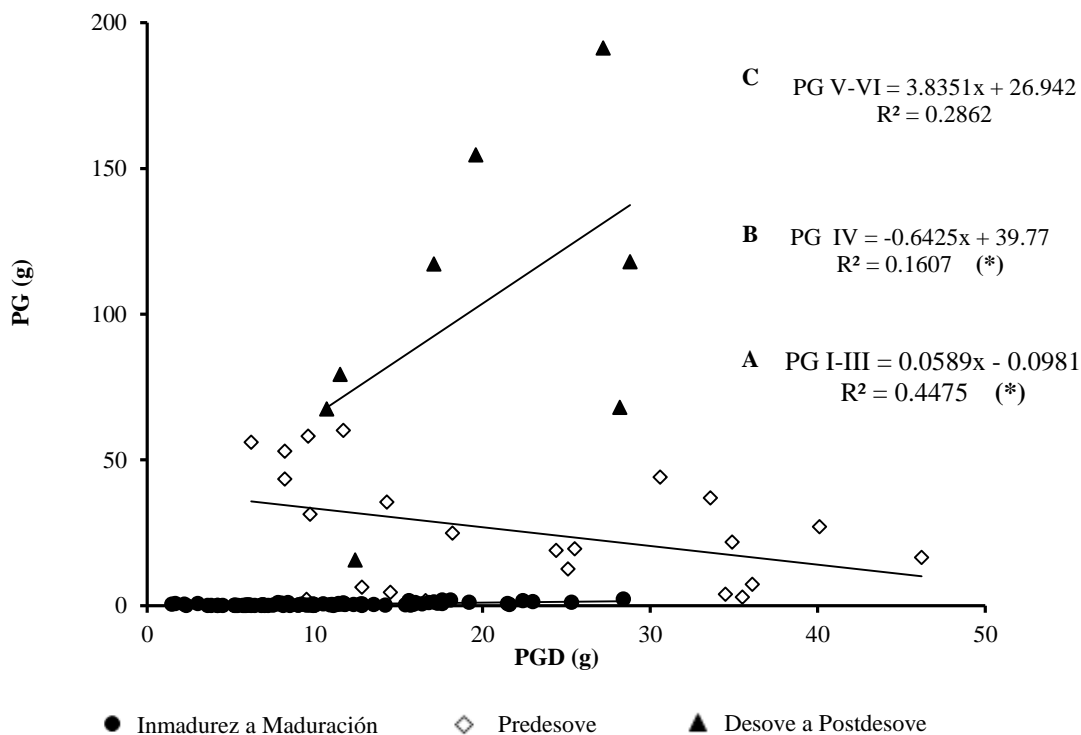


Figura 7. Comparación de pendientes para la relación entre el peso del ovario (PG) y el peso de la glándula digestiva (PGD), agrupada de acuerdo a las fases de desarrollo como: inmadurez a maduración (A), predesove (B) y desove a postdesove (C), para hembras de *O. hubbsorum*. El asterisco (\*) indica los ajustes significativos.

### 7.3 Variación de índices morfofisiológicos en relación a la madurez gonadal

Se estableció una relación entre cada índice morfofisiológico y las fases de desarrollo gonadal en hembras. El índice gonadosomático mostró una tendencia a incrementar conforme al avance de las fases, particularmente a partir del predesove, con una pendiente diferente a cero de acuerdo con la prueba  $t$  ( $t_{2, 117}=7.9687$ ), lo que indica una relación entre ambas variables, misma que se define como  $IGS=0.0866x^{2.412 (\pm 0.216)}$  ( $r^2=0.7412$ ,  $F_{2, 117}=17.80$ ,  $p<0.05$ ). Asimismo, un análisis de correlación de rangos de Spearman mostró que existe una correlación significativa entre ambas variables ( $r=0.82$ ,  $p<0.05$ ) (Fig. 6A).

Por su parte, el índice de la glándula digestiva mostró pocas variaciones durante el desarrollo gonadal, con una ligera tendencia a disminuir en las últimas fases. La prueba  $t$  indicó que la pendiente no es diferente a cero ( $t_{2, 112}=-0.6123$ ). Esta relación se definió como  $IGD=3.2075x^{-0.148 (\pm 0.0867)}$  ( $r^2=0.0347$ ,  $F_{2, 112}=5.51$ ,  $p<0.05$ ). Aunque el ajuste fue significativo, la relación es baja, lo cual se corroboró mediante el análisis de Spearman, indicando una correlación negativa pero no significativa con las fases ( $r= -0.14$ ,  $p=0.12$ ) (Fig. 6B).

El índice muscular disminuyó principalmente después de la fase de predesove. Sin embargo, en este caso la pendiente tampoco resultó diferente a cero de acuerdo con la prueba  $t$  ( $t_{2, 117}=-0.0122$ ). La relación en este caso se definió como  $IM=90.249x^{-0.037 (\pm 0.187)}$  ( $r^2=0.3968$ ,  $F_{2, 117}=37.81$ ,  $p<0.05$ ), que como en el caso del IGD representa un ajuste significativo pero una débil explicación. El análisis de Spearman indicó una correlación negativa significativa con las fases ( $r= -0.54$ ,  $p<0.05$ ) (Fig. 6C).

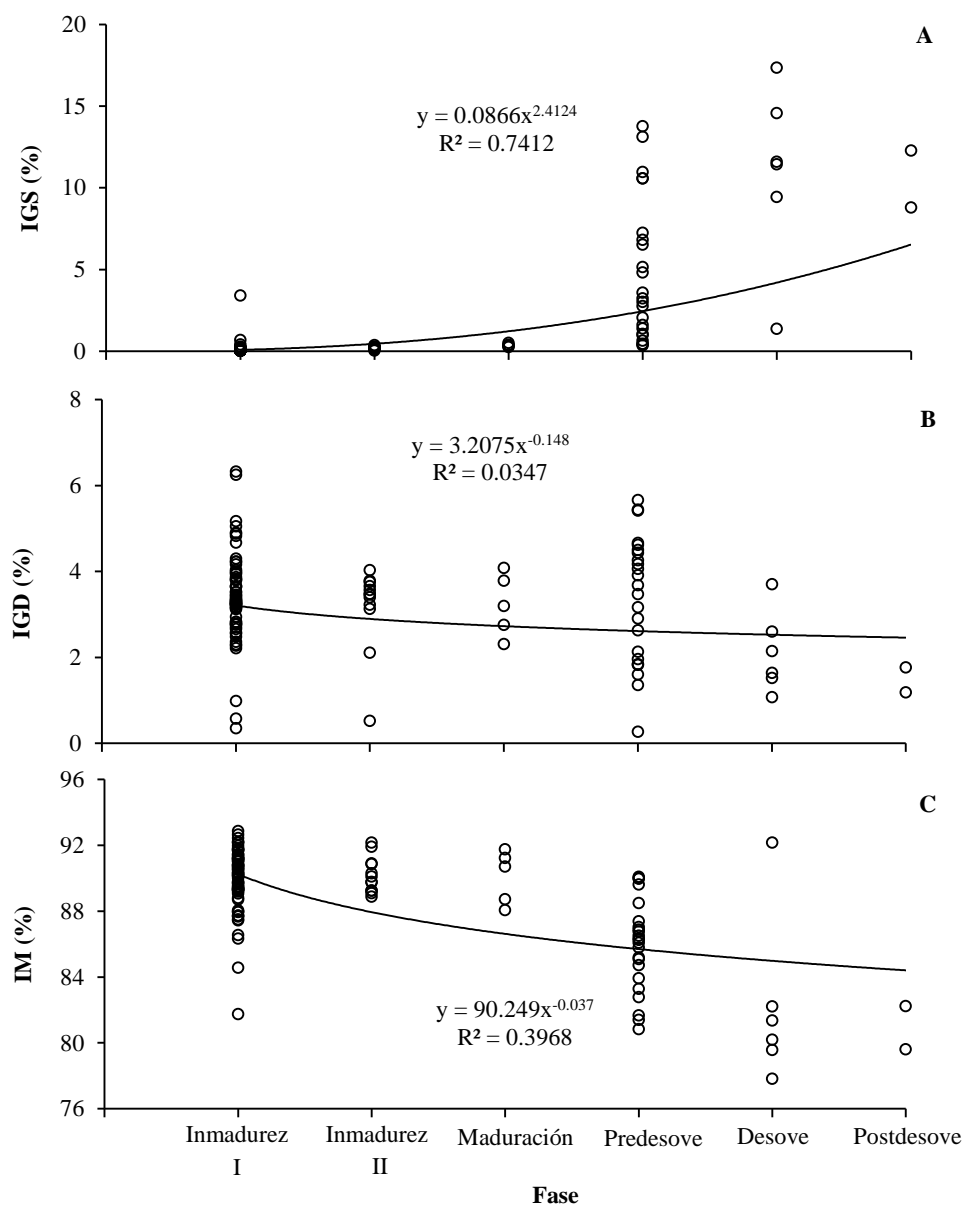
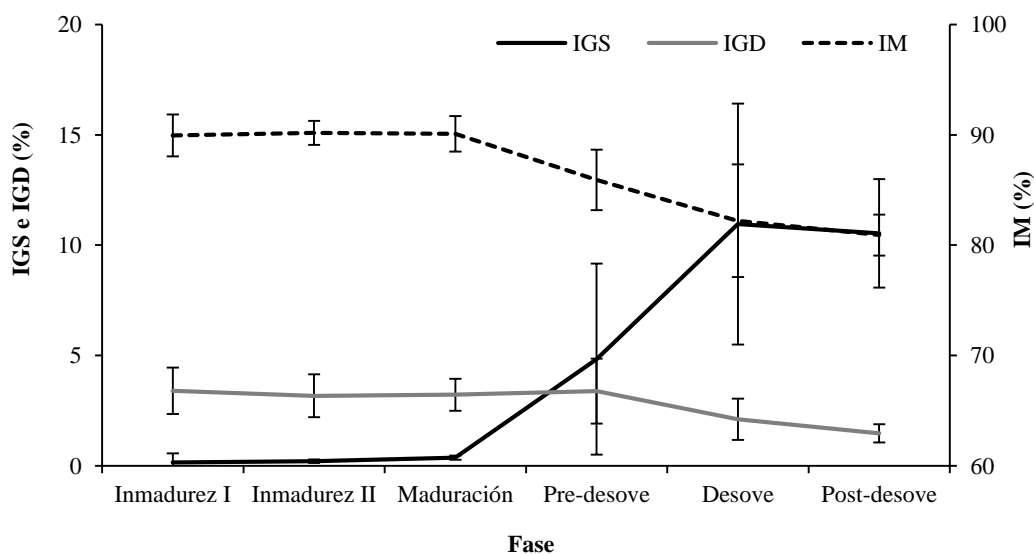


Figura 8. Comparación de pendientes para la relación índices morfofisiológicos-fases de desarrollo: A) índice gonadosomático, B) índice de la glándula digestiva y C) índice muscular para hembras de *O. hubbsorum*.

De acuerdo a los análisis de varianza, todos los índices mostraron diferencias significativas con respecto las fases de desarrollo. Para el caso del IGS ( $H_{5, 117}=78.81$ ,  $p<0.05$ ) se dio un incremento significativo en el predesove ( $p<0.05$ ) y en el desove ( $p<0.05$ ) (Fig. 7). En el IGD también se encontraron variaciones significativas ( $H_{5, 112}=11.07$ ,  $p<0.05$ ), sin embargo la prueba Tukey no permitió conocer el origen de éstas, por tratarse de una prueba más estricta, por lo que la disminución observada durante el predesove y postdesove es mínima y poco significativa (Fig. 7). Por su parte, el IM también mostró variaciones significativas con el progreso de las fases ( $H_{5, 117}=11.07$ ,  $p<0.05$ ). En este caso hubo una disminución significativa en el predesove ( $p<0.05$ ) y en el desove ( $p<0.05$ ) (Fig. 7).

Cabe destacar que durante el predesove se observó el mayor cambio en todos los índices morfofisiológicos, siendo el punto en el que el IGS incrementa, mientras el IGD y el IM comienzan a disminuir. El análisis de Spearman indica una correlación negativa pero no significativa entre el IGS y el IGD ( $r= -0.08$ ,  $p=0.36$ ), una correlación negativa significativa entre el IGS y el IM ( $r= -0.62$ ,  $p<0.05$ ), y una correlación negativa significativa entre el IGD y el IM ( $r= -0.20$ ,  $p=0.02$ ) (Fig. 7).



**Figura 9.** Variación en los valores promedio de índices morfofisiológicos: IGS= índice gonadosomático, IGD= índice de la glándula digestiva e IM= índice muscular, con respecto a la fase de desarrollo gonadal de hembras de *O. hubbsorum*.

---

## 7.4 Variación en la composición bioquímica

### 7.4.1 Proteínas totales

Las proteínas fueron el componente principal de todos los tejidos analizados, representando entre el 36.9 y el 47.1% del peso de la muestra. Fueron particularmente abundantes en el ovario (47.1%) y las glándulas oviductales (44.2%). La concentración de proteínas en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 10.

En el ovario se obtuvo un promedio de 471.0 mg/g de proteínas (DE=60.7), con un valor máximo de 600.4 mg/g en el desove y un mínimo de 328.1 mg/g en el postdesove. Los valores proteicos fueron similares al inicio del desarrollo, sin embargo se encontraron diferencias significativas entre fases ( $F_{5, 29}=2.7$ ,  $p<0.05$ ), siendo en predesove significativamente superiores a los del postdesove ( $p<0.05$ ).

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 442.3 mg/g de proteínas (DE=80.5), con un valor máximo de 596.9 mg/g en el predesove y un mínimo de 288.3 mg/g en la maduración. Al igual que en el ovario, se observaron valores similares al inicio del desarrollo, con diferencias significativas ( $F_{5, 30}=3.9$ ,  $p<0.05$ ) relacionadas al incremento durante el predesove, en el cual la concentración de proteínas fue significativamente superior a la de la maduración ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 426.6 mg/g de proteínas (DE=62.2), con un valor máximo de 599.3 mg/g en el desove y un mínimo de 329.8 mg/g en el predesove. Los valores proteicos fueron similares durante todo el desarrollo, no obstante se obtuvieron diferencias significativas ( $F_{5, 30}=7.9$ ,  $p<0.05$ ), al ser el desove significativamente superior al del resto de las fases ( $p<0.05$ ), con excepción del postdesove.

En el músculo se obtuvo un promedio de 368.9 mg/g de proteínas (DE=68.3), con un valor máximo de 526.7 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 248.6 mg/g en el desove. Se observó una tendencia a la disminución de las concentraciones de proteínas, con un ligero incremento hacia el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 25}=6.6$ ,  $p<0.05$ ), siendo en la inmadurez significativamente superior en comparación con el predesove y el desove ( $p<0.05$ ).

La concentración de proteínas en el ovario se correlacionó significativamente con el IGD ( $r= -0.37$ ,  $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales, la concentración de proteínas se correlacionó significativamente con el IGS ( $r= 0.51$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r= -0.60$ ,  $p<0.05$ ). En las

concentraciones de la glándula digestiva, se encontró una correlación con el IGS ( $r= 0.59$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r= -0.47$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r= -0.38$ ,  $p<0.05$ ).

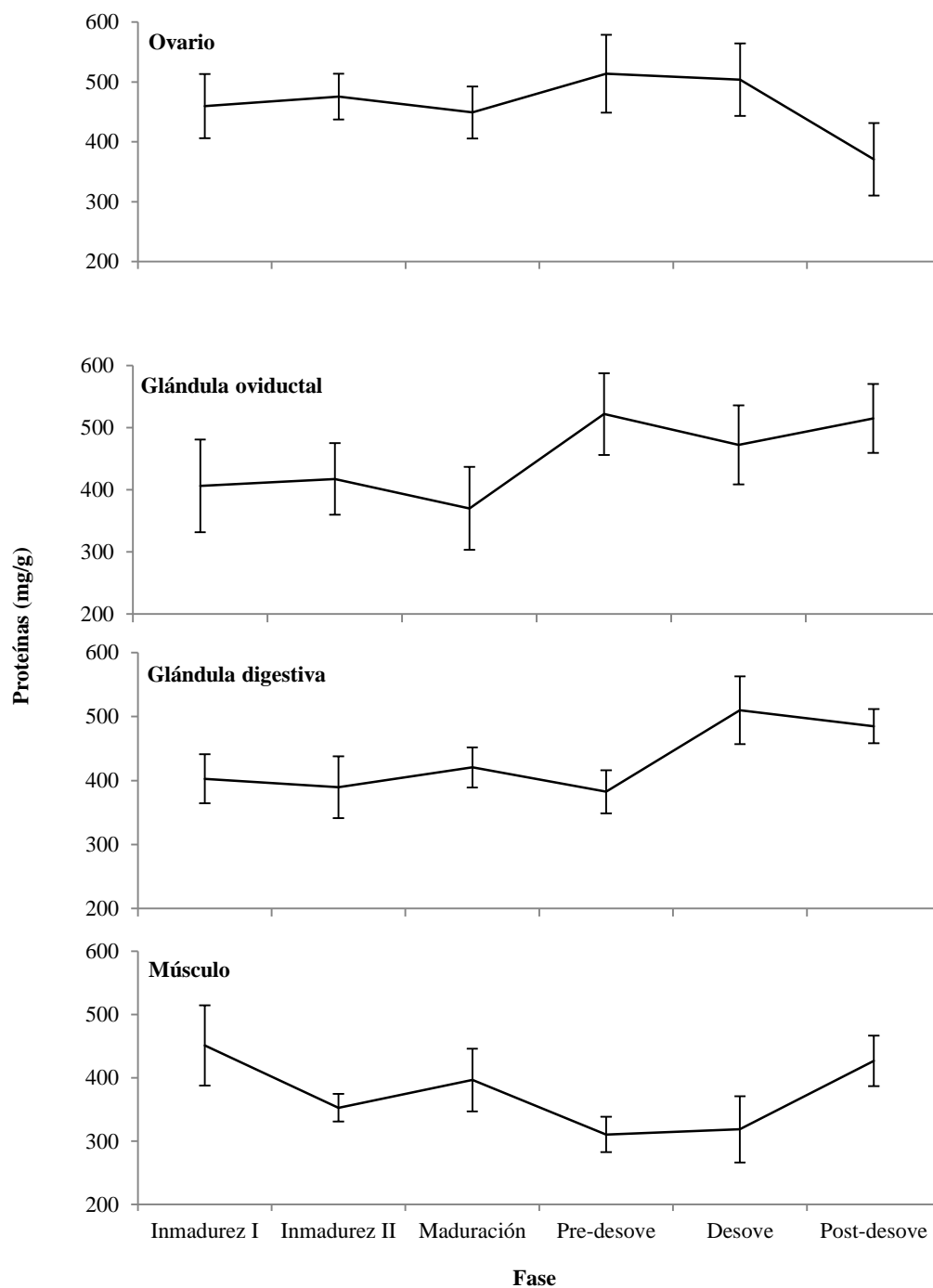


Figura 10. Variación en el contenido proteínico en gónada, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.



#### 7.4.2 Carbohidratos totales

Los carbohidratos representaron entre el 1.4 y 3.1% del peso de la muestra en todos los tejidos. Fueron más abundantes en la glándula digestiva (3.1%) y las glándulas oviductales (2.7%). La concentración de carbohidratos en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 11.

En el ovario se obtuvo un promedio de 19.8 mg/g de carbohidratos (DE=10.1), con un valor máximo de 38.2 mg/g en el desove y un mínimo de 7.0 mg/g en la inmadurez. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 28}=80.2$ ,  $p<0.05$ ), destacando el predesove, desove y postdesove como significativamente superiores a las fases iniciales ( $p<0.05$ ).

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 26.8 mg/g de carbohidratos (DE=19.9), con un valor máximo de 72.6 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 4.0 mg/g en el predesove. Los valores mostraron una tendencia general a disminuir, particularmente desde la inmadurez hasta el predesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 27}=38.7$ ,  $p<0.05$ ), siendo en la inmadurez significativamente superior a la encontrada en todas las fases ( $p<0.05$ ) y en la maduración, fue superior a las de predesove, desove y postdesove ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 30.8 mg/g de carbohidratos (DE=7.7), con un valor máximo de 48.1 mg/g en el postdesove y un mínimo de 18.6 mg/g en la inmadurez. Los valores mostraron una tendencia a incrementar durante todo el desarrollo gonádico, con diferencias significativas entre las fases ( $F_{5, 29}=5.5$ ,  $p<0.05$ ); siendo en el desove y el postdesove significativamente superiores a la encontrada en la inmadurez ( $p<0.05$ ), y la del postdesove, superior a la de la inmadurez y maduración ( $p<0.05$ ).

En el músculo se obtuvo un promedio de 14.3 mg/g de carbohidratos (DE=4.3), con un valor máximo de 22.2 mg/g en el predesove y un mínimo de 7.7 mg/g en la inmadurez (II). No se observó una tendencia clara en las concentraciones obtenidas, sin embargo las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 28}=28.4$ ,  $p<0.05$ ). En la maduración y el predesove fueron significativamente superiores en comparación con la inmadurez II y el desove ( $p<0.05$ ), y en el predesove fue significativamente mayor que en la maduración, el desove y el postdesove ( $p<0.05$ ).

La concentración de carbohidratos en el ovario se correlacionó significativamente con el IGS ( $r= 0.74$ ,  $p<0.05$ ), con el IGD ( $r= -0.53$ ,  $p<0.05$ ) y con el IM ( $r= -0.70$ ,  $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales, la concentración de carbohidratos se correlacionó significativamente con el IGS ( $r= -0.88$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r= 0.60$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r= 0.68$ ,  $p<0.05$ ). En la glándula digestiva, los valores se correlacionaron con el IGS ( $r= 0.43$ ,  $p<0.05$ ).

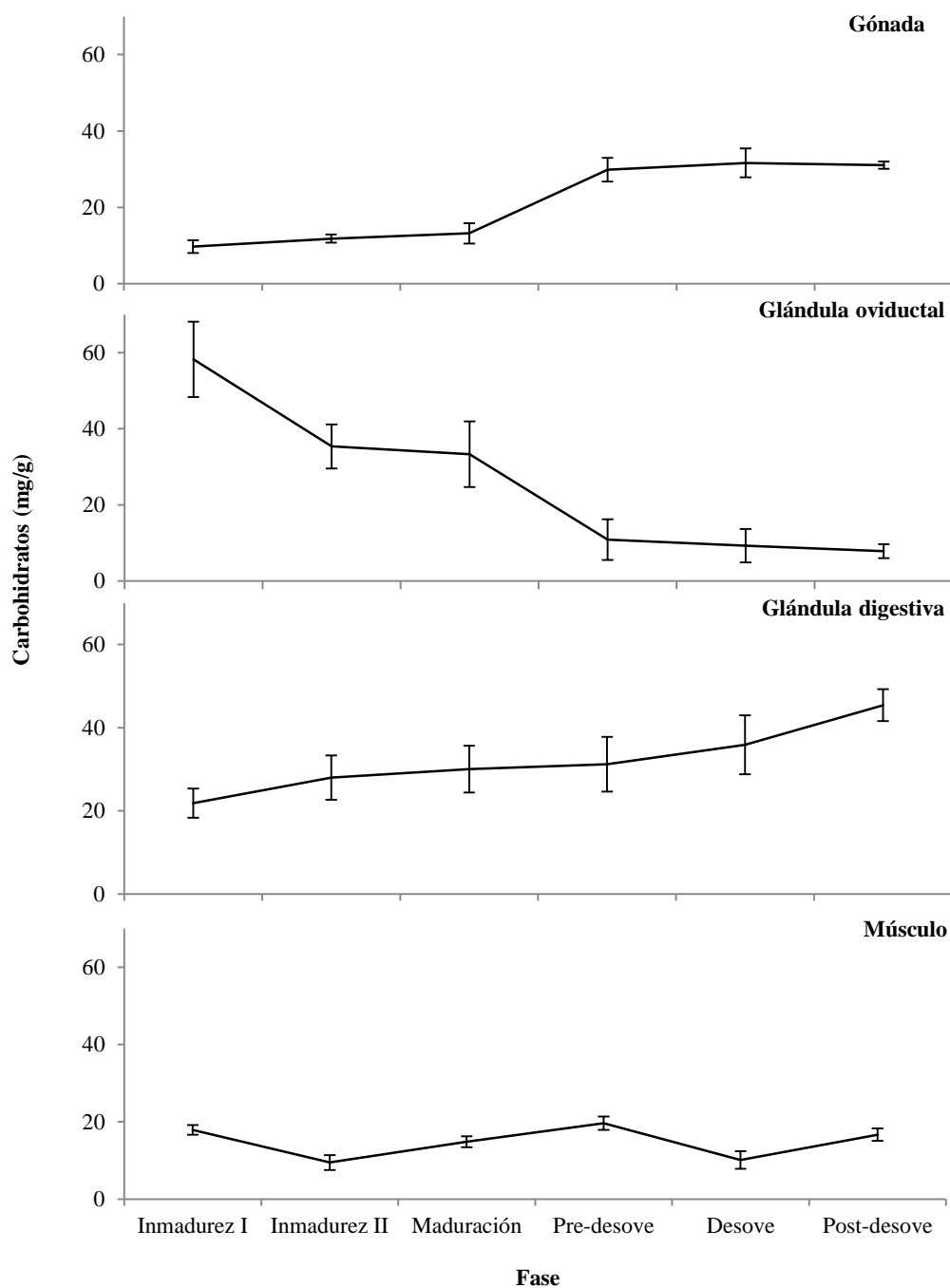


Figura 11. Variación en el contenido de carbohidratos en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.

### 7.4.3 Glucógeno

El glucógeno fue el componente menos abundante en todos los tejidos, representando entre el 0.3 y el 2.3% del peso de la muestra. Se observó más abundante en la glándula digestiva (2.3%) y en el ovario (1.4%). La concentración de glucógeno en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 12.

En el ovario se obtuvo un promedio de 14.3 mg/g de glucógeno (DE=9.7), con un valor máximo de 29.4 mg/g en el predesove y un mínimo de 4.5 mg/g en la inmadurez. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 28}=144.3$ ,  $p<0.05$ ), destacando el predesove, desove y postdesove con concentraciones significativamente superiores a las de las fases iniciales ( $p<0.05$ ).

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 9.4 mg/g de glucógeno (DE=5.6), con un valor máximo de 21.8 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 2.1 mg/g en el desove. Los valores mostraron una tendencia general a disminuir, particularmente desde la inmadurez hasta el predesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 28}=35.0$ ,  $p<0.05$ ), siendo la de la inmadurez (I) significativamente superior a la de todas las fases ( $p<0.05$ ) y la de maduración, superior a las del predesove, desove y postdesove ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 22.6 mg/g de glucógeno (DE=6.5), con un valor máximo de 36.6 mg/g en el postdesove y un mínimo de 12.6 mg/g en la inmadurez. Los valores mostraron una tendencia a incrementar durante todo el desarrollo gonádico. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre las fases ( $F_{5, 25}=7.5$ ,  $p<0.05$ ), siendo en el predesove, desove y postdesove significativamente superiores a las de la inmadurez (I) ( $p<0.05$ ), y las del desove y postdesove, superiores a la de la inmadurez (II) ( $p<0.05$ ).

En el músculo se obtuvo un promedio de 3.2 mg/g de carbohidratos (DE=1.1), con un valor máximo de 5.6 mg/g en el predesove y un mínimo de 1.3 mg/g en la inmadurez (I). Al igual que en el caso de los carbohidratos totales, no se observó una tendencia clara en las concentraciones de glucógeno, las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 26}=19.5$ ,  $p<0.05$ ), sin embargo destacan dos valores mínimos en la inmadurez y durante el desove, siendo las concentraciones de la maduración y el predesove significativamente superiores que las de la inmadurez y el postdesove ( $p<0.05$ ), y las del predesove significativamente mayor que las de la maduración ( $p<0.05$ ).

La concentración de glucógeno en el ovario se correlacionó significativamente con el IGS ( $r= 0.75$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r= -0.68$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r= -0.65$ ,  $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales, la concentración de glucógeno se correlacionó significativamente con el IGS ( $r=-0.83$ ,  $p<0.05$ ), con el IGD ( $r= 0.52$ ,  $p<0.05$ ) y con el IM ( $r= 0.64$ ,  $p<0.05$ ). Los valores correspondientes a la glándula digestiva se correlacionaron con el IGS ( $r=0.68$ ,  $p<0.05$ ).

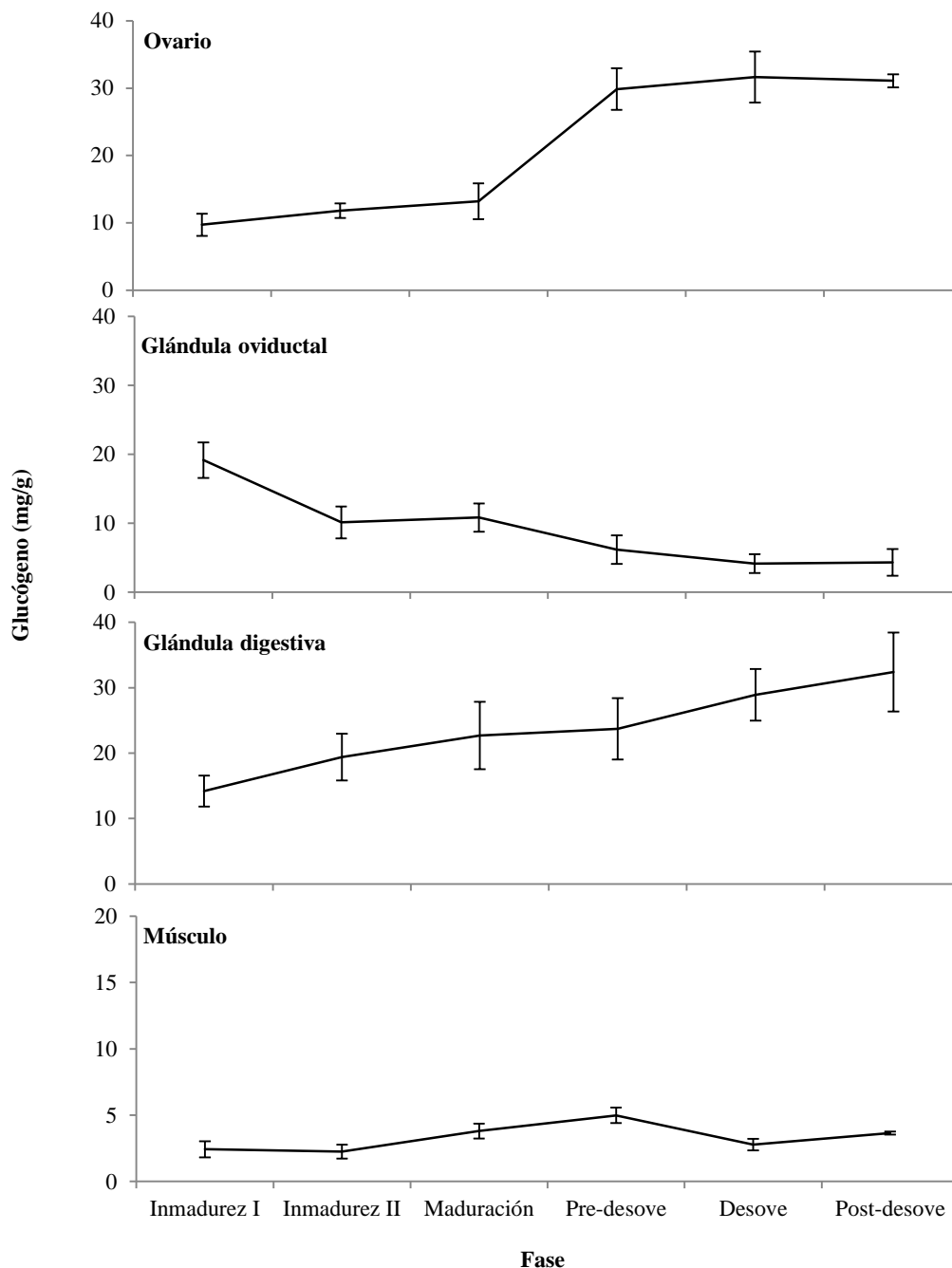


Figura 12. Variación en el contenido de glucógeno en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.

#### 7.4.4 Lípidos totales

Los lípidos fueron el segundo componente más abundante en todos los tejidos, representando entre el 3.8 y el 10.3% del peso de la muestra. Se observaron más abundantes en la glándula digestiva (10.3%) y ovario (6.0%). La concentración de lípidos en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 13.

En el ovario se obtuvo un promedio de 59.9 mg/g de lípidos (DE=16.8), con un valor máximo de 92.4 mg/g en el predesove y un mínimo de 33.5 mg/g en la inmadurez. Los valores fueron similares al inicio del desarrollo gonádico, con un notorio incremento a partir del predesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 26}=18.5$ ,  $p<0.05$ ), destacando las del predesove, desove y postdesove como significativamente superiores a las de las fases iniciales ( $p<0.05$ ), y la del predesove como el valor más elevado.

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 55.7 mg/g de lípidos (DE=6.6), con un valor máximo de 67.4 mg/g en el predesove y un mínimo de 42.5 mg/g en la maduración. Los valores se mostraron muy similares a lo largo de todo el desarrollo gonádico. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 25}=5.6$ ,  $p<0.05$ ), siendo la del predesove, desove y postdesove significativamente superiores a la de la maduración ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 102.6 mg/g de lípidos (DE=29.1), con un valor máximo de 166.2 mg/g en la maduración y un mínimo de 57.9 mg/g en el desove. Los valores mostraron una tendencia a incrementar hacia la maduración, para posteriormente disminuir notoriamente hasta el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre las fases ( $F_{5, 25}=22.2$ ,  $p<0.05$ ), siendo la de la maduración significativamente superior a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ), mientras que en el desove y postdesove se presentaron los valores significativamente más bajos ( $p<0.05$ ).

En el músculo se obtuvo un promedio de 39.0 mg/g de lípidos (DE=15.7), con un valor máximo de 65.7 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 18.5 mg/g en el desove. Los valores mostraron una tendencia a disminuir hacia el desove, con un ligero incremento en el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 25}=56.1$ ,  $p<0.05$ ), siendo la de la inmadurez significativamente superior a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ), y la de la maduración significativamente superior a las del predesove y desove ( $p<0.05$ ).

La concentración de lípidos en el ovario se correlacionó significativamente con el IGS ( $r= 0.69$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r= -0.58$ ,  $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales, la concentración de

lípidos se correlacionó con el IGS ( $r=0.42$ ,  $p<0.05$ ) y con el IM ( $r= -0.53$ ,  $p<0.05$ ). Las concentraciones en la glándula digestiva se correlacionaron significativamente con el IGS ( $r=-0.55$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r=0.51$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r=0.54$ ,  $p<0.05$ ). En el músculo, las concentraciones se correlacionaron con el IGS ( $r=-0.80$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r=0.64$ ,  $p<0.05$ ).

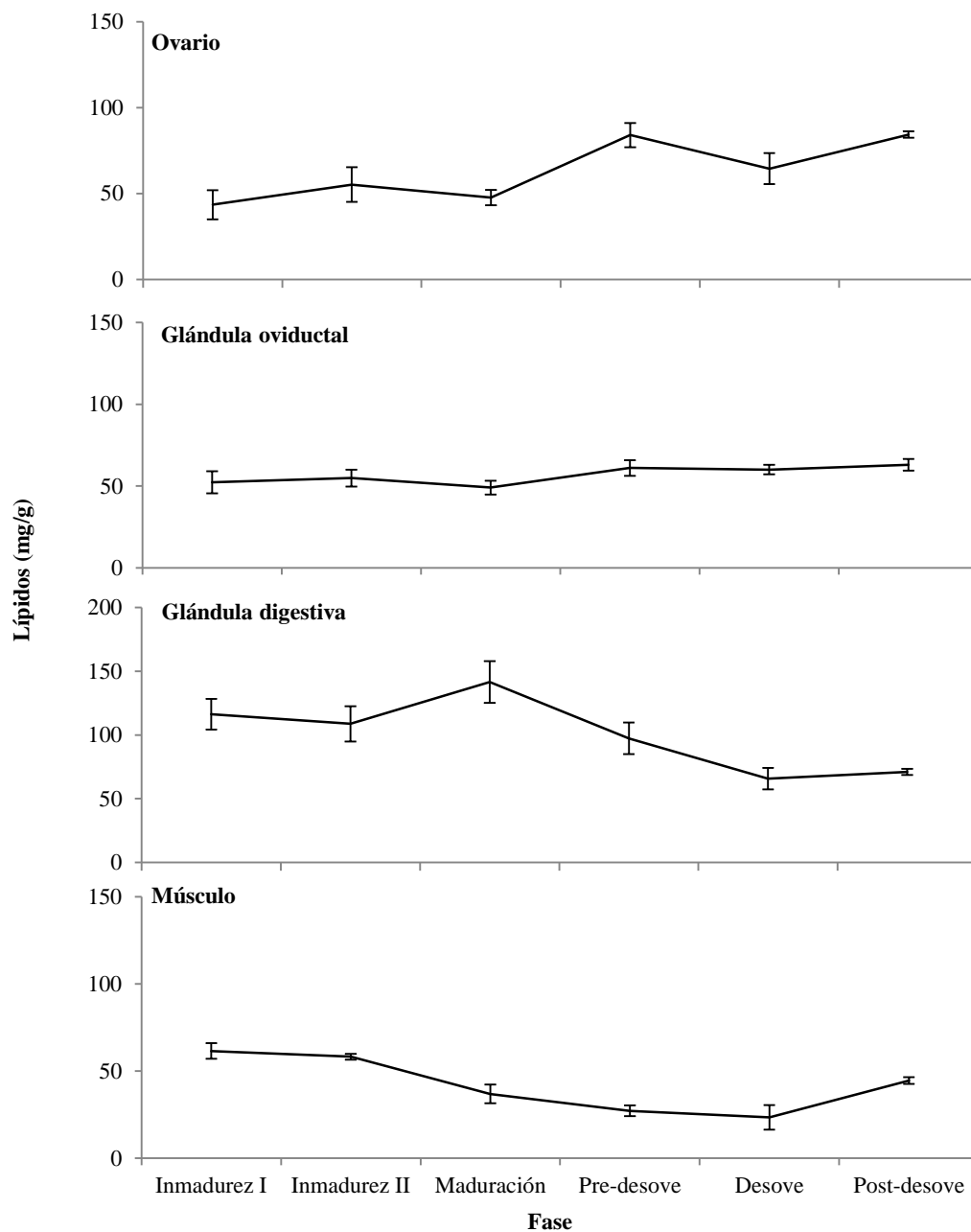


Figura 13. Variación en el contenido de lípidos en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.

#### 7.4.5 Triglicéridos

Los triglicéridos representaron entre el 0.6 y 3.4% del peso de la muestra en todos los tejidos. Fueron más abundantes en la glándula digestiva (3.4%) y el ovario (1.8%). La concentración de triglicéridos en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 14.

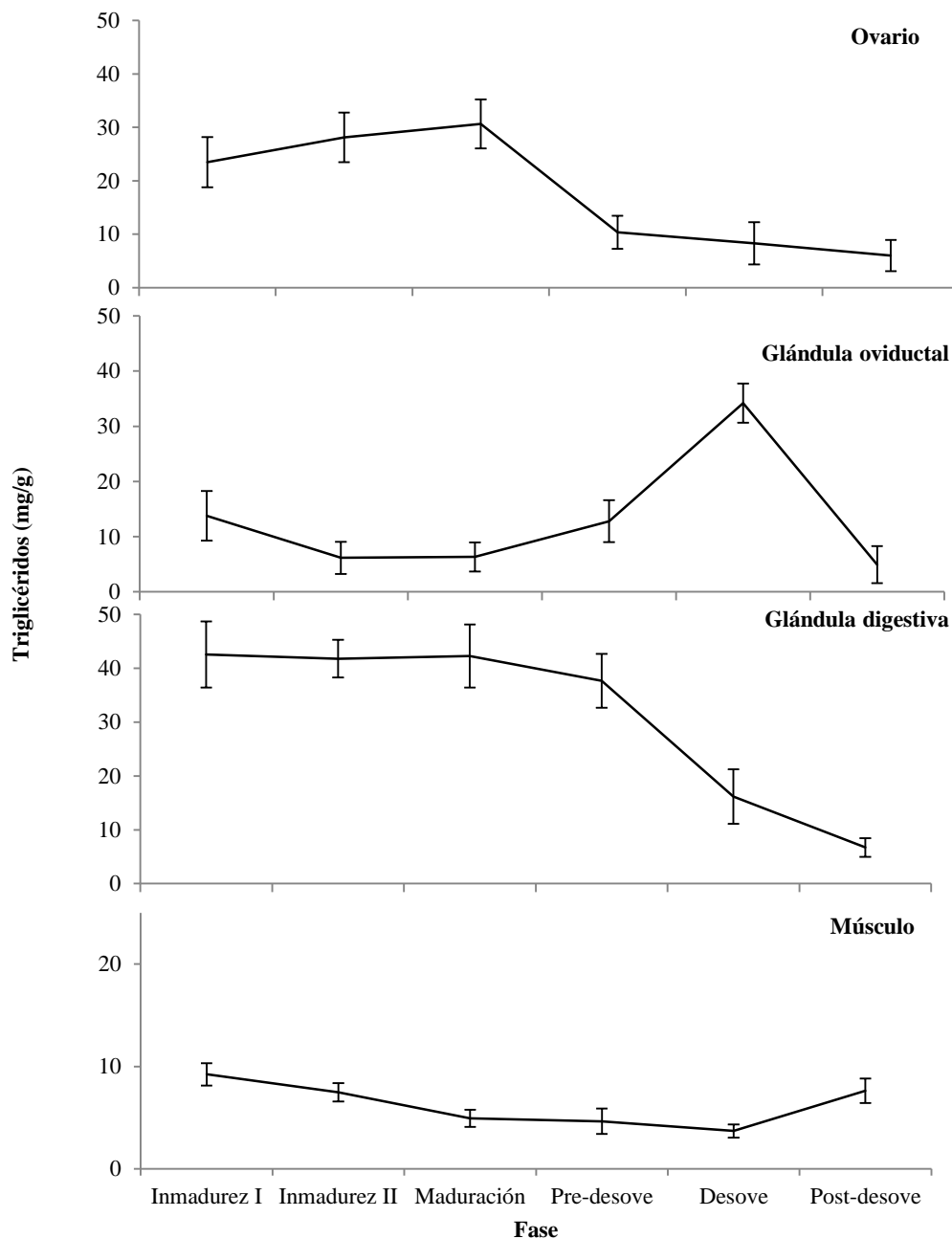
En el ovario se obtuvo un promedio de 18.2 mg/g de triglicéridos (DE=10.6), con un valor máximo de 37.8 mg/g en la maduración y un mínimo de 3.9 mg/g en el postdesove. Los valores mostraron una tendencia a incrementar hacia la maduración, para después disminuir notoriamente en el predesove y luego gradualmente hasta el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 26}=29.1$ ,  $p<0.05$ ), destacando las de la inmadurez y la maduración como significativamente superiores a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ),

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 13.4 mg/g de triglicéridos (DE=10.1), con un valor máximo de 38.7 mg/g en el desove y un mínimo de 2.5 mg/g en el postdesove. Los valores se mostraron similares al inicio del desarrollo, incrementando desde el predesove y con un pico máximo en el desove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 26}=36.6$ ,  $p<0.05$ ), siendo la del desove significativamente superior a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ) y la del postdesove significativamente inferior a la del desove ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 33.9 mg/g de triglicéridos (DE=13.4), con un valor máximo de 48.7 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 5.4 mg/g en el postdesove. Los valores se mostraron similares hasta la maduración, disminuyendo hacia el desove y el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre las fases ( $F_{5, 27}=32.2$ ,  $p<0.05$ ), siendo las del desove y postdesove significativamente inferiores a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ).

En el músculo se obtuvo un promedio de 5.7 mg/g de triglicéridos (DE=2.19), con un valor máximo de 10.9 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 2.9 mg/g en el desove. Los valores mostraron una tendencia a disminuir hacia el desove, con un incremento en el postdesove. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $H_{5, 28}=20.9$ ,  $p<0.05$ ), siendo las de la inmadurez I y II significativamente superiores a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ), con excepción del postdesove.

La concentración de triglicéridos en el ovario se correlacionó significativamente con el IGS ( $r=-0.75$ ,  $p<0.05$ ), con el IGD ( $r=0.63$ ,  $p<0.05$ ) y con el IM ( $r= 0.75$ ,  $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales, se correlacionó significativamente con el IM ( $r= -0.48$ ,  $p<0.05$ ). Las concentraciones en la glándula digestiva se correlacionaron con el IGS ( $r=-0.50$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r=0.46$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r=0.47$ ,  $p<0.05$ ). En el músculo, se correlacionaron con el IGS ( $r=-0.64$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r=0.42$ ,  $p<0.05$ ).



**Figura 14.** Variación en el contenido de triglicéridos en el ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.



#### 7.4.6 Carotenoides

Los carotenoides representaron entre el 0.6 y el 5.6% del peso de la muestra en todos los tejidos. Fueron particularmente abundantes en la glándula digestiva (5.6%). La concentración de carotenoides en cada tejido a lo largo del desarrollo gonadal, se presenta en la figura 15.

En el ovario se obtuvo un promedio de 13.3 mg/g de carotenoides (DE=5.8), con un valor máximo de 33.6 mg/g en el postdesove y un mínimo de 7.0 mg/g en el predesove. Los valores se mostraron similares, aunque con diferencias significativas entre fases ( $F_{5, 28}=7.7$ ,  $p<0.05$ ), destacando el postdesove como significativamente superior al resto de las fases ( $p<0.05$ ).

En las glándulas oviductales se obtuvo un promedio de 5.9 mg/g de carotenoides (DE=4.0), con un valor máximo de 16.0 mg/g en la inmadurez y un mínimo de 1.5 mg/g en el desove. Los valores se mostraron una tendencia a disminuir durante todo el desarrollo gonadal particularmente entre la inmadurez I y II. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre fases ( $F_{5, 27}=34.1$ ,  $p<0.05$ ), siendo la de la inmadurez I significativamente superior a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ) y las de la inmadurez y maduración, superiores a las del predesove y desove ( $p<0.05$ ).

En la glándula digestiva se obtuvo un promedio de 56.4 mg/g de carotenoides (DE=16.2), con un valor máximo de 86.5 mg/g en el postdesove y un mínimo de 22.1 mg/g en la inmadurez. Los valores mostraron una tendencia a incrementar a lo largo de todo el desarrollo gonadal. Las concentraciones fueron significativamente diferentes entre las fases ( $F_{5, 2}=14.3$ ,  $p<0.05$ ), siendo la de la inmadurez I significativamente inferior a las del resto de las fases ( $p<0.05$ ) y la de la inmadurez II, inferior a las del desove y postdesove ( $p<0.05$ ).

La concentración de carotenoides en el ovario no se correlacionó significativamente con ningún índice. En las glándulas oviductales, se correlacionó significativamente con el IGS ( $r = -0.81$ ,  $p<0.05$ ), el IGD ( $r = 0.46$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r = 0.66$ ,  $p<0.05$ ). La concentración en la glándula digestiva se correlacionó con el IGS ( $r=0.70$ ,  $p<0.05$ ) y el IM ( $r=-0.42$ ,  $p<0.05$ ).

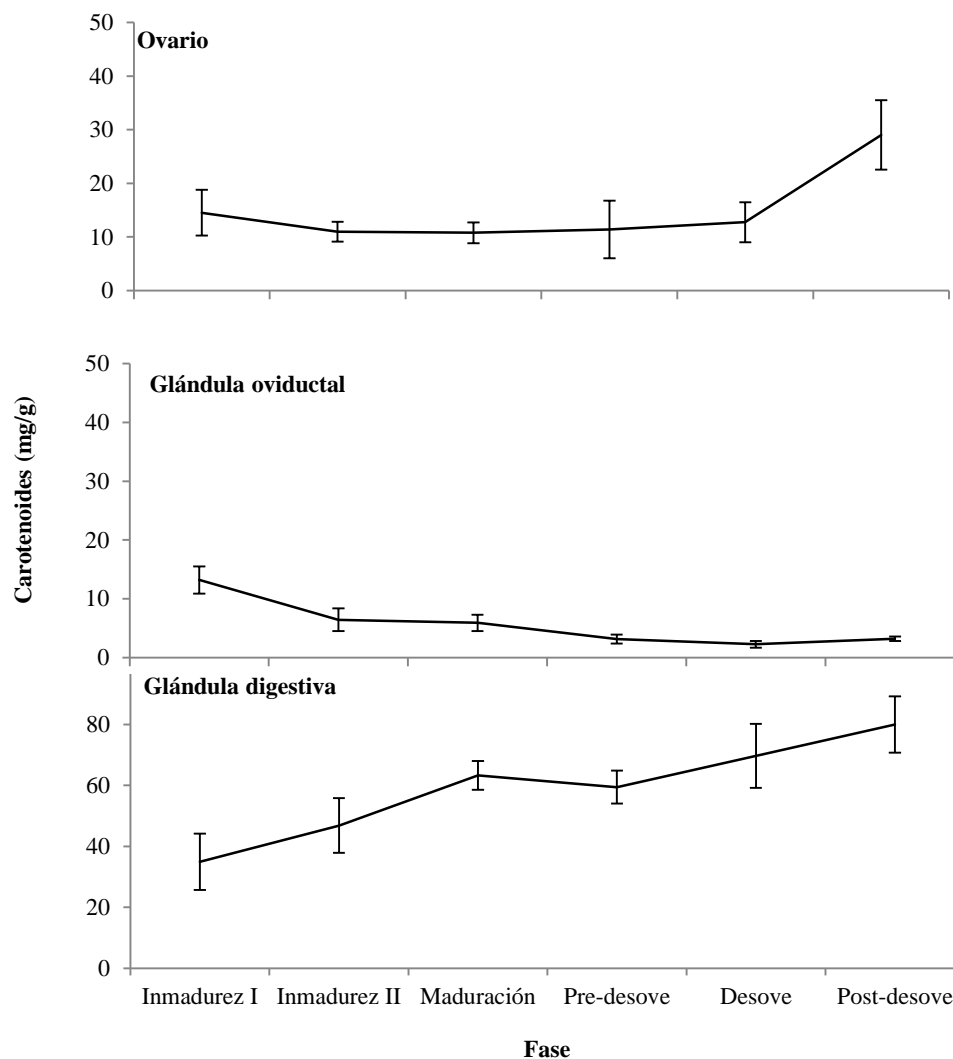


Figura 15. Variación en el contenido de carotenoides en el ovario, glándula oviductal y glándula digestiva, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.

### 7.5 Conversión energética

Todos los valores de energía obtenidos en los diferentes tejidos se presentan en la Tabla III. Las proteínas fueron el compuesto con el mayor aporte energético en todos los órganos analizados (entre 9.14 y 11.14 kJ/g), seguido por los lípidos (entre 1.54 y 4.06 kJ/g). Mientras que el glucógeno representó el compuesto con los valores energéticos más bajos (entre 0.06 y 0.41 kJ/g), seguido por los carbohidratos (entre 0.25 y 0.53 kJ/g).

**Tabla III. Valores energéticos promedio aportados por diferentes compuestos, obtenidos ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo de hembras de *O. hubbsorum*.**

Compuesto	Órgano	Valor energético promedio (kJ/g)	Desviación estándar
Proteínas	Ovario	11.14	1.44
	Glándula oviductal	10.59	1.81
	Glándula digestiva	10.09	1.47
	Músculo	9.14	1.4
Carbohidratos	Ovario	0.34	0.17
	Glándula oviductal	0.46	0.34
	Glándula digestiva	0.53	0.13
	Músculo	0.25	0.07
Glucógeno	Ovario	0.25	0.18
	Glándula oviductal	0.17	0.10
	Glándula digestiva	0.41	0.12
	Músculo	0.06	0.02
Lípidos	Ovario	2.37	0.67
	Glándula oviductal	2.21	0.26
	Glándula digestiva	4.06	1.15
	Músculo	1.54	0.62
Triglicéridos	Ovario	0.67	0.39
	Glándula oviductal	0.50	0.38
	Glándula digestiva	1.25	0.50
	Músculo	0.21	0.08

El contenido energético por fase de desarrollo en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo se presentan en la figura 16. En el ovario se encontraron diferencias significativas con respecto a la fase de madurez ( $F_{5, 23}=3.48$ ,  $p<0.05$ ), donde el contenido energético de la fase de predesove es significativamente superior al de la inmadurez I ( $p<0.05$ ). En las glándulas oviductales no se encontraron diferencias significativas a lo largo del desarrollo. En la glándula digestiva sí se observaron cambios significativos ( $F_{5, 20}=4.99$ ,  $p<0.05$ ), con un incremento significativo en el contenido energético de la maduración y un decremento en el predesove ( $p<0.05$ ). Finalmente, para el músculo también se observaron diferencias con respecto a las fases ( $F_{5, 18}=6.96$ ,  $p<0.05$ ), donde las fases de predesove y desove presentaron valores energéticos significativamente inferiores al de la inmadurez I ( $p<0.05$ ).

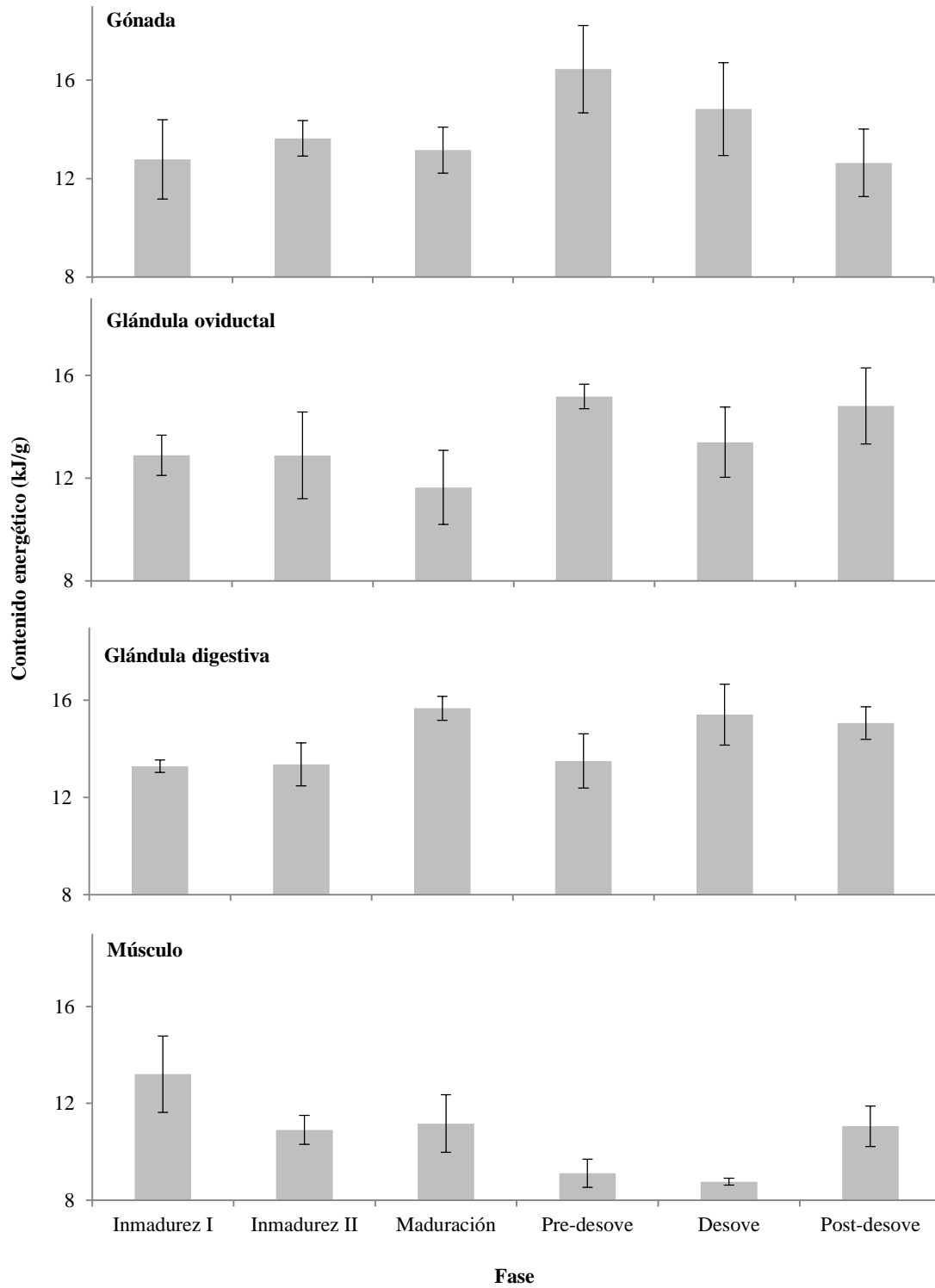


Figura 16. Contenido energético (kJ/g) en ovario, glándula oviductal, glándula digestiva y músculo, en relación a las fases de desarrollo gonádico en hembras de *O. hubbsorum*.

---

## VIII. DISCUSIÓN

La reproducción representa el mayor gasto energético durante el ciclo de vida de los pulpos semélparos y como en el caso de otros moluscos marinos, constituye un proceso fuertemente relacionado con el almacenamiento y uso/transferencia de nutrientes (Giese, 1969; Rodhouse, 1998). La gametogénesis demanda una gran cantidad de energía, por lo que los recursos son dedicados gradualmente a la maduración de las gónadas y estructuras asociadas, eventualmente a expensas de otros tejidos (Wells y Clarke, 1996; Rodhouse, 1998). Esta energía puede provenir de reservas endógenas (O'Dor y Wells, 1978; Tait, 1986) o directamente de la dieta (Rosa *et al.*, 2002, 2004a).

En el presente estudio, los índices morfofisiológicos aportaron un primer indicativo de que en las hembras de *O. hubbsorum*, la maduración gonádica ocurre a expensas de reservas endógenas, provenientes particularmente de la masa muscular, ya que el incremento en el IGS coincide con un simultáneo descenso en el IM durante el predesove. Este aporte somático corresponde al patrón reproductivo conservativo, también descrito para el calamar *Todarodes pacificus* (Hamabe, 1963), así como para pulpos *O. mimus* (Cortez *et al.*, 1995) y *O. maya* (Cruz-López, 2010).

Si bien, para estas mismas especies también se menciona la utilización de reservas de la glándula digestiva para la ovogénesis, en el presente estudio no se encontró evidencia de ello, ya que el decremento del IGD durante y después del desove sugiere más bien la depleción de los recursos de este órgano para el mantenimiento del propio organismo durante el ayuno reproductivo (Cortez *et al.*, 1995, Anderson *et al.*, 2002, Zamora y Olivares 2004; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011). Esta idea es soportada debido a que los descriptivos biométricos mostraron que antes del desove se da un máximo incremento en el peso de esta glándula digestiva a manera de acumulación de reservas, para posteriormente consumirlas casi por completo durante el desove y postdesove, fases en las que este órgano presenta la mayor pérdida de peso.

Las proteínas son el macronutriente más abundante en cefalópodos (Zlatanos *et al.*, 2006). Éstas constituyen la base de sus procesos metabólicos y son requeridas en grandes cantidades para su correcto mantenimiento estructural y energético (O'Dor *et al.*, 1984; Lee, 1994). Debido a esto, la mayor parte de las especies poseen altas tasas de síntesis y retención

---

proteínica (Moltschaniwskyj y Carter, 2010). *O. hubbsorum* no fue la excepción, ya que éstas constituyeron el componente principal en todos los tejidos analizados (alrededor del 42% del peso seco de la muestra), principalmente en el ovario y glándulas oviductales. Esto último se atribuye al papel fundamental que desempeñan las proteínas en la maduración gonádica de los octópodos, particularmente durante la vitelogénesis. Durante esta fase, las glándulas ópticas incrementan la secreción de gonadotropinas, se inhibe la síntesis de proteínas musculares y se desencadena la liberación de aminoácidos en el torrente sanguíneo, con la finalidad de proporcionar proteínas para el vitelo, mismo que está compuesto principalmente por glicoproteínas. Este proceso se denomina removilización de proteínas somáticas (Bolognari *et al.*, 1976; O'Dor y Wells, 1978). Los resultados del presente trabajo confirmaron que en *O. hubbsorum* este transporte ocurre precisamente durante la fase final de la vitelogénesis (predesove), observándose una disminución significativa en la cantidad de proteínas musculares y un incremento en el ovario y glándulas oviductales, aunque solo significativo para el caso de las glándulas oviductales.

En el caso del ovario, el poco incremento puede atribuirse a que el vitelo de *O. hubbsorum* podría ser bajo en compuestos nitrogenados, como una característica especie-específica, ya que se ha reportado que la cantidad de proteínas presentes en el vitelo varía notablemente entre especies de cefalópodos (Ito y Fujii, 1962; Bolognari *et al.*, 1976; Sykes *et al.*, 2012). Sin embargo, se trata de un tema aún carente de información precisa y hasta el momento se desconoce la composición del vitelo de *O. hubbsorum*, por lo que se requieren futuros estudios para aclarar estos cuestionamientos.

En el caso de las glándulas oviductales, cabe destacar que su composición bioquímica es un aspecto poco considerado en los estudios sobre reservas energéticas en cefalópodos y generalmente ignorado en octópodos. Éstas representan una inversión energética importante para la reproducción y en el caso de los pulpos, se sabe que son las responsables de secretar el recubrimiento final y de fijación para los huevos al momento del desove (Boyle y Rodhouse, 2005). Esta secreción está compuesta por mucoproteínas y mucopolisacáridos (Froesch y Marthy, 1975). Este estudio mostró un aumento de proteínas en este órgano durante el predesove, relacionado con una disminución en el músculo, el cual indica una re-movilización de proteínas somáticas hacia este órgano, que además de proveer recursos para el proceso de vitelogénesis en el ovario, podría representar la fuente de compuestos nitrogenados para la

---

formación de mucoproteínas en las glándulas oviductales, ya que ocurre en el momento en el que estas glándulas se preparan para la expulsión de los huevos y su respectivo recubrimiento (predesove). Esto corresponde con lo observado en *O. vulgaris*, donde se reportó un incremento significativo en la secreción de proteínas en las glándulas oviductales durante la vitelogénesis (Di Cristo y Di Cosmo, 2007).

Después de la formación de vitelo, los pulpos generalmente presentan una segunda disminución en las proteínas musculares, atribuida en este caso al mantenimiento del organismo durante el ayuno reproductivo que ocurre durante la puesta y cuidado de los huevos (Tait, 1986; Rosa *et al.*, 2002, 2004a). Durante este periodo, se presenta un incremento en las proteasas musculares, las cuales gradualmente hidrolizan las proteínas contenidas en el manto y brazos, después de lo cual la condición de los pulpos se deteriora a tal grado que finalmente mueren (Tait, 1986; Boyle y Rodhouse, 2005). Sin embargo, los resultados encontrados en el presente estudio no indican una disminución significativa de este sustrato en el músculo durante el postdesove, lo cual sugiere que el mantenimiento durante el ayuno reproductivo en esta especie no es sustentado por proteínas almacenadas en este órgano, sino por glucógeno y triglicéridos, como se discute más adelante. No obstante, en *O. mimus* no sólo se ha mencionado esta falta de utilización de proteínas para el ayuno, sino incluso se ha descrito un incremento porcentual de este sustrato en el músculo durante el postdesove (Zamora y Olivares, 2004). Asimismo, en otros invertebrados como *Balanus balanoides* (Barnes *et al.*, 1963), *Artemia salina* (Katavic *et al.*, 1985) y *Brachionus plicatilis* (Frolov y Pankov, 1992), el ayuno también ha desencadenado un incremento proteínico muscular. En este sentido, cabe señalar que los estudios sobre bioquímica reproductiva de pulpos en los que se incluyen organismos desovados son escasos debido a su rápida mortalidad, por lo que este patrón no ha sido completamente esclarecido para la mayoría de las especies (Pollero e Iribarne, 1988; Rosa *et al.*, 2004a, 2004b; Otero *et al.*, 2007; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011). Y, debido a que en el presente estudio sólo se consideran dos organismos en postdesove, resulta de suma importancia la realización de más análisis para la confirmación de esta tendencia.

Finalmente, también se observó un incremento en la cantidad de proteínas de la glándula digestiva durante el desove, lo cual representa un aspecto poco discutido en trabajos previos, debido a que la composición de esta glándula es principalmente lipídica (Semmens, 1998). Rodhouse y Hatfield (1990) y Clarke *et al.* (1994) señalaron que una acumulación de nutrientes

---

después de la maduración podría indicar un almacenamiento a manera de reserva para el periodo de inanición. Sin embargo, al no haber un decremento en el postdesove, no hay evidencia de una depleción de estos recursos. Es por ello que este incremento podría atribuirse más bien a algún proceso relacionado con la falta de alimentación durante el desove. Zamora y Olivares (2004) mencionaron que el ayuno reproductivo en *O. mimus* ocasiona una hipofuncionalidad de las células digestivas, que a su vez produce una progresiva síntesis y depósito de fibras colágenas entre los tabiques acinares y alrededor de los vasos sanguíneos. Esta fibrosis finalmente genera la pérdida irreversible de funcionalidad de la glándula digestiva y se desarrolla a tal grado que después del desove el porcentaje proteínico incrementa notablemente. Este fenómeno podría entonces ser el responsable del aumento de prótidos en la glándula digestiva de *O. hubbsorum*.

Los carbohidratos son uno de los componentes menos abundantes en cefalópodos, pudiendo representar menos del 1% del peso seco total del organismo (Kreuzer, 1984). Sin embargo, en diferentes tejidos su concentración es variable, particularmente entre especies (Rosa *et al.*, 2004a). Estas variaciones se hicieron evidentes en los resultados del presente trabajo, ya que los tejidos analizados en *O. hubbsorum* presentan porcentajes promedio de glucógeno notablemente inferiores a los reportados para otros pulpos de los géneros *Octopus* y *Eledone* (Anexo 9.2). Rosa *et al.* (2004a) mencionan que estas diferencias interespecíficas se deben a adaptaciones al ambiente de acuerdo a la estrategia de vida, en muchos casos relacionadas con las diferentes ecologías tróficas. De acuerdo a esto, podría sugerirse entonces que la dieta de *O. hubbsorum* es particularmente baja en carbohidratos aunque son necesarios más estudios en este sentido.

Por otra parte, se encontró que en la glándula digestiva hubo una mayor proporción de glucógeno (74% de los carbohidratos totales) en comparación a los otros órganos. Esto se debe a la particularidad de este macronutriente como polisacárido de reserva, ya que en cefalópodos comúnmente es almacenado en la glándula digestiva (debido a las funciones no solo digestivas, sino de almacenamiento energético de éste órgano); encontrándose en menor medida en músculo y otros tejidos (Boucaud-Camou y Boucher-Rodoni, 1983; Hatfield *et al.*, 1992), esto es contrario a lo que se ha reportado en otros grupos de moluscos como los bivalvos, en los que la mayor concentración de glucógeno se almacena en el manto y músculo aductor (Ansell, 1974; Gabbott, 1975; Barber y Blake, 1983).



---

Continuando con los sacáridos, este estudio también reveló que la glándula digestiva muestra un incremento constante en su almacenamiento a lo largo del desarrollo gonadal. En estudios anteriores, esto ha sido atribuido al incremento en el consumo de alimento durante las primeras fases de desarrollo para satisfacer los requerimientos energéticos implicados en la maduración y el desove de octópodos (Pollero e Iribarne, 1988; Rosa *et al.*, 2004a, 2004b). Sin embargo, en el presente trabajo se observó que aún durante estas fases, este sustrato continúa almacenándose. Esta acumulación de glúcidos durante el desarrollo gonadal, pero sobre todo durante el postdesove, ha sido reportada para *O. mimus* (Zamora y Olivares, 2004); mientras que la falta de variaciones significativas ha sido observado en hembras maduras de *O. defilippi* (Rosa *et al.*, 2004a) e incluso se han reportado incrementos significativos durante el desove en *Eledone cirrhosa* y *E. moschata* (Rosa *et al.*, 2004b). Esto hace evidente que, como en otras especies de octópodos, en *O. hubbsorum* los carbohidratos almacenados en la glándula digestiva no son utilizados para la maduración gonádica ni para el mantenimiento durante el ayuno reproductivo y podrían más bien ser suplidos por el alimento recientemente ingerido.

Aunque el metabolismo de carbohidratos en el ovario ha sido escasamente estudiado (Stoley y Stoley, 1983; Navarro *et al.*, 2014), se ha reportado que el contenido de glucógeno generalmente incrementa en hembras maduras (Rosa *et al.*, 2004a; 2004b), tal y como se observó a partir del predesove en el presente trabajo. Esto es atribuido a que, de acuerdo con estudios en otros invertebrados, los carbohidratos son importantes precursores de intermediarios metabólicos en la producción de energía y aminoácidos no esenciales, además de ser componentes necesarios para los pigmentos del ovario (Harrison, 1990; Rosa *et al.*, 2004a). Adicionalmente, en *O. vulgaris* se ha sugerido que el glucógeno en particular, desempeña un papel importante en los procesos de maduración y embriogénesis, por lo que sus concentraciones incrementan generalmente en la vitelogénesis (Rosa *et al.*, 2004a).

Finalmente, la baja proporción de glucógeno muscular observada en el presente estudio es atribuible a su constante utilización como fuente de energía inmediata para la locomoción, más que otros sustratos de reserva a largo plazo, como son las proteínas y sobre todo los lípidos (O'Dor *et al.*, 1984). Los carbohidratos en general cumplen un papel fundamental en el trabajo muscular de los cefalópodos, ya que mientras los lípidos y proteínas son utilizados para rutas metabólicas aerobias, los glúcidos proveen la energía para rutas anaerobias. Esto les confiere la particularidad de ser un combustible de fácil y rápido consumo, utilizado por octópodos durante

---

movimientos explosivos de escape o persecución, por lo que son constantemente consumidos (Wells y Clarke, 1996). El glucógeno muscular es principalmente utilizado para proveer de energía locomotora durante el ayuno reproductivo, particularmente durante el postdesove (Pollero e Iribarne, 1988). En este sentido, los presentes resultados indicaron precisamente un decremento significativo de este sustrato, el cual sugiere que en *O. hubbsorum* ésta depleción de sacáridos musculares es requerida para el mantenimiento de la movilidad incluso desde el desove.

La función primordial de los lípidos en el ciclo de vida de los octópodos es la de proveer de ácidos grasos esenciales y de componentes de la membrana, como son los fosfolípidos, el colesterol y las prostaglandinas (Lilly y Bottino, 1981; Bell y Sargent, 2003; Rosa *et al.*, 2004a). En la reproducción, los fosfolípidos también son requeridos durante la producción de gametos, ya que conforman una gran parte del vitelo (Fujii, 1960; Ito y Fujii, 1962; Pollero e Iribarne, 1988). El colesterol, por su parte, funge además como importante precursor de hormonas esteroideas como la progesterona y testosterona (Kanazawa, 2000, 2001). No obstante, los cefalópodos tienen una pobre capacidad mitocondrial de oxidación lipídica, digieren los lípidos con dificultad y en muchos casos los utilizan ineficientemente, por lo que se trata de un compuesto poco abundante en los tejidos de estos organismos (O'Dor *et al.*, 1984). El único reservorio importante de material lipídico es la glándula digestiva (García-Garrido *et al.*, 2010). En el presente estudio, si bien se encontró la mayor concentración de este compuesto en esta glándula, los valores fueron notablemente inferiores a los reportados en otras especies de octópodos (Anexo 9.2). Esto, al igual que en el caso del glucógeno antes mencionado, se atribuye a las diferencias en la ecología trófica de la especie, ya que al tratarse de un órgano de absorción y digestión intracelular, su composición está altamente relacionada con la dieta, la cual en este caso podría ser particularmente baja en lípidos (Boucher-Rodoni *et al.*, 1987, Philips *et al.*, 2001; Semmens, 2002; Rosa *et al.*, 2005a). En lo que respecta al contenido lipídico de la gónada, se han reportado valores de entre 14 y 19% para diversos cefalópodos (Fujii, 1960; Bouchauad y Galois, 1990), de 4% para *O. mimus* (Zamora y Olivares, 2004) y 11.5% para el presente trabajo. Estas diferencias son atribuibles a variaciones en los requerimientos y las rutas metabólicas de embriones de las diferentes especies (Zamora y Olivares, 2004).

---

En cuanto a las variaciones en el contenido lipídico total a lo largo de desarrollo gonadal, el cambio más importante se observó en la glándula digestiva. En este órgano se presentó una acumulación de lípidos durante la maduración, seguido por una disminución significativa durante el predesove y el desove. Esto último coincide con un incremento significativo en el ovario y las glándulas oviductales, lo que indica un aporte lipídico por parte de la glándula digestiva para la ovogénesis en *O. hubbsorum*. Este aspecto también se ha descrito en *O. vulgaris* (O'Dor y Wells, 1978) y *O. tehuelchus* (Pollero e Iribarne, 1988), pero contradice lo señalado para diversas especies de calamares como *Loligo gahi* y *L. forbesi* (Guerra y Castro, 1994; Collins *et al.*, 1995) y pulpos como *O. vulgaris*, *O. defilippi*, *E. cirrhosa* y *E. moschata* (Rosa *et al.*, 2004a, 2004b), para los cuales los lípidos implicados en la maduración son obtenidos directamente del alimento recientemente ingerido. En este mismo sentido, cabe señalar que la comparación entre pesos somáticos y reproductivos realizada por fases en el presente trabajo, resultó un método útil para evidenciar este transporte, ya que reveló la presencia de un aporte de recursos precisamente durante el predesove con el análisis solo de los pesos. Sin embargo, con ello no fue posible reconocer que el sustrato transportado correspondía a lípidos, sino hasta la realización de los análisis bioquímicos.

En lo que respecta a los triglicéridos, éstos también mostraron decrementos significativos en la glándula digestiva, pero en este caso durante el desove y postdesove; por lo que se trata de un descenso más bien atribuible al mantenimiento del organismo durante el ayuno reproductivo, pues a pesar de que los lípidos no son reconocidos como la principal fuente energética en cefalópodos, estudios han demostrado la capacidad de algunos pulpos para movilizar reservas de triglicéridos de la glándula digestiva para suplir hasta el 30% de la energía necesaria durante periodos de inanición (Moltschaniwskyj y Semmens, 2000; García Garrido *et al.*, 2010-, Morillo-Velarde *et al.*, 2012; Navarro *et al.*, 2014).

Los triglicéridos además mostraron un decremento en el ovario durante el predesove, lo cual podría atribuirse a su degradación en ácidos grasos en este mismo órgano, para su utilización en la formación del vitelo rico en fosfolípidos, como se mencionó anteriormente (Fujii, 1960; Ito y Fujii, 1962). Cabe destacar que los triglicéridos han sido descritos como una fracción muy pequeña de los lípidos totales en pulpos, cuyas fluctuaciones son mínimas y permanecen constantes la mayor parte del ciclo reproductivo (Pollero e Iribarne, 1988). No obstante, nuestros resultados indican que en *O. hubbsorum* los triglicéridos conforman del 15 al

---

33% de los lípidos totales y cumplen un importante rol durante la formación del vitelo y el ayuno reproductivo.

Los carotenoides son compuestos de gran importancia para la pigmentación y nutrición de los organismos marinos como crustáceos, moluscos y peces (Meyers, 2000). Sin embargo, en el caso de los cefalópodos, han sido escasamente estudiados en comparación con otros grupos de moluscos (Kantha, 1989). Se sabe que se trata de un pigmento poco abundante en estos invertebrados, encontrándose generalmente en la gónada, glándula digestiva, glándulas nidamentales, saco de tinta y ojos (Fox y Crane, 1942; Van den Branden *et al.*, 1980; Kantha, 1989; Maoka *et al.*, 1989). No obstante, en algunas especies están ausentes en todos los tejidos, con excepción sólo de la glándula digestiva y los ojos (Fox y Crane, 1942). Con respecto a esto, los resultados de este trabajo indicaron precisamente una mínima cantidad de carotenoides en glándulas oviductales y ovario, así como una mayor abundancia en la glándula digestiva. Esto sugiere en primera instancia que las glándulas oviductales, a diferencia de las glándulas nidamentales en otros cefalópodos, posiblemente no poseen una simbiosis bacteriana que genere altas concentraciones de este pigmento y lo transfiera a la cobertura de sus huevos a manera de protección (Van den Branden *et al.*, 1980). En segunda instancia, las fluctuaciones de este componente con respecto al desarrollo gonadal señalaron una tendencia hacia la acumulación de carotenoides en la glándula digestiva. Si bien se ha sugerido que la concentración de este pigmento en octópodos varía de acuerdo a la madurez sexual y estación del año, no se ha determinado el patrón de estas variaciones a lo largo del ciclo (Karnaukhov *et al.*, 1977; Kantha, 1989). Sin embargo, el principal factor que podría influir en este incremento es la ingesta de alimento, ya que el consumo constante de crustáceos genera la acumulación de estos pigmentos (Maoka *et al.*, 1989). A su vez, se ha observado que la falta de alimento lleva a la reducción de carotenoides en la glándula digestiva y tinta de algunos cefalópodos (Karnaukhov *et al.*, 1977; Kantha, 1989). No obstante, los resultados observados aquí no hicieron evidente ningún tipo de pérdida relacionada con el ayuno reproductivo de *O. hubbsorum*, únicamente una acumulación constante.

En lo que respecta al costo energético, se hizo evidente que la maduración sexual tiene un efecto significativo en el contenido energético del ovario de *O. hubbsorum*, tal como se ha descrito para *O. vulgaris* y *O. defilippi* (Rosa *et al.*, 2004a), *E. cirrhosa* y *E. moschata* (Rosa *et*

---

*al.*, 2004b) y *O. mimus* (Zamora y Olivares, 2004). Esto se atribuye al incremento en el trabajo de síntesis de componentes necesarios para suplir el contenido del vitelo para las paralarvas, por lo que a su vez se explica que en el presente trabajo el mayor requerimiento energético haya sido observado durante la fase de predesove, donde se da la última etapa de la actividad vitelogénica (Rosa *et al.*, 2004a, 2004b; Domínguez-Contreras *et al.*, 2011). El costo energético del crecimiento y desarrollo del ovario implicó un almacenamiento promedio de 3.53 kcal/g (aprox. 391 kcal/ovario), de los cuales el 74.9% corresponde a lípidos, 23% a proteínas y 2% a glucógeno. Esto difiere a lo reportado para *O. mimus*, especie para la que las proteínas son el sustrato que aporta la mayor cantidad de energía en el ovario, seguidas por el glucógeno y finalmente los lípidos (Zamora y Olivares, 2004). Estas variaciones demuestran que las necesidades metabólicas de las paralarvas pueden variar notablemente entre especies de octópodos.

A diferencia de estudios anteriores, el presente trabajo sugiere que las reservas bioquímicas en la glándula digestiva y el músculo de *O. hubbsorum* sustentan su maduración gonádica, ya que se observaron variaciones significativas en el contenido energético que concuerdan y confirman las transferencias de reservas antes mencionadas (Rosa *et al.*, 2004a, 2004b). En el caso de la glándula digestiva, la disminución significativa en su contenido energético durante el predesove se debe a la inversión del 93.9% de los kilojoules almacenados previamente, de los cuales el 66% son lípidos y el 34% proteínas, por lo que fue necesaria la utilización de casi todos los recursos reservados en este órgano para llevar a cabo la maduración gonádica. Estos porcentajes son similares a los calculados para *O. mimus*, aunque sin la evidencia de utilización de glucógeno (Zamora y Olivares, 2004). No obstante, contrastan con estudios en otros cefalópodos como *Sepia officinalis*, donde el aporte de la glándula digestiva es principalmente proteínico, seguido por lípidos y carbohidratos (Castro *et al.*, 1992).

Para el caso del músculo, la disminución en el contenido de energía es dramáticamente superior, ya que durante el predesove, este tejido invierte siete veces más energía de la adquirida una fase antes para la maduración gonádica y el recubrimiento de los huevos. De este total, el 64.6% es aportado por proteínas y el 14% por lípidos. Esta importancia proteica coincide con lo reportado para *O. mimus* (Zamora y Olivares, 2004); mientras que la poca importancia de los carbohidratos ha sido observada en *Sepia officinalis* (Storey y Storey, 1983).

---

## IX. CONCLUSIONES

- Los patrones de variación en la composición bioquímica y energética indican que las hembras de *O. hubbsorum* presentan un ciclo de almacenamiento y utilización de nutrientes relacionado con la actividad reproductiva, correspondiendo a una estrategia reproductiva de tipo conservativo.
- Las proteínas fueron el componente más abundante en todos los tejidos analizados (36.9-47.1%), seguido por los lípidos totales (3.8-10.3%) y carbohidratos totales (1.4-3.1%); como es común en octópodos.
- La glándula digestiva representa un sitio importante de almacenamiento de lípidos para la maduración gonádica, ya que durante el predesove son transportados al ovario y glándulas oviductales para la formación del vitelo y como fuente de ácidos grasos. La glándula digestiva también es un órgano de suma importancia para el mantenimiento energético durante el ayuno reproductivo, aportando triglicéridos durante el postdesove.
- Las proteínas musculares son utilizadas por el ovario durante el predesove para la formación de vitelo, pero principalmente por las glándulas oviductales para la síntesis de mucoproteínas necesarias para la formación del recubrimiento de los huevos. Sin embargo, no se encontró evidencia de la utilización de proteínas musculares para el mantenimiento energético durante el ayuno reproductivo como es común en otros octópodos, por lo que es posible que en esta especie la energía para este periodo provenga únicamente de los triglicéridos.
- No se encontró evidencia del almacenamiento y transporte de carbohidratos en relación a la maduración gonádica, por lo que este sustrato es probablemente obtenido directamente del alimento recientemente ingerido.
- La mínima concentración de carotenoides en glándulas oviductales y ovario sugiere que, a diferencia de las glándulas nidamentales en otros cefalópodos, probablemente no exista una simbiosis bacteriana que genere la acumulación de este sustrato. Adicionalmente, no se

encontró evidencia de almacenamiento o utilización de carotenoides, asociado a la maduración gonádica o el ayuno reproductivo.

- El efecto energético más significativo se observó en el ovario, debido a la actividad de síntesis de vitelo. Los lípidos representaron el sustrato con mayor aporte energético (74.9% en el ovario y 66% en la glándula digestiva), seguidos por las proteínas (64% en el músculo).

---

## X. LITERATURA CITADA

- Aguado F. y García-García B. 2002. Growth and food intake models in *Octopus vulgaris* Cuvier (1797): influence of body weight, temperature, sex and diet. *Aquaculture International*. 10 (5): 361-377.
- Aguilar C. S. y Godínez-Domínguez E. 1995. Presencia del pulpo *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopoda) en el Pacífico Central mexicano. *Revista de Biología Tropical*. 45: 678.
- Alejo-Plata M. C., Gómez-Márquez J. L., Ramos-Carrillo S. y Herrera-Galindo J. E. 2009. Reproducción, dieta y pesquería del pulpo *Octopus (Octopus) hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. *Revista Biología Tropical*. 57: 63-78.
- Alejo-Plata M. C. y Herrera S. 2014. First description of eggs and paralarvae of green Octopus *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) under laboratory conditions. *American Malacological Buletin..* 32(1): 132-139.
- Anderson R. C., Wood J. B. y Byrne R. A. 2002. Octopus senescence: The beginning of the end. *Journal of Applied Animal Welfare Science*. 5 (4): 275-283.
- Ansell A. 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Marine Biology*. 25: 85-99.
- Armendáriz-Villegas E. J., Ceballos-Vázquez B. P., Markaida U., Arbitia-Cárdenas A., Medina-López M. A. y Arellano-Martínez M. 2014. Diet of *Octopus bimaculatus* Verril, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía De Los Ángeles, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*. 33 (1): 305-314.
- Avila-Poveda O.E., Colin-Flores R. F. y Rosas C. 2009. Gonad development during early life of *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda). *Biological Bulletin*. 216: 94-102.
- Baltazar P., Rodríguez P., Rivera W. y Valdivieso V. 2000. Cultivo experimental de *Octopus mimus*, Gould 1852 en el Perú. *Revista Peruana de Biología*. 7 (2): 151-160.
- Barber B. J. y Blake N. J. 1983. Growth and reproduction of the bay scallop, *Argopecten irradians* (Lamarck) at its southern distributional limit. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 66: 247-256.
- Barnes H., Barnes M. y Finlayson D. M. 1963. The seasonal changes in body weight, biochemical composition and oxygen uptake of two common boreo-artic cirripedes, *Balanus balanoides* and *B. balanus*. *Journal of Marine Biological*. 43: 185-211.



- Barnes H. y Blackstock J. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulfovanillin method for total lipids. . *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 12: 103–118.
- Bayne B. L. 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs. En: Wiley M. (Ed.). *Estuarine processes: Uses, stresses and adaptation to the estuary*. Academic Press. New York, USA. 432-448.
- Bell J. G. y Sargent J. R. 2003. Arachidonic acid in aquaculture feeds: current status and future opportunities. *Aquaculture*. 218: 491-499.
- Berry S. S. 1953. Preliminary diagnoses of six west American species of octopus. *Leaflets in Malacology*. 1: 51-58.
- Biandolino F., Portacci G. y Prato E. 2010. Influence of natural diet in growth and biochemical composition of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. *Aquaculture International*. 18:1163-1175.
- Boletzky S. y Hanlon R. T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod mollusks. *Memoirs of the National Museum of Victoria*. 44: 147-187.
- Bolognari A., Carmignant M. P. A. y Zaccone G. 1976. A cytochemical analysis of the follicular cells and the yolk in the growing oocytes of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda, Mollusca). *Acta histochemica*. 55: 167-175.
- Boucaud-Camou E. y Boucher-Rodoni R. 1983. Feeding and Digestion in Cephalopods. En: Saleuddin A. S. M. y Wilbur K. M. (Eds.). *The Mollusca*. Vol 5. Physiology, Part 2. Academic Press. New York, USA. 149-187.
- Boucher-Rodoni R., Boucaud-Camou E. y Mangold K. 1987. Feeding and digestion. En: Boyle P. R. (Ed.) *Cephalopod Life Cycles*. Academic Press. Londres. 85-108.
- Boyle P. R. y Rodhouse P. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 452 pp.
- 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. CICIMAR-IPN. México. 87 pp.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth with special reference to the efficiency complex in domestic animals. *Canadian Journal of Comparative Medicine and Veterinary Science*. 9 (10): 289-290.

- 
- Cabello A. M., Villarroel-Lezama R. V., Figuera-García B. E., Ramos-Marcano M. C., Márquez-Figueroa Y. V. y Vallenilla-González O. M. 2004. Parámetros de frescura de moluscos. *Revista científica, FCV-LUZ*. XIV (5): 457-466.
- Cardoso F., Villegas P. y Estrella C. 2004. Observations about the Biology of *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) in the Peruvian coast. *Revista Peruana de Biología*. 11 (1): 45-50.
- Carrasco J.F., Rodríguez C. y Rodríguez M. 2005. Cultivo intensivo de paralarvas de pulpo (*Octopus cf. vulgaris*, Cuvier 1797), utilizado como base de alimentación zoeas vivas de crustáceos. *Acuaculture*. 254: 293-300.
- Castro B.G., Garrido J.L. y Sotelo C.G. 1992. Changes in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation. *Marine Biology*. 114:11-20.
- Clarke A., Rodhouse P.G. y Gore D.J. 1994. Biochemical composition in relation to the energetic of growth and sexual maturation in the ommastrephid squid *Illex argentinus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*. 344: 201-2012.
- Collins M., Burnell G. y Rodhouse P. 1995. Recruitment, maturation, and spawning of *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. *Journal of Marine Science*. 52: 127-137.
- Contreras F. 1985. Las Lagunas Costeras Mexicanas. Centro de Ecodesarrollo y Secretaría de Pesca. México. 253 pp.
- Cortez T., Castro B. G. y Guerra A. 1995. Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Marine Biology*. 123: 505-510.
- Cosgrove J. A. 1993. *In situ* observations of nesting female *Octopus dofleini* (Wülker, 1910). *Journal of Cephalopod Biology*. 2 (2): 33-45.
- Cruz-López H. 2010. Caracterización estacional de la condición fisiológica de la población silvestre del pulpo rojo *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) en la localidad del Sisal, Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero. 66 pp.
- De Rusha R. H., Forsythe J. W. y Hanlon R. T. 1987. Laboratory growth, reproduction and life span of the Pacific pygmy octopus, *Octopus digueti*. *Pacific Science*. 41: 1-4.

- Di Cristo C. y Di Cosmo A. 2007. Neuropeptidergic control of *Octopus* oviducal gland. *Peptides*. 28: 1963-168.
- DOF, Diario Oficial de la Federación, México. 2012. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. INAPESCA-SAGARPA. Publicada el 2 de diciembre de 2010.
- Domingues P.M., Kingston T., Sykes A., y Andrade J. P. 2001a. Growth of young cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) at the upper end of the biological distribution temperature range. *Aquaculture Research*. 32: 923-930.
- Domingues P.M., Sykes A. y Andrade J. P. 2001b. The use of artemia or mysids as food for hatchlings of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758); effects on growth and survival throughout the life cycle. *Aquaculture International*. 9: 319-331.
- Domingues P.M., Sykes A. y Andrade J. P. 2002. The effects of temperature in the life cycle of two consecutive generations of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), cultured in the Algarve (South Portugal). *Aquaculture International*.. 10: 207-220.
- Domínguez P. M., Gaxiola-Cortés G. y Rosas-Vázquez C. 2004. Alimentación y nutrición de moluscos cefalópodos: Avances recientes y perspectivas futuras. Avances en nutrición acuícola VII. Memorias del VII Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. Hermosillo, Sonora, México. 16-19.
- Domínguez-Contreras J. F. 2011. Reproducción del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 en Bahía Magdalena, BCS, México. Tesis de maestría. UNAM. 68 pp.
- Domínguez-Contreras J. F., Ceballos-Vázquez B. P., Hochberg F. G. y 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.
- Dreywood R. 1946. Qualitative test for carbohydrate material. *Industrial and Engineering Chemistry Research*. 18: 499.
- Estefanell J., Socorro-Cruz J. A., Fernández-Palacios H., Izquierdo-López M., Guirao-Guijarro R. y Roo-Filqueira F. J. 2009. Evaluación de dos sistemas de cultivo en pulpos macho *Octopus vulgaris*: efecto de la talla inicial y de la dieta. Poster. XII Congreso Nacional de Acuicultura, Madrid. España.

- 
- FAO. 2002. Food and nutrition paper 77: Food energy-methods of analysis and conversion factors. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Roma. 87 pp.
- FAO. 2012. El estado mundial de la pesca y acuicultura 2012. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Roma. 231 pp.
- Forsythe, J. W. y Hanlon R. T. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology*. 98: 367-379.
- Forsythe J. W., Hanlon R. T. y DeRusha R. H. 1991. Pilot large-scale culture of *Sepia* in biomedical research. En: Boucaud- Camou E. (Ed.). The cuttlefish. *Centre de publications de l'Université de Caen*. 313-323.
- Forsythe J. W., DeRusha R. y Hanlon R. T. 1994. Growth, reproduction and life span of *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Mollusca) cultured through seven consecutive generations. *Journal of Zoology*. 233: 175-192.
- Fox D. L. y Crane, S. C. 1942. Concerning the pigments of the two-spotted octopus and the opalescent squid. *Biological Bulletin*. 82: 284-291.
- Froesch D. y Marthy H. J. 1975. The structure and function of the oviductal gland in octopods (Cephalopoda). *Proceedings of the Royal Society of London B*. 188: 95-101.
- Frolov A. V. y Pankov S. L. 1992. The effect of starvation on the biochemical composition of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Journal of Marine Biological Association*. 72: 343-56.
- Fujii T. 1960. Comparative biochemical studies on the egg-yolk proteins of various animal species. *Acta Embryology and Morphology Experimental*. 3: 260-285.
- Fujimoto E. K., Goeke N. M, Olson B. J. y Klenk D. C. 1985. Measurement of protein using bicinchonic acid. *Analytical Biochemistry*. 150: 76-85.
- Gabbott P. A. 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. En: Barnes H. (Ed.). Ninth European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press. 191-211.
- Gabr O., Nalón R., El-Etreby S. y Hanafy M. 1999. Reproductive versus somatic tissue grown during the life cycle of the cuttlefish *Sepia pharaonis* Ehrenberg, 1831. *Sues Canal University*. 97: 802-811.
- García A. 2010. Comparative study of the morphology and anatomy of octopuses of the family Octopodidae. Tesis de Maestría. Earth & Oceanic Sciences Research Institute. Auckland, USA. 247 pp.

- García-Garrido S., Hachero-Cruzado I., Garrido D., Rosas C. y Domingues P. 2010. Lipid composition of the mantle and digestive gland of *Octopus vulgaris* juveniles (Cuvier, 1797) exposed to prolonged starvation. *Aquaculture International*. 18: 1223-1241.
- Giese A. 1966. Lipid in the economy of marine invertebrates. *Physiol. Ver.* 46: 244-298.
- Giese A. 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusk body. *Oceanography and Marine Biology*. 7: 175-229.
- González R., Mejía S., Lizárraga B. y Lizárraga O. 1990. Artes y métodos de captura para el pulpo en Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Memorias del Servicio Social Universitario, Escuela de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Sinaloa. México. 69 pp.
- Gotshall D. W. 1987. Marine Animals of Baja California: A Guide to the Common Fishes and Invertebrates. Sea Challenger, Monterey, California. USA. 112 pp.
- Guerra A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. En: Ramos M. A. *et al.*, (Eds.) Fauna Ibérica. Vol I. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, España. 327.
- Guerra A. y Castro B. G. 1994. Reproductive-somatic relationships in *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Falkland Islands. *Antarctic Science*. 6: 175-178.
- Hamabe M. 1963. Exhaustion process of the genital organs of common squid, *Ommastrephes sloani pacificus*. *Bulletin of the Japan Sea and Regional Fisheries Research Laboratory*. 11: 53-64.
- Hanlon R. T. 1983. *Octopus joubini*. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycle, Vol. I: Species Accounts. Academic Press. Londres, UK. 293-310.
- Hanlon R. T. y Wolterding M. R. 1989. Behavior, body patterning, growth and life history of *Octopus briareus* cultured in the laboratory. *American Malacological Bulletin*. 7: 21-45.
- Harrison K. E. 1990. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review. *Journal of Shellfish Research*. 9: 1-28.
- Hartwick B. 1983. *Octopus dofleini*. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycle, Vol. I: Species Accounts. Academic Press. Londres, UK. 277- 291.
- Hatfield E., Rodhouse P. G. y Barber D. L. 1992. Production of soma and gonad in maturing female *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of the Marine Biological Association*. 72: 281-91.

- Humason G. L. 1979. Animal tissue techniques. Freeman and Company. San Francisco, USA. 111-129.
- Iglesias J., Sánchez F. J., Otero J.J. y Moxica C. 1999. Cultivo del pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier, 1797): Situación actual, problemas y perspectivas. Instituto Español de Oceanografía. Centro Oceanográfico de Vigo- España. Foro Internacional de la conservación de productos de la pesca de Galicia. 50 Aniversario ANFACO CECOPECA. 311-320.
- Iglesias J. y Sánchez F. J. 2007. La diversificación en moluscos cefalópodos: El pulpo (*Octopus vulgaris*). Sesión Temática Diversificación. IX. Congreso de Acuicultura. Vigo, España.
- INEGI. 1995. Aspectos geográficos de Baja California Sur. En: Velasco García J. A. 2009. Ambientes geológicos costeros del litoral de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. CICIMAR, IPN. 82 pp.
- ITIS. 1 abril 2014. Integrated Taxonomic Information System on-line database. (<http://www.itis.gov>).
- Ito Y. y Fujii T. 1962. Chemical composition of the egg-yolk lipoproteins. *Journal of Biochemistry*. 52: 221-222.
- Jereb P., Roper C. y Vecchione M. (Eds.) 2005. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol.1.Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopods species known to date. FAO. Roma. 51–55.
- Jereb P. y Roper C. F. E. 2010. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 2: Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopods species known to date. FAO. Roma. 605 pp.
- Jereb P., Roper C., Norman M. D. y Finn J. K. (Eds.) 2014. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4. Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Vol. 3. Octopods and Vampire Squids. FAO. Roma. 50–51.
- Kanazawa A. 2000. Nutrition and food. En: Phillips S. F. y Kittaka, J. (Eds.). Spiny Lobsters: Fisheries and Culture. *Fishing News Books*. 611-624.
- Kanazawa A. 2001. Sterols in marine invertebrates. *Fisheries Science*. 67: 997-1007.

- Karnaukhov V. N., Milovidova N. Y. y Kargopolova I. N. 1977. On a role of carotenoids in tolerance of sea mollusks to environment pollution. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 56A: 189-193.
- Katavi I., Tudor M., Komljenovic J. y Ruzic N. 1985. Changes in the biochemical composition of *Artemia salina* (L) in relation to different feedings condition. *Acta Adriatica*. 26 (2): 123-34.
- Kantha S. S. 1989. Carotenoids of edible mollusks: A review. *Journal of Food Biochemistry*. 13: 429-442.
- Koditschek L. K. y Umbreit W. W. 1969.  $\alpha$ -Glycerophosphate Oxidase in *Streptococcus faecium* F 24. *Journal of Bacteriology*. 98 (3): 1963-1068.
- Kreuzer R. 1984. Cephalopods: handling, processing and products. *FAO Fisheries Technical Paper*. 254:108.
- Lee P. G., Forsythe J. W., Di Marco F. P., De Rusha R. y Hanlon R. T. 1991. Initial palatability and growth trials on pelleted diets for cephalopods. *Bulletin of Marine Science*. 49: 362-372.
- Lee P. G. 1994. Nutrition of cephalopods: fueling the system. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 25: 35-51.
- Leyva-Villarreal M. M., Osuna-Marroquín S. A., Ley-Montoya A. L., Cervantes-Galaviz F. y Quiñónez-Cruz J. A. 1987. Contribución al conocimiento biológico del pulpo *Octopus* sp. En la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Memorias de Servicio Social. Escuela de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. México. 79 pp.
- Lilly M. L. y Bottino N. R. 1981. Identification of arachidonic acid in Gulf of Mexico shrimp and degree of biosynthesis in *Penaeus setiferus*. *Lipids*. 16: 871-875.
- López-Uriarte E., Sosa-Nishizaki O., Guzmán-Arroyo M. y Ríos-Jara E. 2000. Explotación pesquera del pulpo de Hubbs *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) en la costa de Jalisco, México. XII Congreso Nacional de Oceanografía, Huatulco, México.
- López-Uriarte E., Ríos-Jara E. y Pérez-Peña M. 2005. Range extension for *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Mollusca: Octopodidae) in the Mexican Pacific. *Bulletin of 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, México. 175 pp.
- López-Uriarte E., Ríos Jara E., Gómez-Márquez J. L. y Pérez-Peña M. 2006. La pesca del pulpo *Octopus hubbsorum* en la costa de Jalisco. En: Espino Barr E., Carrasco Águila M. A. y Puente Gómez M. (Eds.). Memorias del III Foro Científico de Pesca Ribereña. Puerto Vallarta, Jalisco, México. 89-90.
- López-Uriarte E. y Ríos-Jara E. 2009. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) along the central Mexican Pacific coast. *Bulletin of Marine Science*. 84 (1): 109-121.
- López-Uriarte E., Ríos-Jara E. y González-Rodríguez M. E. 2010. Diet and feeding habits of *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, in the Central Mexican Pacific. *The Veliger*. 51 (1): 26-42.
- Mangold K. 1987. Reproduction. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycle, Vol. II: Comparative Review. Academic Press. 157- 200.
- Maoka T., Yokoi S. y Matsuno T. 1989. Comparative biochemical studies of carotenoids in nine species of Cephalopoda. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 92B: 247-250.
- Meyers P.S. 2000. Papel del carotenoide astaxantina en la nutrición de las especies acuáticas. En: Civera Cerecedo R., Pérez-Estrada C. J., Ricque-Marie D. y Cruz-Suárez L. E. (Eds.). Avances en nutrición acuícola. Memorias del IV Simposio Internacional de Nutrición Acuícola. 15-18 de noviembre. La Paz, B.C.S. México. 473-491.
- Moltschaniwskyj N. A. 1995. Multiple spawning in the tropical squid *Photololigo* sp.: what is the cost in somatic growth? *Marine Biology*. 124: 127-135.
- Moltschaniwskyj N. A. y Semmens J. M. 2000. Limited use of stored energy reserves for reproduction by the tropical loliginid squid *Photololigo* sp. *Journal of Zoology*. 251: 307-3013.
- Moltschaniwskyj N. A. y Carter C. G. 2010. Protein synthesis, degradation, and retention: mechanisms of indeterminate growth in cephalopods. *Physiological and Biochemical Zoology*. 83: 997-1008.



- Moreno J. E. A., Moreno V. J., Ricci L., Ricci L., Roldán M. y Gerpe M. 1998. Variations in the biochemical composition of the squid *Illex argentinus* from the South Atlantic Ocean. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*. 119: 631-637.
- Moreno-Báez M. 2010. Mapping human dimensions of small-scale fisheries in the Northern Gulf of California, Mexico. Tesis de doctorado. University of Arizona, USA. 321 pp.
- Morillo-Velarde P. S. 2013. Desarrollo de piensos formulados y requerimientos nutritivos del pulpo de roca (*Octopus vulgaris*). Tesis de doctorado. Universidad de Murcia, España. 186 pp.
- Morillo-Velarde P. S., Cerezo Valverde J., Serra Llinares R. M. y García García B. 2012. Changes in lipid composition of different tissues of common octopus (*Octopus vulgaris*) during short-term starvation. *Aquaculture. Research*. 44: 1177-1189.
- Navarro J. C., Monroig O. y Sykes A. V. 2014. Nutrition as a Key Factor for Cephalopod Aquaculture. En: Iglesias J., Fuentes L. y Villanueva R. (Eds.) Cephalopod Culture. Springer. 494 pp.
- Norman M.D. 2000. Guía de cefalópodos del mundo. Grupo Editorial M&G Difusion. España. 318 pp.
- O'Dor R. K., Mangold K., Wells M., Wells J. y Boucher-Rodoni R. 1984. Nutrient absorption, storage and remobilization in *Octopus vulgaris*. *Marine Behavior and Physiology*. 11: 239-258.
- O'Dor R. K. y Wells M.J. 1978. Reproduction versus somatic growth: Hormonal control in *Octopus vulgaris*. *Journal of Experimental Biology*. 77: 15-31.
- O'Dor R. K. y Wells M.J. 1987. Energy and nutrient flow. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod life cycles: Comparative reviews. Academic Press. Londres, UK. 2: 109-133.
- Otero J., González A. F., Sieiro M.P. y Guerra A. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries research*. 85: 122-129.
- Pascual E. 1978. Crecimiento y alimentación de tres generaciones de *Sepia officinalis* en cultivo. *Investigación Pesquera*. 42: 421-442.
- Pascual S., Rocha F. y Guerra A. 2006. Gross lesions in the Hubb Octopus *Octopus hubbsorum*. *Marine Biology Research*. 2: 420-423.

- Peña-Arredondo R. G. 2011. Tecnología para la producción comercial en cautiverio del pulpo baby de *Octopus maya*. Programa Elaboración de Casos de Éxito de Innovación en el Sector Agroalimentario. Fundación Produce Yucatán. 39 pp.
- Pérez-Pérez M., Wakida Kusunoki A., Solana-Sansores R., Burgos Rosas R., y Santos J. 2006. La pesquería de pulpo. En: Arreguín Sánchez F., Beléndez Moreno L., Méndez Gómez-Humarán I., Solana Sansores R. y Rangel Dávalos C. (Eds.). Sustentabilidad y Pesca Responsable en México, Evaluación y Manejo. Instituto Nacional de Pesca. 525-543.
- Phillips K. L., Jackson G. D. y Nichols P. D. 2001. Predation on myctophids by the squid *Moroteuthis ingens* around Macquarie and Heard Islands: stomach contents and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*. 215: 179-189.
- Pliego-Cárdenas R., García-Domínguez F.A., Ceballos-Vázquez B.P., Villalejo-Fuente M. y Arellano-Martínez M. 2011. Aspectos reproductivos de *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) en la Isla Espíritu Santo, sur del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*. 37 (1): 23-32.
- Pollero R. J. e Iribarne O. O. 1988. Biochemical changes during the reproductive cycle of the small patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. B. 90: 317-320.
- Quetglas A., Ordines F. y Valls M. 2011. What drives seasonal fluctuations of body condition in a semelparous income breeder octopus? *Acta Oecologica*. 37: 476-483.
- Richard A. 1975. L'élevage de la seiche (*Sepia officinalis* L., Mollusque, Céphalopode). 10th European Symposium on Marine Biology. Ostend, Belgium. 1: 359-380.
- Ríos-Jara E. 2001. Informe final del proyecto de Investigación. Moluscos macrobentónicos del intermareal y plataforma continental de Jalisco y Colima. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Rodaniche A. F. 1984. Iteroparity in the lesser Pacific striped octopus *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). *Bulletin of Marine Science*. 35: 99-104.
- Rodhouse P. G. 1998. Physiological Progenesis in Cephalopod Molluscs. *Biology Bulletin*. 195: 17-20.
- Rodhouse P. G. y Hatfield E. M. C. 1990. Dynamics of growth and maturation in the cephalopod *Illex argentinus* de Castellanos, 1960 (Teuthoidea, Ommastrephidae). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B. 329: 229-241.

- Rodríguez-Serna M. y Carmona-Osalde C. 2008. Crecimiento y supervivencia de crías de pulpo (*Octopus maya*): alimentados con dietas inertes bajo condiciones de laboratorio en Yucatán, México. *Hidrobiológica*. 18 (3): 209-2014.
- Roe J. H., Bailey J. M., Gray R. R. y Robinson J. N. 1961. Complete Removal of Glycogen from Tissues by Extraction with Cold Trichloroacetic Acid Solution. *The Journal of Biological Chemistry*. 236 (5): 1244-1246.
- Romero M. G. 2007. Bases biológicas para el cultivo del pulpo *Octopus maya*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM, Unidad Sisal, Yucatán.
- Roper C. F. E., Sweeney M.J. y Nauen C.E. 1984. FAO species catalogue. Vol 3. Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO. Fisheries Synopsis*. 125 (3): 277.
- Roper C. F. E., Sweeney M. J. y Hochberg F. G. 1995. Cefalópodos. En: Fischer W., Krup F., Schneider W., Sommer C., Carpenter K. E. y Niem V. H. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados. FAO. Roma. 1813: 305-353.
- Rosa R., L. Nunes y C. Sousa-Reis. 2002. Seasonal changes in the biochemical composition of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, from three areas of the Portuguese coast. *Bulletin of Marine Science*. 71 (2): 739-751.
- Rosa R., Costa P. R. y Nunes M.L. 2004a. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defilippi* (Mollusca: Cephalopoda). *Marine Biology*. 145: 563-574.
- Rosa R., Costa P.R., Pereira J. y Nunes M.L. 2004b. Biochemical dynamics of spermatogenesis and oogenesis in *Eledone cirrhosa* and *E. moschata* (Cephalopoda: Octopoda). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 299-310.
- Rosa R., Pereira J. y Nunes M.L. 2005a. Biochemical composition of cephalopods with different life strategies, with special reference to a giant squid, *Architeuthis* sp. *Marine Biology*. 146: 739-751.
- Rosa R., Costa P. R., Bandarra N. y Nunes M.L. 2005b. Changes in tissue biochemical composition and energy reserves associated with sexual maturation in the Ommastrephid squids *Illex coindetti* and *Todaropsis eblanae*. *Biology Bulletin*. 208: 100-113.

- Rosas C., Domínguez P., Gaxiola G. y. Cuzon G. 2005. Bases biológicas para el cultivo del pulpo *Octopus maya*. Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, Yucatán, México. 20 pp.
- Rosas C., Caamal C., Cázares R., Rodríguez D., Romero M. y Chay D. 2006. Manual preliminar para el cultivo del pulpo *O. maya*. Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, Yucatán, México. 36 pp.
- Rosas-Romero Z.G. 2007. Caracterización parcial de sólidos solubles presentes en el agua de cocción del músculo del calamar gigante (*Dosidicus gigas*). Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de los Mochis, Sinaloa, México.
- Sánchez-Cruz Y. 2006. Alimentación y Reproducción del pulpo *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopoda) en Puerto Ángel, Oaxaca, durante el periodo 2002-2003. Tesis Licenciatura. Universidad del Mar. Oaxaca. 62 pp.
- Sánchez-García A. M., Arellano-Martínez M., López-Rocha J. y Ceballos- Vázquez B. P. 2010. Análisis preliminar de la pesquería de *Octopus* spp. en Baja California Sur, México. En: Espino Barr, E., M.A. Carrasco Águila, E. Romero Hernández, H. Aguirre Villaseñor y O. Miranda Carrillo. Memorias V Foro científico de Pesca Ribereña, Boca del Río, Veracruz, México. 49-50.
- Semmens J. M. 1998. An examination of the role of the digestive gland of two loliginid squids, with respect to lipid: storage or excretion? *Proceeding of the Royal Society of London. B.* 265: 1685-1690.
- Semmens J. M. 2002. Changes in the digestive gland of the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* (Lesson, 1830) associated with feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 274: 19-39.
- Silva L., Ramos F. y Sobrino I. 2004. Reproductive biology of *Eledone moschata* (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cádiz (south-western Spain, ICES Division IXa). *Journal of the Marine Biological Association.* 84: 1221-1226.
- Stoley K. B. y Stoley J. M. 1983. Carbohydrate metabolismo on cephalopod molluscs. En: Hochachka P. W. (Ed.). *The Mollusca. Academic Press.* New York, USA. 91-136.
- Strickland J. D. H. y Parsons T. R. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis. *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin. 167.* Ottawa, Canada. 310 pp.
- Sykes A. V., Pereira D., Rodríguez C., Lorenzo A. y Andrade J. P. 2012. Effects of increased tank bottom areas on cuttlefish (*Sepia officinalis*, L.) reproduction performance. *Aquaculture Research.* 44 (7): 1017-1028.

- Tait R. W. 1986. Aspects physiologiques de la senescence post reproductive chez *Octopus vulgaris* (Physiological aspects of the post-reproductive senescence of *Octopus vulgaris*). Tesis doctoral. University of Paris, Paris, Francia. 250 pp.
- Van den Branden C., Gillis M. y Richard A. 1980. Carotenoid producing bacteria in the accessory nidamental glands of *Sepia officinalis*. *Comparative Biochemistry Physiology*. 66 B: 331-334.
- Van Handel E. 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Analytical Biochemistry*. 11: 256-265.
- Van Heukelem W.F. 1976. Growth, bioenergetics and life-span of *Octopus cyanea* and *Octopus maya*. Tesis de doctorado. University of Hawaii, USA. 224 pp.
- Van Heukelem W. F. 1983a. *Octopus maya*. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycles. Vol.1. *Academic Press*. Londres, UK. 267-276.
- Van Heukelem W. F. 1983b. *Octopus cyanea*. En: Boyle P. R. (Ed.). Cephalopod Life Cycles. Vol.1. *Academic Press*. Londres, UK. 311-323.
- Velasco García J. A. 2009. Ambientes geológicos costeros del litoral de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. CICIMAR, IPN. México. 82 pp.
- Villaseñor-Casales A. 1979. Distribución vertical de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de la Paz, Baja California Sur, durante la primavera de 1976. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 20: 146-149.
- Wells M. J. y Clarke A. 1996. Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 351:1083-1104.
- Zamora M. y Olivares A. 2004. Variaciones bioquímicas e histológicas asociadas al evento reproductivo de la hembra de *Octopus mimus* (Mollusca:Cephalopoda). *International Journal of Morphology*. 22 (3): 207-216.
- Zlatanov S., Laskaridis K., Feist C. y Sagredos A. 2006. Proximate composition, fatty acid analysis and protein digestibility-corrected amino acid score of three Mediterranean cephalopods. *Molecular Nutrition and Food Research*. 50: 967-970.

## X. ANEXOS

**Anexo 1. Referencia utilizada para la determinación de fases de madurez gonadal mediante la frecuencia de estadios de ovocitos en *O. hubbsorum*, de acuerdo con Domínguez-Contreras (2011).**

Fase	Hembras	Estadios de ovocitos								
		E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	E <sub>4</sub>	E <sub>5</sub>	E <sub>6</sub>	E <sub>7</sub>	E <sub>8</sub>	E <sub>9</sub>
I	1	52	20							
II	2	19	44	16	10					
III	3	11	16	13	22	11				
IV	4		5	8	2	28	114			
IV	5		19	22	39	41	56	49		
IV	6			10	22	23	37	64		
IV	7			2		3	19	65		
IV	8					9	31	106		
V	9							11	64	
VI	10								22	85
VI	11								28	79
VI	12								1	100

**Anexo 2. Contenido de glucógeno y lípidos totales (% en peso seco) en glándula digestiva, gónada y músculo de hembras de *O. hubbsorum* en comparación con pulpos del género *Octopus* y *Eledone* (Rosa et al., 2004a, 2004b, 2005a).**

Sustrato	Especie	Glándula digestiva	Gónada*	Músculo
Glucógeno	<i>O. hubbsorum</i>	2.3 (±0.7)	2.0 (±0.9)	0.3 (±0.1)
	<i>O. vulgaris</i> y <i>O. defilippi</i>	5.0 (±2.0)	6.5 (±2.5)	7.0 (±2.0)
	<i>E. cirrhosa</i> y <i>E. moschata</i>	7.0 (±1.0)	4.5 (±1.5)	6.0 (±2.0)
Lípidos totales	<i>O. hubbsorum</i>	10.3 (±2.9)	11.5 (±2.1)	3.8 (±1.7)
	<i>O. vulgaris</i> y <i>O. defilippi</i>	21 (±4.0)	9 (±3.0)	3.6 (±1.0)
	<i>E. cirrhosa</i> y <i>E. moschata</i>	22.5 (±3.5)	8.7 (±2.5)	5.0(±0.5)

\* Corresponde al porcentaje en conjunto del ovario y las glándulas oviductales