



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

TESIS

ESTIMACIÓN DE EDAD Y CRECIMIENTO DE *Octopus bimaculoides*  
(PICKFORD Y MCCONNAUGHEY, 1949) CON BASE EN LA LECTURA  
DE MARCAS DE CRECIMIENTO EN PICOS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGO MARINO

PRESENTA:  
PABLO MORA ZAMACONA

DIRECTOR:  
DR. CÉSAR AUGUSTO SALINAS ZAVALA

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MAYO DE 2015



## RESUMEN

Los octópodos son un recurso pesquero de importancia a nivel internacional, tanto en capturas como en valor comercial, lo cual confiere importancia al desarrollo de investigaciones que generen conocimiento útil para llevar a cabo la evaluación de sus poblaciones y el establecimiento de medidas de manejo adecuadas, ejemplo de estos son los estudios de edad y crecimiento.

En el presente trabajo se estimó la edad de *Octopus bimaculoides* de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México a partir de lecturas de marcas de crecimiento depositadas en mandíbulas superiores, con el objetivo de describir el patrón de crecimiento individual. Se trabajó bajo el supuesto de una periodicidad de depósito de una marca de crecimiento al día, considerando lo reportado para otras especies, y se estimó una edad mínima de casi 3 meses y máxima de 8 meses. Se ajustaron modelos de crecimiento, tanto asintóticos como no asintóticos, a la información de talla-edad estimada. Los parámetros de los modelos candidatos fueron calculados por el método de máxima verosimilitud y se seleccionó el modelo con mejor ajuste por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC).

Los modelos de crecimiento que resultaron seleccionados por el AIC fueron el modelo de crecimiento de Schnute caso 3 y, con un soporte estadístico considerablemente menor, el modelo de crecimiento de Tanaka, ambos modelos de crecimiento no asintótico. El patrón de crecimiento descrito por ambos modelos resultó similar, se observó un crecimiento acelerado en los organismos más jóvenes el cual disminuye notablemente después de un punto de inflexión, posterior a este el crecimiento continua indefinidamente sin alcanzar una asíntota, aunque a un ritmo menos acelerado.

**Palabras clave:** Estimación de la edad, descripción del crecimiento, *Octopus bimaculoides*, mandíbulas superiores, crecimiento no asintótico.

## DEDICATORIA

*A mí querida familia, que sin importar lo que ocurra sé que puedo contar con ustedes.*

*A mi madre siempre cariñosa, entregada y también exigente que me ha impulsado a buscar ser mejor, a mi hermana afectuosa y sensible, aunque no siempre lo demuestro sabes que te quiero mucho y a mi padre, siempre fuiste mi ejemplo a seguir, cariñoso, generoso e inocente, te extraño.*

*Padre, sé que me observas desde alguna parte, esto es para ti...*

## **AGRADECIMIENTOS**

No es fácil agradecer sólo con palabras el apoyo que he recibido de tantas bellas personas a lo largo de mi formación para alcanzar este logro, pues en ocasiones las palabras pueden sonar frías al momento de escribirlas. Aun así haré mi mejor esfuerzo.

En primer lugar quiero agradecer a mi familia por su apoyo incondicional, a mis padres que han sido mis instructores, mis mecenas y mi fuente inagotable de cariño, gracias por las enseñanzas y los principios, todo lo que soy y lo que aspiro a ser se los debo a ustedes, gracias por creer en mí incluso cuando yo llegara a dudar. A mi hermanita Mariana bebé, gracias por las palabras de ánimo y los gestos cariñosos, incluyendo aquellos que pudieran ser dolorosos y se confundieran fácilmente con lo opuesto al afecto, debo aceptar que sin ti crecer hubiera sido aburrido, te quiero mucho.

A mis abuelos, tíos, primos, sobrinos y hasta sobrino-nieto. Gracias por las risas y los buenos ratos, gracias por la confianza y el apoyo, tanto en buenas circunstancias como en los momentos difíciles.

A mis amigos y compañeros de generación con quienes pasamos buenas y malas experiencias, compartimos buenas y malas calificaciones y también risas y enojos. En especial agradezco a mis amigos de la infancia, Ricardo y Óscar (magnates) por su amistad incondicional; a Roberto, Bernardo, Edmundo, Priscila, Fernando y Luna con quienes siempre pude contar; a Laura mi roomie y gran amiga, por escucharme cuando lo necesitaba y por aguantarme más tiempo que nadie; a Abraham, Christian y Pedro, tres buenos amigos con quienes hemos pasado muchas cosas; a Fer, Mau, Orso, Cesarín y Tavo, por ser amigos tan desmadrosos como confiables; a los rayados del laboratorio de batoideos (Karen, Kathe, Nico, Caro, Athziri, Itzi, Ely, Christine, Xchel) gracias por su amistad y confianza los estimo mucho, y por favor ya

tápense la raya; a Viri y Eli, gracias por el apoyo y orientación, sin ustedes en vez de escribir estos agradecimientos seguiría con la discusión.

Quisiera agradecer a mi comité de tesis, a mi director el Dr. César A. Salinas por recibirme como parte de su grupo de trabajo y apoyarme en buenas y malas rachas; gracias a la M. en C. Armindá Mejía por la orientación y apoyo con la redacción de este trabajo; al Dr. Carlos A. Salomón, Dr. Juan M. López y Biol. Mar. Marco A. Medina por todas las molestias, revisiones y sugerencias de este escrito.

Agradezco el apoyo y la confianza del Dr. Víctor H. Cruz y la atención y guía de la Dra. Paola A. Mejía y Dr. Andrés F. Navia.

Un agradecimiento especial al Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR por las facilidades otorgadas para la realización del presente documento, así como a su Técnico M.C. Armindá Mejía por el apoyo y asesorías correspondientes. A los integrantes del laboratorio les agradezco su confianza, su buen humor y compañerismo que hicieron de ese espacio un ambiente de trabajo agradable.

Agradezco a la Universidad Autónoma de Baja California Sur por la formación académica durante estos años de la carrera y al CIBNOR por su apoyo y financiamiento en la realización de este estudio.

A la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Bahía Magdalena por facilitar el permiso para la realización de los muestreos.

A Enrique Calvillo y Jorge Angulo por su ayuda durante los muestreos en campo.

Y a todos aquellos que me ha faltado mencionar, no por falta de voluntad sino de memoria, les ofrezco una disculpa y mi más sincera gratitud por colaborar en la culminación de esta obra, muchas gracias.

## CONTENIDO

RESUMEN .....	I
DEDICATORIA.....	II
AGRADECIMIENTOS .....	III
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 ANTECEDENTES.....	4
3 JUSTIFICACIÓN.....	8
4 OBJETIVOS.....	9
5 MATERIAL Y MÉTODOS .....	10
5.1. Área de estudio .....	10
5.2. Trabajo de campo.....	12
5.3. Estudio preliminar .....	13
5.4. Trabajo de laboratorio.....	13
5.5. Análisis de datos.....	17
5.6. Morfometría mandibular.....	18
5.7. Estimación de la edad .....	20
5.8. Patrón de crecimiento individual .....	20
5.9. Selección del modelo de crecimiento .....	22
5.10. Fechas de eclosión.....	24
5.11. Tasa de crecimiento .....	24
6 RESULTADOS .....	24
6.1. Estructura de tallas y proporción de sexos .....	24
6.2. Relación LDM-PT .....	25
6.3. Morfometría mandibular.....	26
6.4. Estudio preliminar .....	27
6.5. Precisión de lecturas .....	27
6.6. Estimación de la edad .....	28
6.7. Patrón de crecimiento individual .....	28
6.8. Selección del modelo de crecimiento .....	29
6.9. Fechas de eclosión.....	32
6.10. Tasa de crecimiento .....	33

7	DISCUSIÓN.....	33
8	CONCLUSIONES.....	47
9	BIBLIOGRAFÍA.....	48

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Patrón de ocelos en las especies <i>Octopus bimaculoides</i> (izquierda; Fotografía: Mora-Zamacona, P) y <i>O. imaculatus</i> (derecha; Fotografía Rodríguez-García, 2010). .....	4
Figura 2.	Complejo lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas. Se muestra la localización de Puerto San Carlos (SC), Bahía Magdalena (BM) y Bahía Almejas (BA) (tomado de Google-Earth). .....	11
Figura 3.	Puntos de muestreo en Bahía Magdalena (BM), donde (FO) es “Frente a la obra”, (PN) Piedra Negra y (SC) es Puerto San Carlos (tomado de Google-Earth). .....	13
Figura 4.	Medidas morfométricas de la mandíbula superior utilizadas en el presente estudio: Longitud de la Cresta (LCr), Longitud del Capuchón (LCa), y Longitud de la Pared Lateral (LPI) (Fotografía: Mora-Zamacona, P.).....	14
Figura 5.	Corte sagital de mandíbula superior de pulpo y vista interna de una sección resultante (derecha), donde se observan marcas de crecimiento. Tomado y modificado de Hernández-López y Castro-Hernández (2001). .....	15
Figura 6.	Ejemplificación de la captura de fotografías de la pared lateral de las mandíbulas superiores, cubriendo en su totalidad la línea continua de conteo de marcas de crecimiento (Fotografía: Mora-Zamacona, P.).....	16
Figura 7.	Marcas de crecimiento observadas en la pared lateral de una mandíbula superior de <i>O. bimaculoides</i> . Imagen original UV (izquierda) y editada con el software Corel Photo Paint X6 (derecha) (Fotografías: Mora-Zamacona, P.)...	16
Figura 8.	Línea de conteo de marcas de crecimiento en la mandíbula superior de <i>Octopus bimaculoides</i> (Fotografía: Mora-Zamacona, P.). .....	17
Figura 9.	Distribución de frecuencias relativas de LDM (a) y de PT (b) de organismos de la especie <i>O. bimaculoides</i> . .....	25
Figura 10.	Relación LDM-PT de organismos adultos de la especie <i>O. bimaculoides</i> de Bahía Magdalena.....	26
Figura 11.	Relación entre las dimensiones de la mandíbula y LDM de <i>O. bimaculoides</i> , donde LCr es la longitud de cresta, LCa es la longitud de capuchón y LPI es la longitud de la pared lateral.....	27
Figura 12.	Ajuste de modelos al crecimiento individual de organismos adultos de la especie <i>O. bimaculoides</i> capturados en Bahía Magdalena durante los muestreos de 2011 y 2013. (a) von Bertalanffy (3 parámetros), (b) von	

<i>Bertalanffy (2 parámetros), (c) Gompertz, (d) Logístico, (e) Schnute y (f) Tanaka.....</i>	<i>29</i>
<i>Figura 13. Modelo de crecimiento de Schnute caso 3 ajustado a los datos de LDM- edad de organismos adultos de la especie O. bimaculoides capturados en Bahía Magdalena.....</i>	<i>31</i>
<i>Figura 14. Fechas de eclosión calculadas para los organismos adultos de la especie O. bimaculoides muestreados en Bahía Magdalena durante febrero-abril de 2011, abril de 2013 y noviembre de 2013.....</i>	<i>32</i>
<i>Figura 15. Tasa diaria de crecimiento de organismos adultos de la especie O. bimaculoides capturados en Bahía Magdalena. ....</i>	<i>33</i>

## LISTA DE TABLAS

<i>Tabla I. Posición taxonómica del pulpo de dos manchas Octopus bimaculoides.....</i>	<i>3</i>
<i>Tabla II. Organismos extraídos en Bahía Magdalena durante febrero-abril 2011, abril 2013 y noviembre 2013. ....</i>	<i>12</i>
<i>Tabla III. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de talla y edad de organismos adultos de la especie O. bimaculoides. ....</i>	<i>21</i>
<i>Tabla IV. Valores de AICc, <math>\Delta_i</math> y <math>W_i</math> para los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla-edad de organismos adultos de la especie O. bimaculoides.....</i>	<i>30</i>
<i>Tabla V. Valores de los parámetros y sus intervalos de confianza para el modelo de crecimiento de Schnute (caso 3) ajustado a los datos talla-edad de O. bimaculoides.....</i>	<i>32</i>

## GLOSARIO

*Banda oscura.* Zona de la mandíbula que se presenta como un surco y que al ser visto al microscopio con luz reflejada se aprecia como una franja oscura (Raya y Hernández-González, 1998).

*Banda clara.* Zona de la mandíbula que por su composición quitinosa densa se aprecia como una franja luminosa o clara al observarse al microscopio con luz reflejada (Raya y Hernández-González, 1998).

*Cohorte.* Grupo de organismos de una misma edad, determinado por el momento en el que nacen los mismos (Lawrence, 2003).

Crecimiento. Incremento en la masa y tamaño de un organismo por aumento en el número de células o elongación celular (Lawrence, 2003). Cambio en el tamaño corporal o parte del cuerpo entre dos puntos en el tiempo (DeVries y Frie, 1996; citado en: Goldman, 2005).

Edad. Descripción cuantitativa de la longitud en tiempo que un organismo ha vivido (DeVries y Frie, 1996; citado en: Goldman, 2005).

Marca de crecimiento. Marca presente en la mandíbula que delimita un periodo de crecimiento, dicha marca está conformada por dos bandas, una oscura y una clara y es utilizada para asignar grupos de edad a los organismos (Raya y Hernández-González, 1998).

Precisión. Es la cercanía entre las mediciones repetidas de un mismo objeto (reproductibilidad); por ejemplo, que de cinco lecturas de una mandíbula, las cinco fueron la misma (Panfili *et al.*, 2002).

Retrocálculo. Método que permite describir la historia de crecimiento de cada individuo muestreado (Goldman, *et al.* 2006).

Tasa de crecimiento. Medida del cambio en una dimensión métrica como función del tiempo (DeVries y Frie, 1996; citado en: Goldman, 2005).

Validación. Método(s) que permite(n) confirmar la unidad temporal del crecimiento en la estructura. Se utilizan para determinar la exactitud en las estimaciones de edad respecto a la edad verdadera, por ejemplo marcaje y recaptura, marcaje con OTC y recaptura (Campana, 2001; Cailliet y Goldman, 2004).

Verificación. Proceso de evaluar una suposición. Proceso de confirmar una estimación de la edad comparando con métodos indeterminados (Cailliet, 1990).

# 1 INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos son depredadores voraces que se alimentan de un amplio número de presas y se encuentran distribuidos en todo el mundo, generalmente son organismos con ciclo de vida corto y se reproducen una vez en su vida (*i.e.* semélparos; Rodhouse y Nigmatullin, 1996). Los cefalópodos se encuentran entre los animales con tasas de crecimiento más altas y alcanzan grandes biomásas en poco tiempo, representan un recurso de gran importancia tanto en pesquerías artesanales como en pesquerías industriales, las cuales han tenido un continuo incremento a nivel mundial (Rocha, 2003; Jackson, 2004; Boyle y Rodhouse, 2005). Numerosas especies de cefalópodos son explotadas comercialmente o tienen potencial de explotación, incluyendo entre estas varias especies de octópodos como *Otopus maya* (Hernández-Sánchez y De Jesús-Navarrete, 2010) y *Octopus vulgaris* (García *et al.* 2004).

En México, la pesquería de pulpo se encuentra ubicada en la onceava posición por su volumen de captura y en la cuarta por su valor comercial, llegando a capturas de alrededor de 25,000 t con un valor de aproximadamente \$650,000 para el año 2013 (CONAPESCA, 2013). La pesquería de este recurso es multiespecífica y los principales estados que lo explotan son Yucatán, Campeche, Quintana Roo y Baja California Sur (CONAPESCA, 2013).

En particular para la pesquería de pulpo en Baja California Sur, se utilizan embarcaciones menores con motor fuera de borda y el arte de pesca autorizado por la Carta Nacional Pesquera (CNP) es la trampa pulpera (5 a 50 por embarcación), las cuales normalmente se lanzan en zonas rocosas de 2 a 50 metros de profundidad. No obstante, cabe mencionar que la pesca con gancho también se practica, aunque de manera ilegal; de la misma forma que el uso de compuestos clorados (SAGARPA, DOF, 2004).

La localidad de mayor importancia pesquera para el recurso pulpo en Baja California Sur es Bahía Magdalena-Bahía Almejas, que ha alcanzado alrededor del 53% de la producción estatal. Al igual que en otras regiones de México, el manejo de la pesca

en esta localidad se refiere a normas oficiales y observaciones de la CNP, las cuales en la mayoría de los casos, no consideran diferencias regionales en la dinámica de las flotas, la distribución de los recursos ni los impactos sobre ellos y el ecosistema derivados de las pesquerías (Ojeda y Ramírez, 2012; SAGARPA-CONAPESCA-Gobierno del Estado BCS-Secretaría de Pesca BCS-CIBNOR-CICIMAR, 2007).

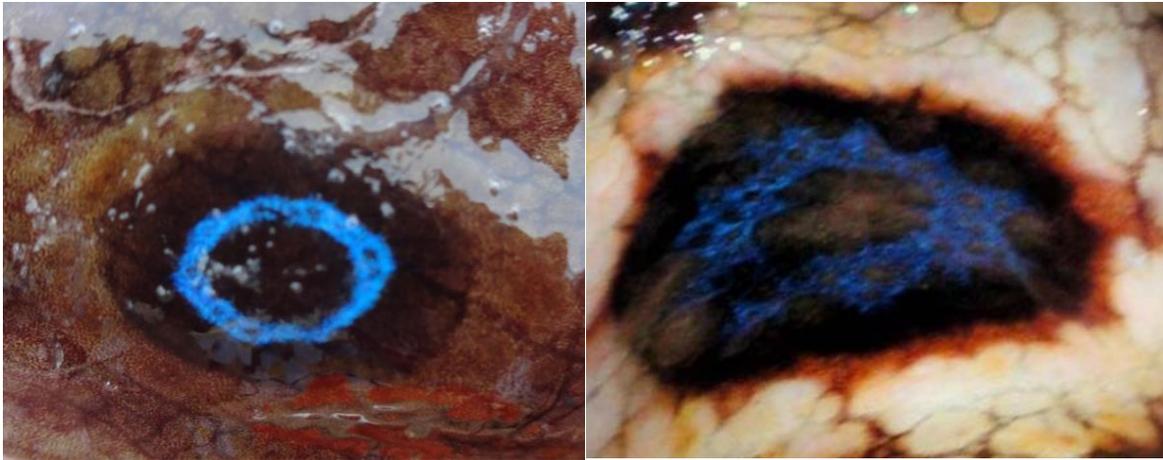
Las especies explotadas en Baja California Sur son *Octopus bimaculatus* (Verrill, 1883) en invierno y *O. hubbsorum* (Berry, 1953) y *O. rubescens* (Berry, 1953) durante el verano (SAGARPA, DOF, 2004). También la especie *O. bimaculoides* es explotada en la región, aunque de ella no se tiene conocimiento oficial de captura y tampoco es mencionada en la CNP.

El pulpo de dos manchas *O. bimaculoides* (Tabla I) habita en regiones someras de plataformas continentales desde las costas centrales de California hasta las costas de Baja California (Sinn, 2008), aunque también ha sido reportada su presencia más al sur, en Bahía Magdalena (Ibarra-García, 2012). Esta especie habita arrecifes rocosos, bosques de "kelp" (*Macrocystis pyrifera*; Linnaeus; C.Agardh, 1820) y fondos lodosos (Sinn, 2008), como la mayoría de pulpos de aguas someras tiene un ciclo de vida corto (12-17 meses), donde las hembras adultas depositan 400-800 huevos de gran tamaño (16-18 mm de largo) con forma de lágrima, de los cuales eclosionan crías bentónicas relativamente bien desarrolladas después de un periodo de incubación de aproximadamente 82 días, dependiendo la temperatura (Forsythe y Hanlon, 1988 a, b); inmediatamente después de la eclosión, los juveniles asumen un modo de vida bentónico. Se desconoce acerca de la ecología del forrajeo de los juveniles en esta especie, pero en condiciones de laboratorio son consumidores generalistas, alimentándose de pequeños camarones, cangrejos, bivalvos, peces y gasterópodos (Forsythe y Hanlon, 1988 a, b; Sinn, 2008).

Tabla I. **Posición taxonómica del pulpo de dos manchas *Octopus bimaculoides***

<b>Phyllum</b>	Mollusca
<b>Clase</b>	Cephalopoda
<b>Subclase</b>	Coleoidea
<b>Superorden</b>	Octobranchia
<b>Orden</b>	Octopoda
<b>Suborden</b>	Incirrina
<b>Familia</b>	Octopodidae
<b>Subfamilia</b>	Octopodinae
<b>Género</b>	<i>Octopus</i>
<b>Especie</b>	<i>Octopus bimaculoides</i> (Pickford y McConnaughey, 1949)

*Octopus bimaculoides* y *O. bimaculatus* son especies similares morfológicamente, siendo casi indistinguible una de la otra y además las tallas de ambas se traslapan, aunque *O. bimaculatus* posee las mayores; aunado a esto ambas presentan una distribución geográfica parecida. La característica morfológica que las distingue es que ambas especies poseen un par de ocelos ubicados cada uno en el manto debajo de los ojos entre el segundo y tercer par de brazos (Rodríguez-García, 2010) y cada especie posee una distinta conformación de los mismos: *O. bimaculoides* presenta un círculo de puntos iridiscentes color azul y en forma de collar de perlas (Fig. 1.), mientras que *O. bimaculatus* posee una forma estrellada (Jereb *et al.*, 2010). Otra característica que las distingue es el tamaño de huevos que depositan, *O. bimaculatus* posee huevos pequeños (2-4 mm) y paralarvas planctónicas; a diferencia de *O. bimaculoides* que deposita huevos de tamaño grande (16-18 mm) y sus crías son bentónicas (Jereb *et al.*, 2010).



**Figura 1.** Patrón de ocelos en las especies *Octopus bimaculoides* (izquierda; Fotografía: Mora-Zamacona, P) y *O. imaculatus* (derecha; Fotografía Rodríguez-García, 2010).

Generar información biológica que ayude a llevar a cabo un manejo adecuado de las pesquerías es de gran importancia, como lo son los estudios de edad y crecimiento, los cuales son la base para determinar otros parámetros poblacionales entre ellos la tasa de mortalidad y de productividad, que a su vez sustentan herramientas de regulación y administración pesquera, entre las que destacan las tasas de explotación, cuotas de captura y cantidad de permisos asignados (Campana, 2001).

## 2 ANTECEDENTES

El crecimiento de los cefalópodos se considera uno de los más rápidos entre los animales, no obstante, los estudios dedicados a su análisis son relativamente recientes. Los primeros trabajos sobre crecimiento y longevidad de los cefalópodos se realizaron en la década de los 60's. Young (1960) observó por primera vez patrones concéntricos en estatolitos de *O. vulgaris*, Clarke (1965) observó la existencia de bandas concéntricas en la pared lateral de las mandíbulas inferiores del calamar *Moroteuthis ingens* (Smith, 1881) y más adelante, Clarke (1966) sugirió la utilidad de los estatolitos para determinar la edad de cefalópodos, debido a que observó bandas de crecimiento en estas estructuras de distintos cefalópodos pertenecientes a la familia Ommastrephidae.

La estimación de edad y crecimiento puede realizarse por métodos directos e indirectos, ambos han sido aplicados a cefalópodos (Canali *et al.*, 2011). Métodos indirectos como el análisis de progresión modal (MPA por sus siglas en inglés) han resultado ineficaces para estimar la edad y describir el crecimiento en cefalópodos, principalmente debido a que su crecimiento parece estar influenciado por factores bióticos y abióticos que conllevan a una gran variabilidad individual (Semmens *et al.*, 2004; Boyle y Rodhouse, 2005; Leporati *et al.*, 2008; Canali *et al.*, 2011; Villegas-Bárcenas *et al.*, 2014), incluso entre organismos pertenecientes a la misma cohorte o nacidos en el mismo evento reproductivo, concluyendo con dichos estudios que el tamaño corporal (peso y longitud dorsal del manto) no es un indicador confiable de la edad (Semmens *et al.*, 2011). Otro método indirecto que se ha usado para conocer el crecimiento en estos organismos es el de marcaje-recaptura; sin embargo, resulta complicado de interpretar debido a factores como la mortalidad por marcaje, la reducción de crecimiento debido al estrés, la incapacidad de predecir el crecimiento previo al marcaje y la baja tasa de recaptura (Semmens *et al.*, 2004; Boyle y Rodhouse, 2005; Leporati *et al.*, 2008).

En cuanto a métodos directos, una técnica que ha sido implementada recientemente es la cuantificación histológica de lipofuscina acumulada en el tejido nervioso, la cual es proporcional a la edad fisiológica y se utiliza a su vez como un aproximado de la edad cronológica (Leporati *et al.*, 2008). Con esta técnica Doubleday y Semmens (2011) cuantificaron la lipofuscina presente en el cerebro de octópodos de la especie *O. pallidus* de distinta edad mantenidos en cautiverio y encontraron una fuerte relación con la edad cronológica ( $R^2=0.86$ ). También encontraron que la concentración del pigmento no está relacionada con el sexo, la temperatura, ni el peso.

Por otro lado, la estimación de la edad con base en la lectura de incrementos en estructuras duras es un método directo que ha sido ampliamente utilizado en cefalópodos. En calamares y sepias se han estudiado los gladios y sepiones, respectivamente, y se han encontrado incrementos periódicos que pueden utilizarse para estimar su edad (Ré y Narciso, 1994; Pérez *et al.*, 2006; Krstulovic, 2008). Otra

estructura que ha sido muy utilizada es el estatolito, el cual al ser pulido muestra una serie de incrementos concéntricos que posiblemente tengan un depósito diario (Lipinski, 1986; Jackson, 1990; Pérez *et al.*, 2006), no obstante, a pesar de que los estatolitos han demostrado ser buenos estimadores de la edad para varias especies de calamar, en pulpos no ha ocurrido lo mismo, debido a que en estos el proceso de mineralización es distinto y no es posible identificar anillos de crecimiento (Rocha, 2003; Krstulovic, 2008; Leporati *et al.*, 2008).

Para los estudios de edad en octópodos se han utilizado diversas estructuras, incluyendo los estiletes (Doubleday *et al.*, 2006; Leporati *et al.*, 2008; Hermosilla *et al.*, 2010), los lentes oculares (Baqueiro *et al.*, 2011) y las mandíbulas (Raya y Hernández-González, 1998; Hernández-López y Castro-Hernández, 2001; Perales-Raya *et al.*, 2010; Canali *et al.*, 2011; Castanhari y Tomás, 2012).

Los estiletes son estructuras pareadas y elongadas, también conocidas como concha vestigial (Leporati *et al.*, 2008) y presentan anillos concéntricos que han sido utilizados para estimar la edad. Doubleday *et al.* (2006) validaron la formación diaria de incrementos en los estiletes de *O. pallidus* en cautiverio, de forma similar Hermosilla *et al.* (2010) validaron el depósito diario de anillos para *O. vulgaris* utilizando una marca química (Oxitetraciclina) en estiletes de organismos mantenidos en laboratorio. Asimismo, Ibarra-García (2012) validó la formación diaria de anillos de crecimiento en estiletes de paralarvas de la especie *O. bimaculoides* hasta los 16 días de vida.

En cuanto a los estudios de edad y crecimiento utilizando los lentes oculares de octópodos, Baqueiro *et al.* (2011) estudiaron el peso y tamaño de los lentes oculares así como los anillos de crecimiento de dichas estructuras para la especie *Enteroctopus megalocyathus*. Los autores encontraron un valor bajo de correlación ( $R^2 = 0.35$ ) entre el peso de los organismos y el peso de los lentes oculares, pero mencionan que posiblemente el número de anillos presentes en los lentes oculares corresponde a la edad del organismo, aunque no mencionan ningún valor de referencia.

Raya y Hernández-González (1998) fueron los primeros en estimar la edad y el crecimiento de una especie de pulpo mediante sus mandíbulas, ellos estudiaron el pulpo común *O. vulgaris* y observaron un patrón de incrementos con un ancho similar en cortes sagitales del rostro de mandíbulas inferiores y superiores de organismos adultos. Para la observación de los incrementos utilizaron tres técnicas: observación directa bajo reflejo oblicuo de luz del microscopio óptico, uso de cinta de replicación de acetato y observación al microscopio electrónico de barrido; los autores concluyeron que la mejor técnica es la observación directa bajo reflejo oblicuo de luz del microscopio óptico y mencionan que es posible que los incrementos se depositen diariamente. Asimismo, hablan de la existencia de erosión en el rostro del pico producida durante la alimentación a lo largo de la vida del organismo, lo cual puede originar subestimaciones.

Hernández-López y Castro-Hernández (2001) desarrollaron otra técnica para estimar la edad en mandíbulas de *O. vulgaris*, realizaron cortes sagitales a picos inferiores y superiores de paralarvas y adultos obteniendo dos secciones simétricas y encontraron en las mandíbulas superiores un patrón concéntrico de bandas depositadas en la cara interna de la pared lateral a partir del rostro y hasta al margen opuesto; este patrón no fue encontrado en los picos inferiores. Con base en lo anterior, los autores concluyen que las mandíbulas inferiores no son de utilidad para el conteo de incrementos en la pared lateral, mientras que con las mandíbulas superiores de paralarvas validaron la formación diaria de incrementos hasta los 27 días de vida.

Posteriormente Perales-Raya *et al.* (2010) compararon las técnicas de Raya y Hernández-González (1998) conteo de marcas en parte interna del rostro y Hernández-López y Castro-Hernández (2001) conteo de incrementos en la pared lateral y evaluaron la precisión de ambas técnicas. Los autores concluyen que la estimación de edad en la sección sagital del rostro es más precisa que en la pared lateral, sin embargo recomiendan el uso de esta última técnica debido a su simplicidad y rapidez; de manera adicional, los autores implementaron el uso de epifluorescencia y de software de análisis de imágenes para mejorar la observación y

el conteo de los incrementos. De igual forma Castanhari y Tomás (2012) compararon las técnicas de Raya y Hernández-González (1998) y Hernández-López y Castro-Hernández (2001) para estimar la edad de *O. vulgaris* de las costas de Brasil, y recomiendan de igual forma el conteo de incrementos en la pared lateral (Hernández-López y Castro-Hernández, 2001) por su sencilla y rápida preparación.

Canali *et al.* (2011) estimaron la edad y crecimiento en la pared lateral de mandíbulas superiores de *O. vulgaris* capturados y mantenidos en laboratorio, para lo cual implementaron el marcaje por choque térmico que consiste en introducir organismos vivos en agua con una temperatura de 4°C por cinco minutos, lo cual induce la formación de una marca característica en la pared lateral del pico después de la cual el depósito continúa normalmente. La marca formada por el choque térmico sirvió a los autores como punto de referencia para validar el depósito diario de marcas de crecimiento durante el periodo comprendido entre el marcaje y aproximadamente 30 días.

Recientemente, Villegas-Bárceñas *et al.* (2014) validaron el depósito diario de marcas de crecimiento en la sección sagital del rostro de mandíbulas de *Octopus maya* para organismos mantenidos en cautiverio desde su eclosión hasta 122 días de vida, y demostraron que el depósito de las mismas comienza a partir del día de la eclosión.

### **3 JUSTIFICACIÓN**

Los octópodos, al igual que los demás cefalópodos, se caracterizan por tener tasas de crecimiento excepcionalmente altas, llegando a grandes tallas en poco tiempo y teniendo tasas elevadas de producción de biomasa en sus poblaciones. Esto los convierte en un recurso con gran potencial para la explotación.

Debido a las características propias de los cefalópodos, como su amplia variabilidad en el crecimiento individual y el constante reclutamiento en sus poblaciones, el método de lectura de incrementos en estructuras duras es el más indicado para estimar su edad y describir su crecimiento.

*Octopus bimaculoides* es explotado comercialmente en Baja California Sur, sin embargo no existe una pesquería bien establecida de este recurso ni el reglamento adecuado que asegure una explotación sustentable del mismo, debido a que su captura se maneja genéricamente en pulpos y a la semejanza morfológica con *O. bimaculatus*. Confundir estas especies puede resultar en la sobreexplotación de las poblaciones de *O. bimaculoides* y la sobreestimación de las poblaciones de *O. bimaculatus*.

Es por ello que resulta importante generar información biológica específica que ayude a llevar a cabo un manejo adecuado, como lo son los estudios de edad y crecimiento, los cuales son la base para determinar otros parámetros poblacionales, entre ellos la tasa de mortalidad, edad a la madurez y la esperanza de vida.

Por lo tanto, en este estudio se estima la edad y crecimiento de *O. bimaculoides* con base en el conteo de marcas de crecimiento en las mandíbulas de los mismos.

## **4 OBJETIVOS**

### *- Objetivo General*

Estimar la edad y describir el patrón de crecimiento individual de organismos adultos de la especie *Octopus bimaculoides* capturados en Bahía Magdalena, con base en la lectura de marcas de crecimiento en la pared lateral de mandíbulas superiores.

### *- Objetivos Particulares*

Describir la relación longitud dorsal de manto-peso total de los organismos adultos del pulpo *O. bimaculoides*.

Verificar la relación existente entre el crecimiento somático y el crecimiento de las mandíbulas de *O. bimaculoides*.

Estimar la edad de *O. bimaculoides* con base en la lectura de marcas de crecimiento en la pared lateral de mandíbulas superiores.

Describir el modelo con un mejor ajuste al crecimiento de *O. bimaculoides* en Bahía Magdalena según los datos obtenidos.

Calcular las fechas de eclosión de acuerdo con las edades estimadas en mandíbulas superiores.

Calcular la tasa diaria de crecimiento de los organismos adultos del pulpo *O. bimaculoides*.

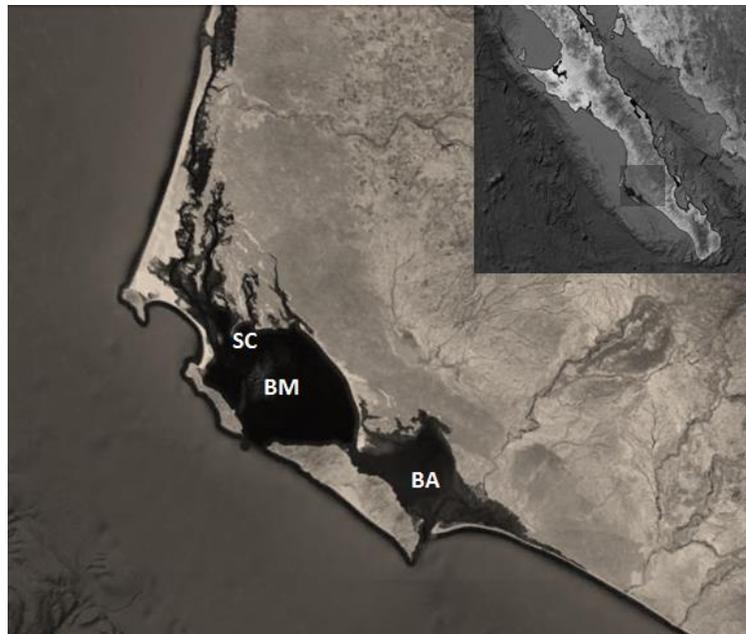
## 5 MATERIAL Y MÉTODOS

### 5.1. Área de estudio

El complejo lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas se localiza en la costa suroccidental de Baja California Sur, en el Océano Pacífico (Fig. 2), se ubica a una Latitud Norte entre los 24° 16' y 25° 45'; y una Longitud Oeste entre los 111° 20' y 112° 18'. Se encuentra dividido en tres zonas bien diferenciadas: zona noroeste o zona de canales (137 km<sup>2</sup>), zona central o Bahía Magdalena (883 km<sup>2</sup>) y zona sureste o Bahía Almejas (370 km<sup>2</sup>). Bahía Magdalena se encuentra conectada a mar abierto por medio de una boca ancha de 5.6 km de ancho con aproximadamente 38 m de profundidad, la cual se localiza entre Punta Entrada (Isla Magdalena) y Punta Redonda (Isla Margarita); a partir de esta boca se extiende un canal de entre 15-30 m de profundidad que comunica con Puerto San Carlos. La parte central de la Bahía tiene una profundidad de 15-20m, la cual disminuye con una pendiente suave hacia la costa, el sustrato es areno-pedregoso a rocoso (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975; Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).

En general, el sistema se encuentra definido por características antiestuarinas, las cuales son producto de una alta evaporación y la ausencia de aportes constantes de agua dulce, una precipitación reducida y poca afluencia de la misma (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975). El sistema se caracteriza por una alta producción de materia orgánica, debido en gran medida a los amplios bosques de manglar que se extienden en las tres zonas (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007). Por otro lado, la entrada de agua

oceánica a través de los canales durante el flujo de mareas y los eventos de surgencias costeras contribuye de igual forma a la productividad del sistema, ya que acarrea nutrientes necesarios para la actividad fotosintética, mientras que durante el refluo exporta altas concentraciones de fitoplancton al océano adyacente (Lluch-Belda *et al.*, 2000; Zaytsev *et al.*, 2003). El sistema se encuentra influenciado por la Corriente de California y la Contracorriente Costera, las cuales convergen acarreando agua fría del norte y agua cálida del sur, respectivamente; y originan un sistema frontal localizado en la parte oceánica frente a Bahía Magdalena que se mantiene por más de nueve meses (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).



**Figura 2.** Complejo lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas. Se muestra la localización de Puerto San Carlos (SC), Bahía Magdalena (BM) y Bahía Almejas (BA) (tomado de Google-Earth).

En particular, Bahía Magdalena posee aguas con temperatura y salinidad menor en comparación con las otras zonas del complejo lagunar, en gran medida esto se debe al constante intercambio de agua que ocurre con la zona oceánica adyacente. El promedio de la temperatura superficial del mar varía ampliamente durante el año, presentando una mínima de 17.8° C en mayo y una máxima de 29° C en agosto (Lluch-Belda *et al.*, 2000).

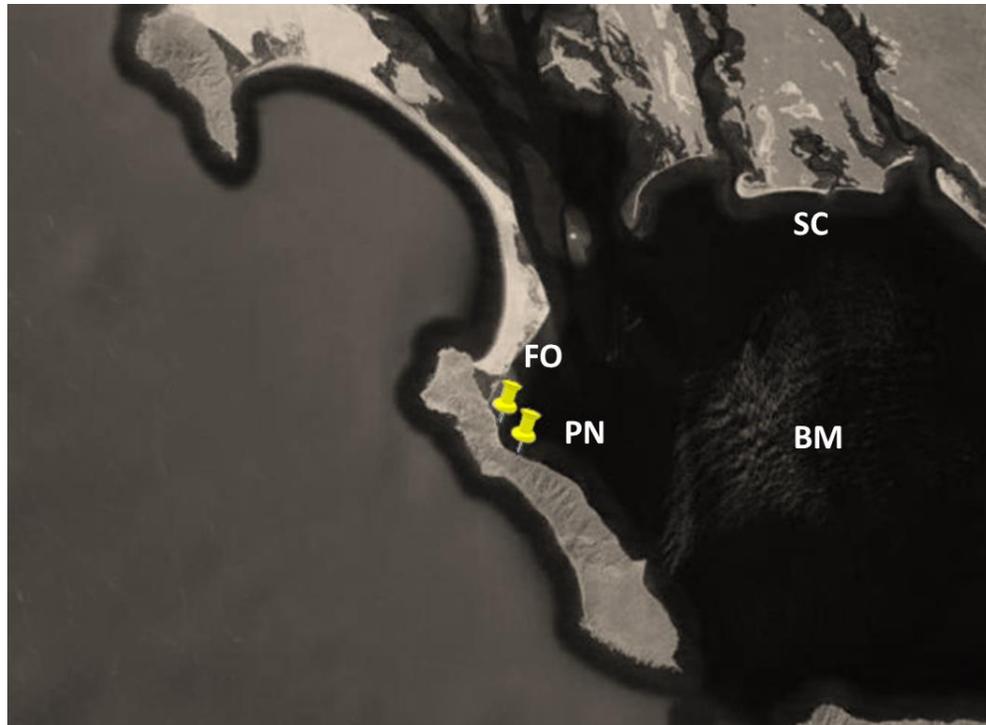
## 5.2. Trabajo de campo

Las muestras empleadas en este estudio provienen de dos fuentes: 19 mandíbulas de *Octopus bimaculoides* preservadas en alcohol al 96% proporcionadas por el laboratorio de Cefalópodos (CIBNOR) pertenecientes a organismos muestreados en Bahía Magdalena en el periodo de febrero a abril de 2011, los cuales fueron analizados en Ibarra-García (2012); y 46 mandíbulas de *Octopus bimaculoides* muestreados en Bahía Magdalena en abril de 2013 y en noviembre del mismo año (Tabla II). Los muestreos se llevaron a cabo en dos sitios de Bahía Magdalena, conocidos localmente como “frente de la obra” (24°38'27.5” Latitud Norte y 112°08'22.5” Longitud Oeste) y “piedra negra” (24° 37' 44.7” Latitud Norte y 112° 07' 50.5” Longitud Oeste; Fig. 3) gracias al apoyo y autorización de la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera (SCPP) Bahía Magdalena.

La pesca de los organismos muestreados en 2011 se realizó por medio de buceo libre y sin herramientas, con especial cuidado de no herir a los organismos ya que éstos fueron transportados vivos a las instalaciones del laboratorio de cefalópodos en el CIBNOR; por otro lado, los organismos muestreados en 2013 fueron pescados con gancho y conservados en hielo. Todos los organismos fueron pescados a una profundidad de aproximadamente 3 m, cada individuo fue pesado y medido *in situ* y se registró la Longitud Dorsal de Manto (LDM), utilizando una cinta métrica con una precisión de  $\pm 0.1$  cm; y el Peso Total (PT), con ayuda de una balanza de 6 kg de capacidad y una precisión de  $\pm 20$  g.

**Tabla II. Organismos extraídos en Bahía Magdalena durante febrero-abril 2011, abril 2013 y noviembre 2013.**

Condición	Hembra	Macho	Subtotal	Fecha de muestreo
<b>OH 96%</b>	5	14	19	02/2011
<b>Congelado</b>	4	10	14	04/2013
<b>Congelado</b>	13	19	32	11/2013
<b>TOTAL</b>	22	43	65	



**Figura 3.** Puntos de muestreo en Bahía Magdalena (BM), donde (FO) es “Frente a la obra”, (PN) Piedra Negra y (SC) es Puerto San Carlos (tomado de Google-Earth).

### **5.3. Estudio preliminar**

Se realizó un procesamiento preliminar de 10 mandíbulas superiores e inferiores de *O. bimaculoides* (no incluidas en este trabajo) para definir y detallar la técnica a utilizar para el procesamiento y la lectura de marcas de crecimiento, teniendo en cuenta las recomendaciones de Hernández-López y Castro-Hernández (2001).

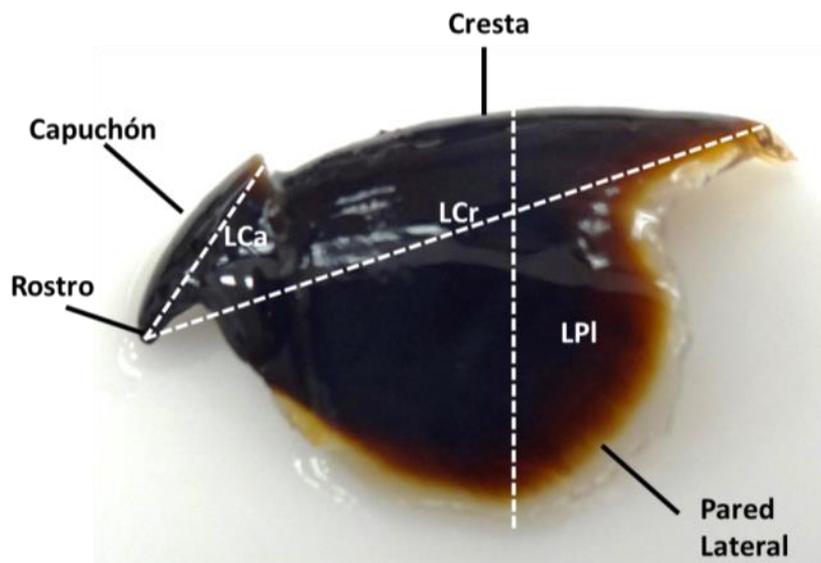
### **5.4. Trabajo de laboratorio**

Las mandíbulas que se encontraban preservadas en alcohol 96° fueron mantenidas en agua dulce por 4 días para su rehidratación, siguiendo las observaciones del trabajo de Perales-Raya *et al.* (2010).

Por otro lado, se realizó la extracción de mandíbulas de los ejemplares que se mantuvieron congelados haciendo una pequeña incisión en la base de los brazos o simplemente retirándolas con los dedos, las mandíbulas se lavaron con agua corriente para retirar los restos de tejido y mucosidad y se mantuvieron en agua dulce para su posterior análisis. Se realizaron recambios del agua cada tres días para evitar la descomposición de las estructuras.

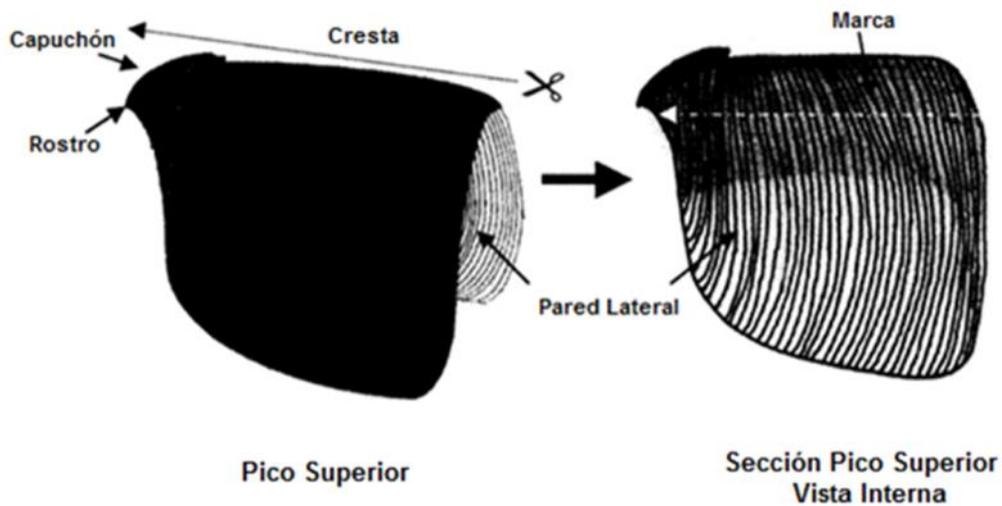
Para el procesamiento de las mandíbulas superiores se siguió la metodología propuesta por Hernández-López y Castro-Hernández (2001), implementando el uso de iluminación superior de luz ultravioleta (UV) al momento de realizar la toma de fotografías para tener un mejor contraste de las marcas de crecimiento.

En primera instancia, empleando un vernier digital con una precisión de 0.01 mm se tomaron medidas morfométricas de los picos (Fig. 4), Longitud de la Cresta (LCr) y Longitud del Capuchón (LCa), de acuerdo a Clarke (1962); y Longitud de la Pared Lateral (LPI) de acuerdo a Mejía-Rebollo (2003).



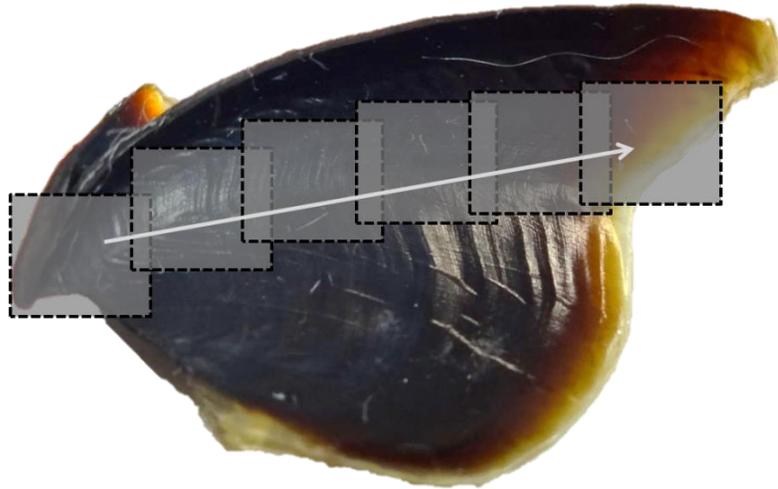
**Figura 4.** Medidas morfométricas de la mandíbula superior utilizadas en el presente estudio: Longitud de la Cresta (LCr), Longitud del Capuchón (LCa), y Longitud de la Pared Lateral (LPI) (Fotografía: Mora-Zamacona, P.).

Posteriormente, se realizó un corte sagital a cada uno de los picos superiores con ayuda de tijeras y bisturí obteniendo dos secciones simétricas de cada mandíbula (Fig. 5). Para la observación de las marcas de crecimiento se seleccionó una sección (la que se encontraba en mejor estado) y se procedió a observar la cara interna de la pared lateral con ayuda de un estereoscopio marca Carl Zeiss modelo Stemi DV4 empleando luz UV incidente desde la parte superior.



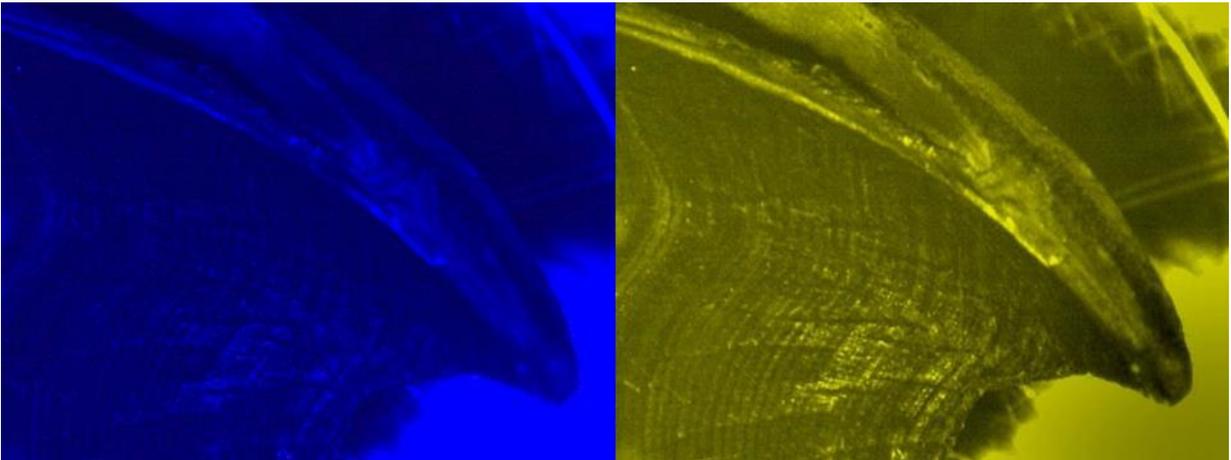
**Figura 5.** Corte sagital de mandíbula superior de pulpo y vista interna de una sección resultante (derecha), donde se observan marcas de crecimiento. Tomado y modificado de Hernández-López y Castro-Hernández (2001).

Se tomaron fotografías de cada sección observada con una cámara de microimagen (Carl Zeiss AxioCam ERc 5s) utilizando los objetivos 20x y 32x. Al tomar las fotografías se tuvo especial cuidado de tener representada la totalidad de la superficie de la sección de la mandíbula superior (Fig. 6).



**Figura 6.** Ejemplificación de la captura de fotografías de la pared lateral de las mandíbulas superiores, cubriendo en su totalidad la línea continua de conteo de marcas de crecimiento (Fotografía: Mora-Zamacona, P.).

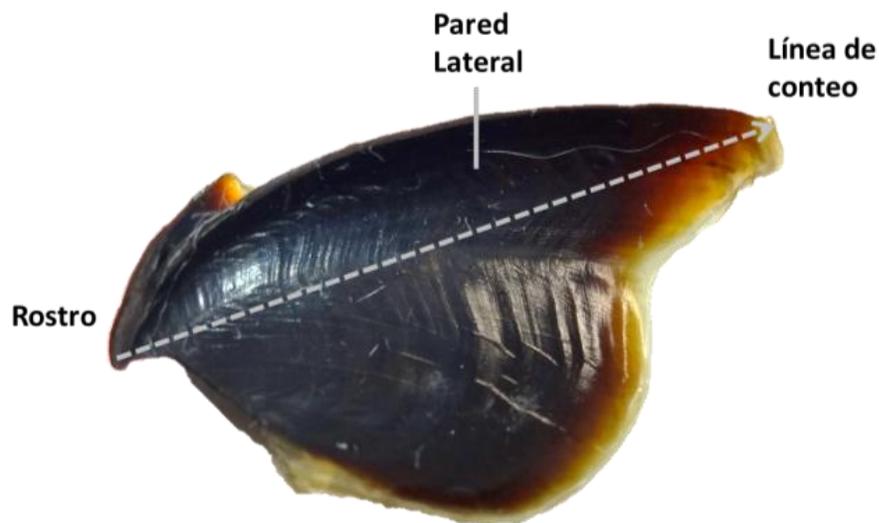
Las fotografías capturadas fueron editadas con el software *Corel Photo Paint X6*, ajustando el contraste y brillo, y modificando el matiz de color para resaltar las marcas de crecimiento (Fig. 7).



**Figura 7.** Marcas de crecimiento observadas en la pared lateral de una mandíbula superior de *O. bimaculoides*. Imagen original UV (izquierda) y editada con el software *Corel Photo Paint X6* (derecha) (Fotografías: Mora-Zamacona, P.).

El conteo de las marcas de crecimiento se realizó sobre las fotografías editadas y con ayuda del programa *Axio Vision 4.8.2.* (Carl Zeiss). Las lecturas se llevaron a cabo de manera independiente por dos lectores familiarizados con el tema, acordando previamente los criterios a considerar y sin conocimiento de las características de los organismos (peso, talla y sexo) a los que pertenecían las mandíbulas. Raya y Hernández-González (1998) describen una marca de crecimiento como el conjunto de una banda clara y una oscura, particularmente en este trabajo se contabilizaron las bandas claras debido a su mejor visualización y consenso entre lectores.

La línea de conteo de marcas que se siguió fue a partir del rostro, pasando por la pared lateral del pico, terminando en el borde posterior del mismo (Fig. 8); siguiendo lo propuesto por Hernández-López y Castro-Hernández (2001). En los casos en los que no fue posible realizar un conteo continuo se buscó un área alterna con mejor enfoque.



**Figura 8.** Línea de conteo de marcas de crecimiento en la mandíbula superior de *Octopus bimaculoides* (Fotografía: Mora-Zamacona, P.).

## 5.5. Análisis de datos

- *Estructura de tallas y proporción de sexos*

Se realizó un análisis de frecuencia de tallas considerando los 65 pulpos para conocer la estructura de tallas de los organismos estudiados y se calculó la proporción de sexos (M:H; Cailliet *et al.*, 1996).

- *Relación Longitud Dorsal de Manto-Peso Total (LDM-PT)*

Se calculó la relación LDM-PT para determinar el tipo de crecimiento que presenta *O. bimaculoides*, ajustando la ecuación 1 (Stahl y Gummerson, 1967, citado en: McMahon, 1973):

$$PT = aLDM^b \quad 1)$$

donde *PT* es el peso total en gramos, *LDM* es la longitud dorsal del manto en milímetros, *a* es el intercepto en el peso inicial (*t*=0) y *b* es el coeficiente de alometría.

Se realizó una prueba *t* de Student con un  $\alpha=0.05$  para determinar si el crecimiento de *O. bimaculoides* es isométrico (si *b* = 3) o alométrico (si *b* diferente a 3).

## **5.6. Morfometría mandibular**

Posteriormente se analizó la relación entre la LDM y las distintas medidas morfométricas de las mandíbulas (LCr, LCa y LPI), utilizando una regresión lineal para comparar el crecimiento de la estructura con el crecimiento somático de los organismos; esto con el fin de evaluar la utilidad de la mandíbula superior como estructura descriptiva del crecimiento de la especie (Cailliet *et al.*, 1983).

- *Extrapolación*

Durante la lectura de las mandíbulas, en los segmentos de mandíbula en los que no fue posible la observación de marcas de crecimiento se llevó a cabo una extrapolación tomando como referencia la distancia que abarcaron las 5 marcas de crecimiento visibles contiguas y empleando una escala de 1mm establecida para los

objetivos 20x y 32x. Los picos en los que fue necesario realizar una extrapolación mayor al 20% se descartaron del estudio.

- *Evaluación de la precisión*

Para evaluar la precisión de las lecturas entre ambos lectores se calculó el porcentaje de acuerdo entre ellos (PA). La estimación se llevó a cabo con la siguiente ecuación (Goldman, 2002):

$$PA = \frac{\# \text{ de acuerdos}}{\# \text{ de lecturas}} * 100 \quad 2)$$

donde los acuerdos se consideraron como todos los conteos en los cuales la diferencia entre lectores fuera menor al 10%.

Para evaluar la precisión en las lecturas de las marcas de crecimiento de ambos lectores se realizó la prueba Índice del porcentaje de error promedio (IAPE, por sus siglas en inglés) propuesta por Beamish y Fournier (1981). La ecuación se expresa como sigue:

$$IAPE = \frac{100}{N} \sum_{j=1}^N \left[ \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \left| \frac{X_{ij} - X_j}{X_j} \right| \right] \quad 3)$$

donde  $N$  es el tamaño de muestra,  $R$  es el número de veces que se realizó la lectura de la muestra,  $X_{ij}$  es la  $i$ -ésima estimación de edad del  $j$ -ésimo organismo,  $X_j$  es la edad promedio calculada para el  $j$ -ésimo organismo.

De igual forma, se determinó la reproductibilidad de las lecturas mediante el Coeficiente de Variación (CV), el cual fue propuesto por Chang (1982) y cuya ecuación se expresa como sigue:

$$CV = \frac{100}{N} \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}{X_j}} \quad 4)$$

donde  $N$  es el tamaño de muestra,  $R$  es el número de veces que se realizó la lectura de la muestra,  $X_{ij}$  es la  $i$ -ésima estimación de edad del  $j$ -ésimo organismo,  $X_j$  es la edad promedio calculada para el  $j$ -ésimo organismo.

La asignación de la edad para cada uno de los organismos se realizó considerando solamente las mandíbulas donde la diferencia entre las lecturas de cada uno de los lectores fue  $\leq 10\%$  y correspondió al promedio de la sumatoria de las marcas de crecimiento contabilizadas más las marcas extrapoladas por cada lector. En caso de tener una diferencia superior al 10% se revisaron las lecturas nuevamente (ambos lectores de manera independiente) y si las diferencias persistían las mandíbulas fueron excluidas del análisis.

### **5.7. Estimación de la edad**

La estimación de la edad se realizó con base en la lectura de marcas de crecimiento en la pared lateral de las mandíbulas superiores, asumiendo que cada marca corresponde a un día de vida del organismo (Oosthuizen, 2003; Hermosilla *et al.*, 2010; Canali *et al.*, 2011; Villegas-Bárceñas *et al.*, 2014).

### **5.8. Patrón de crecimiento individual**

Para la descripción del patrón de crecimiento individual de *O. bimaculoides* se seleccionaron dos familias de modelos de crecimiento: asintóticos y no asintóticos (Tabla III). En particular para los modelos asintóticos se evaluaron dos casos del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, el modelo de tres parámetros y von Bertalanffy de dos parámetros, debido a que se contó con información de la talla al momento de la eclosión (*L<sub>0</sub>*; Ibarra-García, com. pers.).

**Tabla III. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de talla y edad de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides*.**

Tipo	Modelo	Parámetros	Ecuación
Asintótico	von Bertalanffy (2 parámetros)	$L_{\infty}$ =talla asintótica $K$ =tasa de crecimiento $L_0$ =talla media al nacer (conocido)	$Lt = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0)e^{-Kt}$
	von Bertalanffy (3 parámetros)	$L_{\infty}$ =talla asintótica $K$ =tasa de crecimiento $t_0$ =edad teórica a la talla 0	$Lt = L_{\infty}[1 - e^{(-k(t-t_0))}]$
	Gompertz	$L_{\infty}$ =talla asintótica $K$ =disminución en la tasa de crecimiento $t_0$ =edad teórica a la talla 0	$Lt = L_{\infty} * e^{(-e^{(-k(t-t_0)})}$
	Logístico	$L_{\infty}$ =talla asintótica $K$ =parámetro adimensional $T_0$ =edad teórica a la talla 0	$Lt = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{(-k(t-t_0))}}$
No asintótico	Schnute (caso 3)	$b$ =relación del incremento del crecimiento (define la curvatura) $y_1$ =talla del organismos más joven $y_2$ =talla del organismo más viejo	$Lt = \left[ y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{t - T_1}{T_2 - T_1} \right]^{\frac{1}{b}}$
	Tanaka	$a$ =tasa máxima de crecimiento $c$ =edad a la que la tasa de crecimiento es máxima $d$ =talla a la que el crecimiento es máximo $f$ =medida de la tasa de cambio de la tasa de crecimiento	$Lt = \frac{1}{\sqrt{f}} LN \left  2f(t - c) + 2\sqrt{f^2(t - c)^2 + fa} + d \right $

- *Máxima verosimilitud*

El cálculo de los parámetros de cada modelo de crecimiento se realizó por medio de iteraciones empleando el algoritmo de Newton, asumiendo una distribución log-normal de los residuos y maximizando la función objetivo, la cual se obtuvo de la sumatoria del logaritmo natural negativo de verosimilitud ( $-\ln L$ ) calculada con la siguiente ecuación:

$$-\ln L(\theta | \text{datos}) = \sum_t \left[ -\frac{1}{2} \ln(2\pi) \right] - \left[ -\frac{1}{2} \ln(\sigma^2) - \left( \frac{\ln Y(t_{obs}) - \ln Y(t_{est})}{2\sigma^2} \right)^2 \right] \quad 5)$$

donde  $-\ln L(\theta | \text{datos})$  es la estimación del valor más probable de los parámetros dados los datos observados,  $\theta$  son los parámetros de cada modelo candidato,  $\ln Y(t_{obs}) - \ln Y(t_{est})^2$  es la diferencia entre la LDM observada y la LDM estimada con el modelo de crecimiento, es decir, los residuos; y  $\sigma$  es la desviación estándar, la cual se calculó con la ecuación descrita a continuación:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n [\ln Y(t_{obs}) - \ln Y(t_{est})]^2} \quad (6)$$

donde  $n$  es el tamaño de muestra,  $t_{obs}$  es la LDM observada y  $t_{est}$  LDM estimada con el modelo de crecimiento.

Para el cálculo de los intervalos de confianza de los parámetros se realizaron perfiles de verosimilitud basados en una distribución  $X^2$  con  $n=1$  grados de libertad ( $p>0.05$ ), como se muestra en la siguiente ecuación (Morales-Bojórquez y Nevárez-Martínez, 2005):

$$2[L(Y|\theta) - L(Y|\theta_{est})] < X_{1,1-\alpha}^2 \quad (7)$$

donde  $L(Y|\theta)$  es el logaritmo natural negativo de verosimilitud del valor más probable de  $\theta$ , mientras que  $X_{1,1-\alpha}^2$  es el valor de la distribución  $X^2$  con 1 grado de libertad y ( $p>0.05$ ). De forma que los valores de  $\theta$  que se encuentren bajo la distribución  $X^2$  con 1 g.l. a un 95% de confianza y tengan un valor menor a 3.84, constituirán los intervalos de confianza para los  $\theta$  parámetros de los modelos (Polacheck *et al.*, 1993).

## 5.9. Selección del modelo de crecimiento

Para la selección del modelo que mejor describe la relación de la talla respecto a la edad se empleó el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés), el cual evalúa la distancia del modelo con respecto a la realidad (distancia de Kullack-Leibler) empleando el logaritmo natural negativo de verosimilitud. El AIC penaliza el número de parámetros, siguiendo el principio de parsimonia, de forma que el mejor

modelo será el que presente un menor valor de AIC (Burnham y Anderson, 2002). La ecuación para calcular AIC es la siguiente:

$$AIC = (2 * -LnL) + (2 * K) \quad 8)$$

Donde  $-LnL$  es el logaritmo natural negativo de verosimilitud obtenido para el modelo candidato y  $K$  es el número de parámetros estimados en cada modelo.

Debido al tamaño de muestra que se empleó para el presente estudio se optó por utilizar la ecuación de AIC corregido ( $AIC_c$ ), como sugieren Burnham y Anderson (2002) que mencionan que para tamaños de muestra pequeños donde  $n/K < 40$ , (siendo  $n$  el tamaño de muestra y  $K$  el número de parámetros) es recomendable corregir AIC con la siguiente ecuación:

$$AIC_c = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-K-1} \quad 9)$$

Por otro lado, se estimaron las diferencias de Akaike ( $\Delta_i$ ) para conocer el soporte estadístico de los modelos de crecimiento. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002) valores de  $\Delta_i > 10$  corresponden a modelos que carecen de soporte estadístico y no deben de considerarse;  $4 < \Delta_i < 7$  son modelos con poco soporte y los valores  $\Delta_i < 2$  son modelos con alto soporte estadístico que pueden considerarse como modelos alternativos. La ecuación para calcular el  $\Delta_i$  se expresa como sigue:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min} \quad 10)$$

Donde  $AIC_i$  es el criterio de Akaike corregido del modelo candidato y  $AIC_{min}$  es el criterio de Akaike corregido del modelo con el menor valor.

Para conocer la evidencia a favor que tiene cada uno de los modelos candidatos se calcularon las ponderaciones de Akaike ( $W_i$ ), como muestra la siguiente ecuación (Burnham y Anderson, 2002):

$$W_i = \frac{e^{-0.5\Delta_i}}{\sum_{k=1}^a e^{-0.5\Delta_k}} \quad 11)$$

### 5.10. Fechas de eclosión

Se calcularon las fechas de eclosión con base en las edades estimadas para cada organismo, para lo cual se realizó un retro cálculo tomando en cuenta la fecha de captura de los mismos.

### 5.11. Tasa de crecimiento

Se calculó la tasa diaria de crecimiento (TDC; Ricker, 1958) utilizando la LDM agrupada en intervalos de 20 días, la cual fue estimada con el modelo seleccionado como el mejor. Para el cálculo de esta tasa se excluyó el organismo más joven (82 días) y el más longevo (251 días), ya que sólo representaban un dato para su respectivo intervalo. La ecuación utilizada se expresa a continuación:

$$TDC = \frac{LDM_2 - LDM_1}{t_2 - t_1} \quad 12)$$

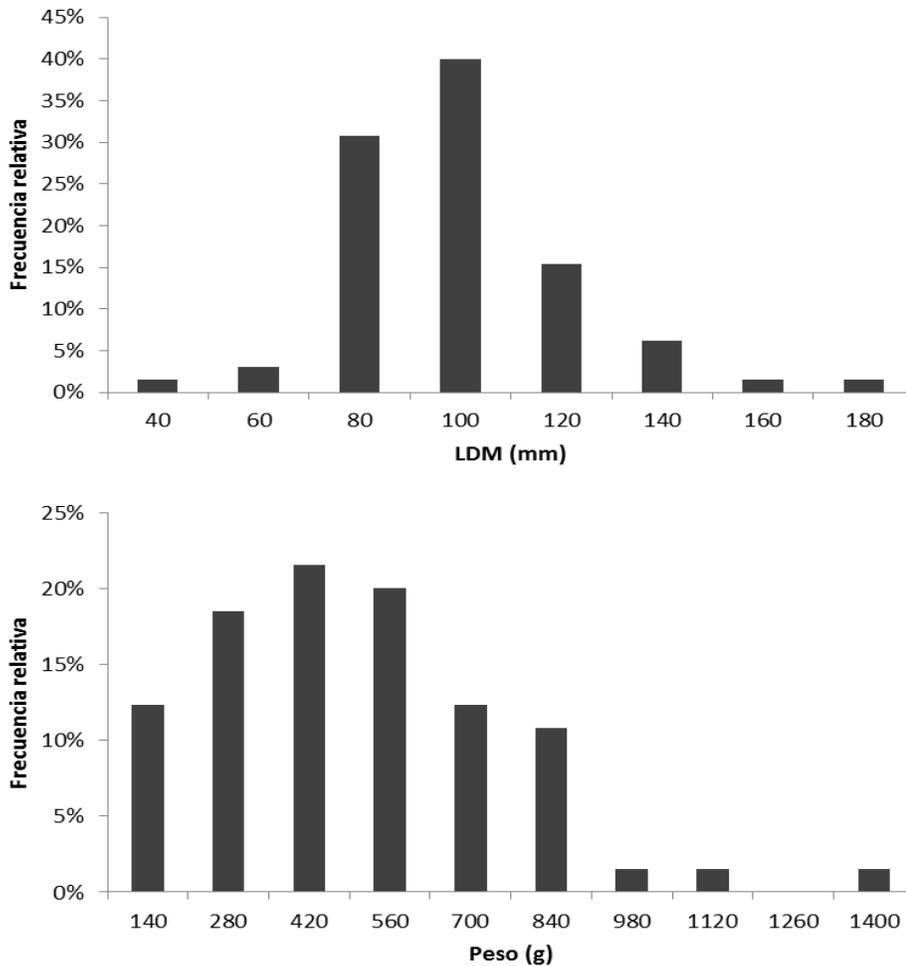
donde  $LDM_2$  es la longitud dorsal de manto al final de cada intervalo,  $LDM_1$  es la longitud dorsal de manto al comienzo de cada intervalo de edad y  $t_2 - t_1$  es el intervalo de edad en días.

## 6 RESULTADOS

### 6.1. Estructura de tallas y proporción de sexos

En el análisis de frecuencia de tallas se observó un intervalo de tallas de 22 a 170 mm LDM, con un promedio de 91.61 mm LDM y una moda comprendida en el intervalo 81-100 mm LDM (Fig. 9a).

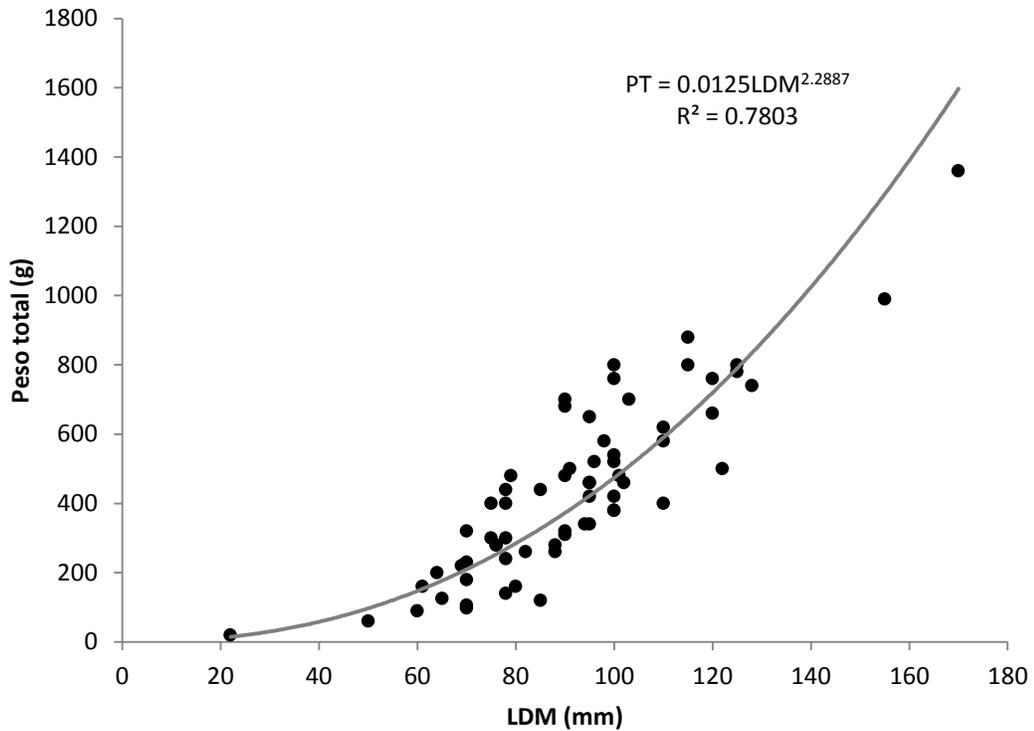
Por otro lado, el PT osciló entre 20 y 1360 g, con una media de 440.9 g y una moda comprendida en el intervalo 281-420 g PT (Fig. 9b). La proporción de sexos fue de 1.95 machos por cada hembra (1.95:1).



**Figura 9.** Distribución de frecuencias relativas de LDM (a) y de PT (b) de organismos de la especie *O. bimaculoides*.

## 6.2. Relación LDM-PT

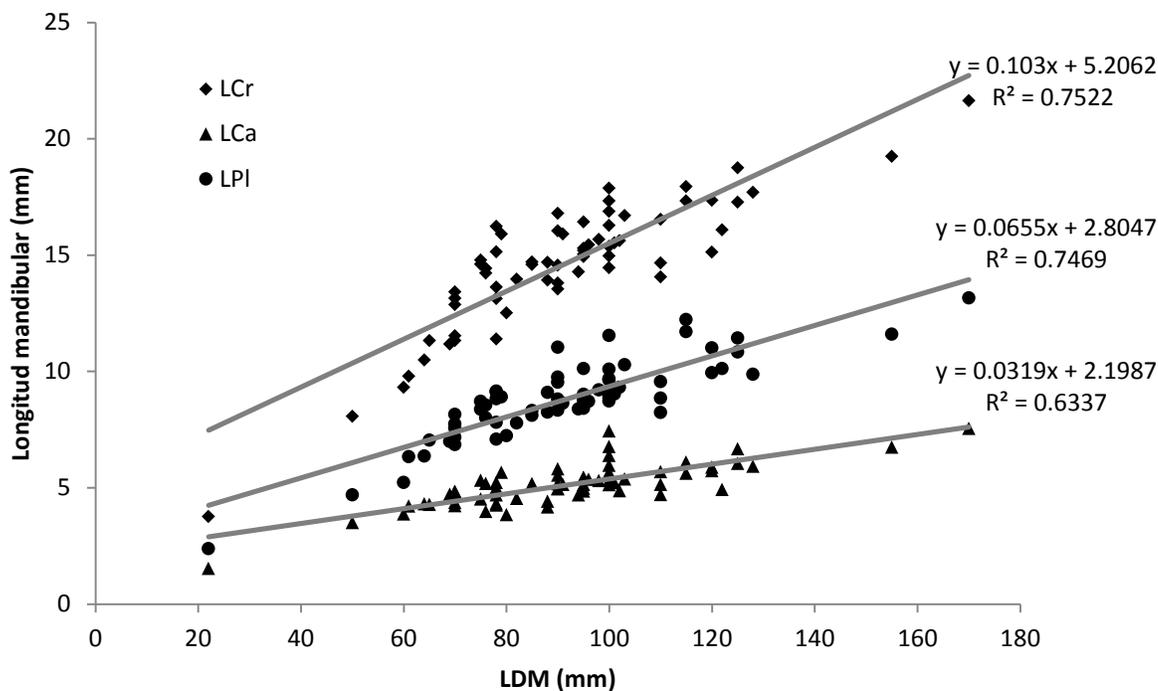
En el análisis de LDM-PT (Fig. 10) se encontró un valor de  $R^2$  de 0.78 y al evaluar el coeficiente de alometría con una prueba  $t$  de Student se obtuvo que el valor calculado 2.29, fue estadísticamente diferente a 3 ( $t=4.65$ ,  $P<0.05$ ). Esto sugiere un crecimiento alométrico negativo para la etapa adulta de *O. bimaculoides* capturado en Bahía Magdalena, es decir crecen más en longitud que en peso.



**Figura 10.** Relación LDM-PT de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* de Bahía Magdalena.

### 6.3. Morfometría mandibular

Se observó una relación lineal entre las distintas medidas morfométricas de las mandíbulas con respecto a la LDM, la dimensión que demostró una mayor relación con esta última fue LCr ( $R^2=0.75$ ), seguido por LPI ( $R^2=0.74$ ) y LCa ( $R^2=0.63$ ) (Fig. 11). Esto demuestra que existe una proporcionalidad entre el crecimiento de la estructura y el crecimiento somático.



**Figura 11.** Relación entre las dimensiones de la mandíbula y LDM de *O. bimaculoides*, donde LCr es la longitud de cresta, LCa es la longitud de capuchón y LPI es la longitud de la pared lateral.

#### 6.4. Estudio preliminar

En el estudio preliminar al presente se encontró un patrón claro de marcas de crecimiento en las mandíbulas superiores, a diferencia de las mandíbulas inferiores, en donde sólo se observaron marcas en el 45% de la superficie de la pared lateral.

Además de ello, se apreció que en las fotos originales UV no era posible visualizar la totalidad de las marcas de crecimiento presentes en las mandíbulas, por lo que la edición de fotografías resultó en un mejor conteo de las marcas y un incremento en la precisión en las lecturas.

#### 6.5. Precisión de lecturas

El porcentaje de acuerdo entre lectores (PA) demostró un 100% de acuerdo entre lectores considerando un 10% de diferencia entre las lecturas como aceptable. Por otro lado, tanto el índice de porcentaje de error promedio (IAPE) como el coeficiente

de variación (CV) demostraron una alta precisión entre lectores, con valores de 1.55% y 2.20%, respectivamente, esto sugiere que es posible emplear el promedio de ambos lectores de todas las mandíbulas para estimar la edad de los organismos estudiados.

## **6.6. Estimación de la edad**

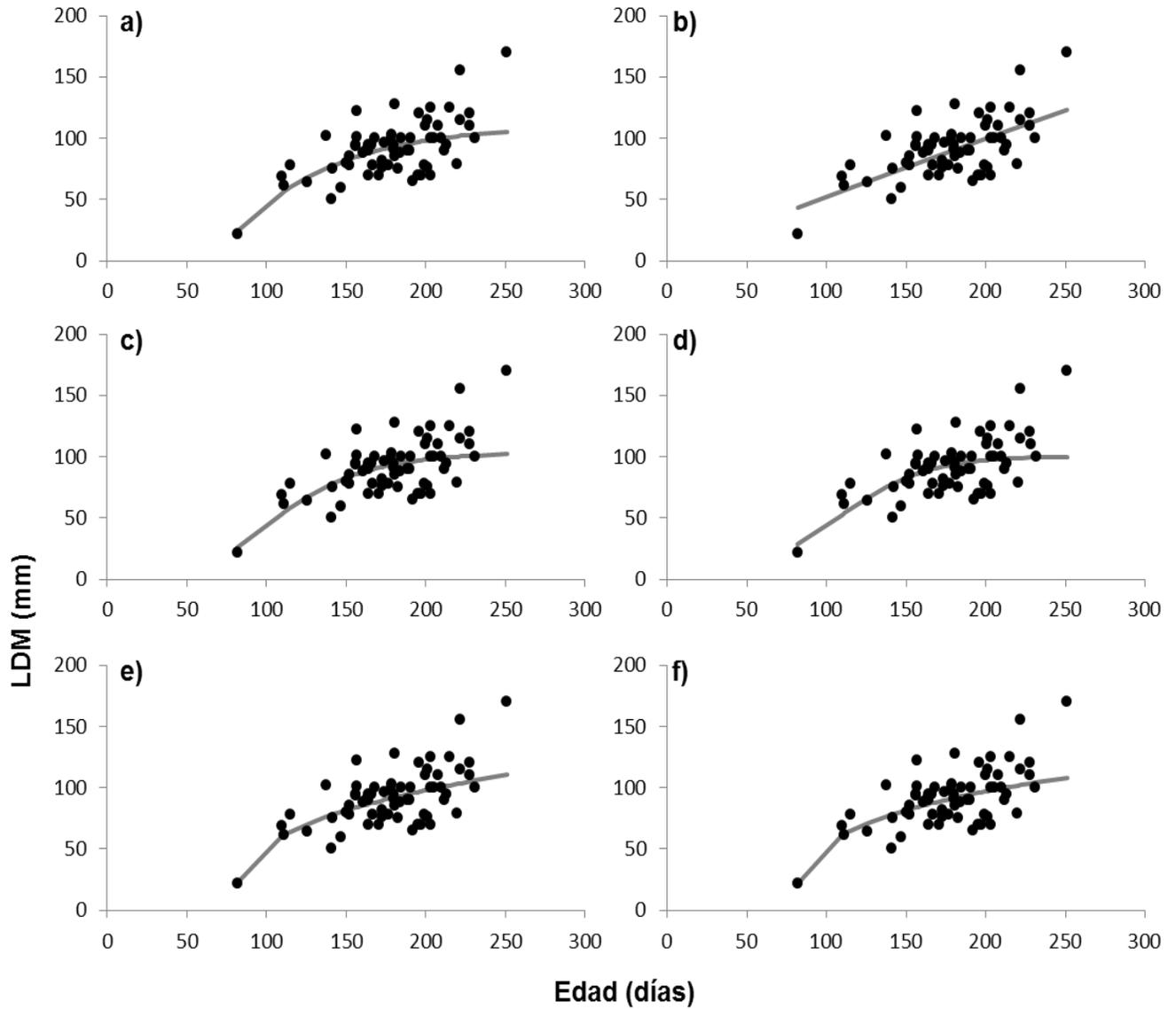
Las edades estimadas a partir del promedio de las lecturas de ambos lectores considerando un incremento como equivalente a un día de vida fluctuaron entre 82 y 251 días, siendo ambos organismos hembras con una talla de 22 mm LDM y 170 mm LDM, respectivamente. Asimismo, el intervalo de edades estimadas en meses corresponde a una edad mínima de casi 3 meses y una edad máxima de 8 meses.

Cabe destacar que en general se observó una amplia variabilidad en la talla con respecto a la edad, encontrándose organismos de edades similares pero que presentaron tallas distintas.

## **6.7. Patrón de crecimiento individual**

La mayoría de los modelos de crecimiento ajustados a los datos de LDM-edad de *O. bimaculoides* (Fig. 12) mostraron curvas de crecimiento similares caracterizadas por un crecimiento acelerado que disminuye con el tiempo, alcanzando en los modelos asintóticos von Bertalanffy (3 parámetros), Gompertz y logístico una talla asintótica ( $L_{\infty}$ ) similar (entre los 100 y 120 mm LDM); mientras que en los modelos no asintóticos Schnute y Tanaka, si bien la pendiente no disminuye hasta llegar a una asíntota, si se observa una clara disminución de la tasa de crecimiento.

La excepción al patrón descrito fue presentada por el modelo Von Bertalanffy (2 parámetros), en el cual se observó un patrón de crecimiento lineal con una talla asintótica muy elevada ( $L_{\infty}=1143$  mm LDM).



**Figura 12.** Ajuste de modelos al crecimiento individual de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* capturados en Bahía Magdalena durante los muestreos de 2011 y 2013. (a) von Bertalanffy (3 parámetros), (b) von Bertalanffy (2 parámetros), (c) Gompertz, (d) Logístico, (e) Schnute y (f) Tanaka.

### 6.8. Selección del modelo de crecimiento

Los valores del AICc para la selección del modelo que mejor describe el crecimiento de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* en Bahía Magdalena se

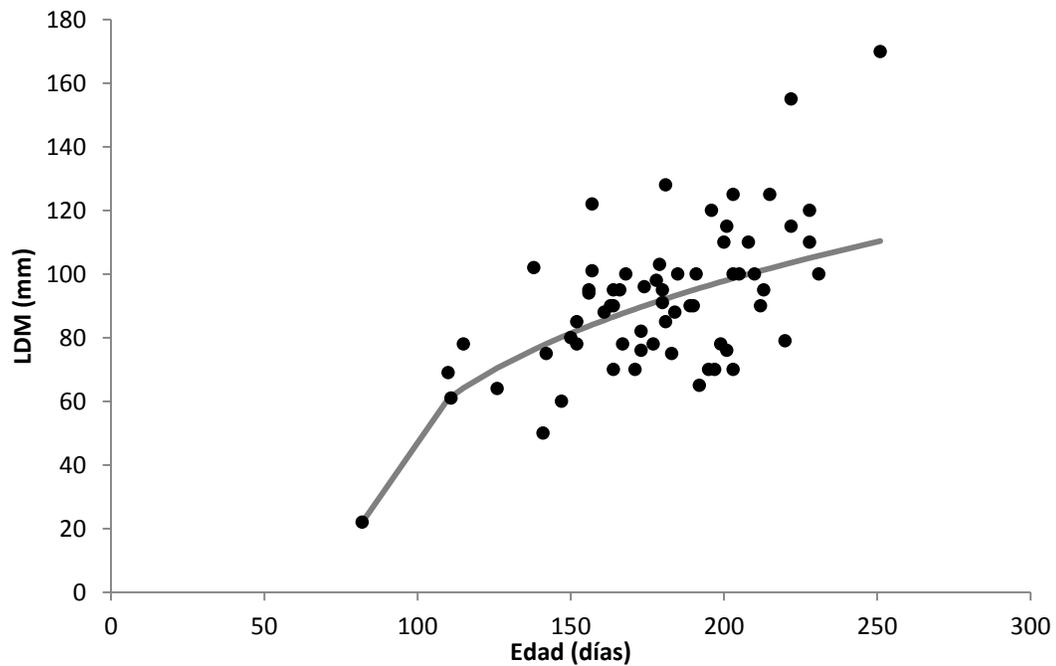
muestran en la Tabla IV, junto con las diferencias de Akaike ( $\Delta_i$ ) y las ponderaciones de Akaike ( $W_i$ ).

**Tabla IV. Valores de AICc,  $\Delta_i$  y  $W_i$  para los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla-edad de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides*.**

Modelo	AICc	$\Delta_i$	$W_i$	$W_i\%$
<b>Schnute (caso 3)</b>	<u>-156.3885</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.6848</u>	<u>68.48</u>
<b>Tanaka</b>	-153.7785	2.6100	0.1857	18.57
<b>Von Bertalanffy 3 parámetros</b>	-152.4839	3.9046	0.0972	9.72
<b>Gompertz</b>	-149.6081	6.7804	0.0231	2.31
<b>Logístico</b>	-146.9012	9.4873	0.0060	0.60
<b>Von Bertalanffy 2 parámetros</b>	-145.6789	10.7097	0.0032	0.32

El modelo que presentó el menor valor de AICc y por ende se considera el mejor de los ajustados al crecimiento de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* de Bahía Magdalena, fue el modelo de Schnute caso 3 (Fig. 13), con un valor de AICc de -156.3885 y un  $W_i$  de 0.6848 ( $W_i\% = 68$ ). Además de ello, como demuestran los valores de  $\Delta_i$ , el modelo de Schnute es el único que presenta un alto soporte estadístico ( $\Delta_i < 2$ ), mientras que los modelos de Tanaka, von Bertalanffy (3 parámetros) y Gompertz poseen un soporte considerablemente menor ( $4 < \Delta_i < 7$ ) y un  $W_i$  bajo. Por último, los modelos logístico y von Bertalanffy (2 parámetros) mostraron valores de  $\Delta_i > 7$ , es decir un soporte estadístico bajo; así como un  $W_i$  despreciable.

El ajuste del modelo de crecimiento de Schnute caso 3 (Fig. 13), de manera similar a los demás modelos evaluados, muestra un patrón de crecimiento acelerado en los organismos más jóvenes (80-110 días) el cual disminuye notablemente después de un punto de inflexión que ocurre aproximadamente a los 110 días de edad. Posterior a este punto el crecimiento continúa indefinidamente a una tasa menos acelerada, aunque sin alcanzar una asíntota. El valor obtenido para la talla esperada del organismo de menor edad ( $y_1$ ) fue de 22.11 mm, mientras que para el organismo de mayor edad ( $y_2$ ) fue de 110.38 mm; de la misma forma, el valor obtenido para la tasa de cambio de la tasa de crecimiento ( $b$ ) fue de 2.94. El valor de los parámetros obtenidos para este modelo, así como sus intervalos de confianza correspondientes se muestran en la Tabla V.



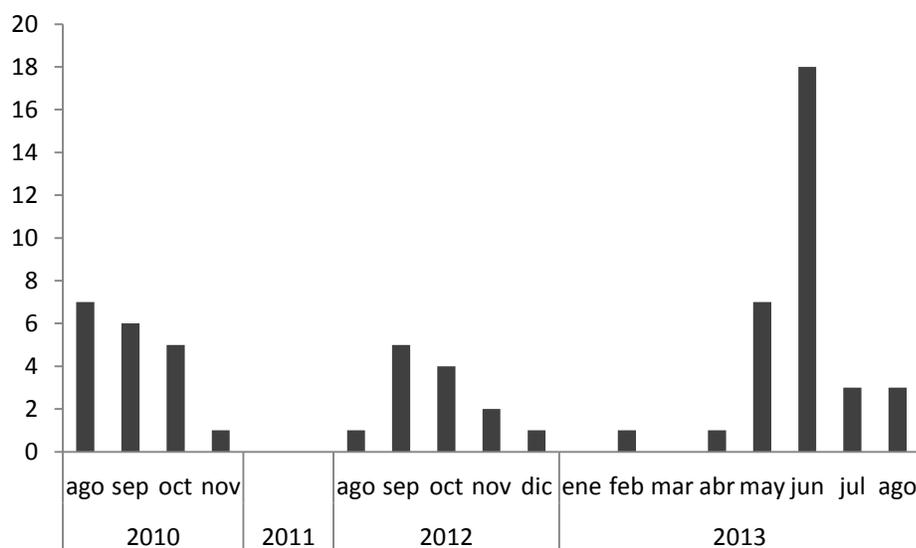
**Figura 13.** Modelo de crecimiento de Schnute caso 3 ajustado a los datos de LDM-edad de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* capturados en Bahía Magdalena.

**Tabla V. Valores de los parámetros y sus intervalos de confianza para el modelo de crecimiento de Schnute (caso 3) ajustado a los datos talla-edad de *O. bimaculoides*.**

Modelo	Parámetro	Valor	Intervalos de confianza
Schnute caso 3	b	2.94	2.4 - 3.6
	Y1	22.11	16 - 32
	Y2	110.38	106 - 115

### 6.9. Fechas de eclosión

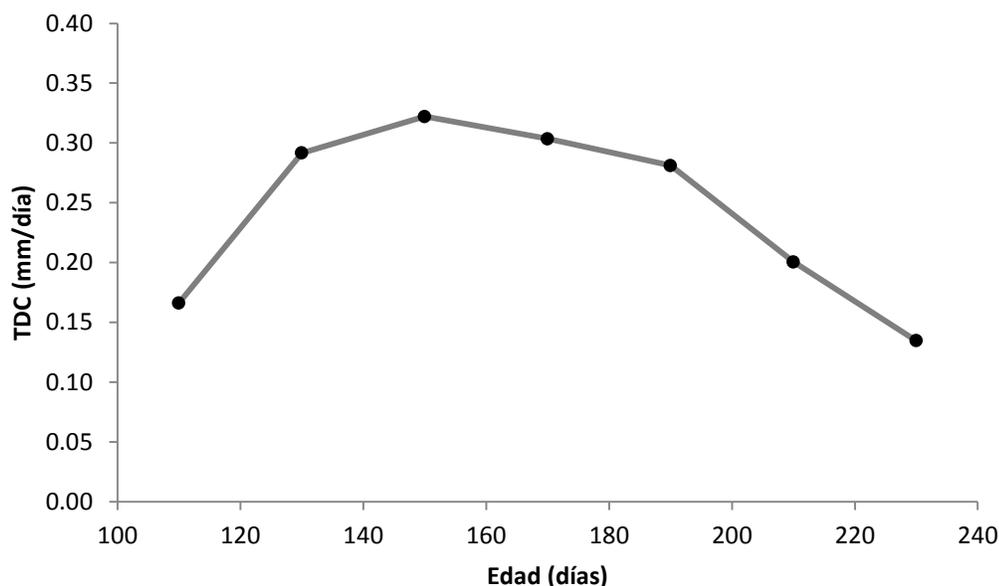
Los resultados del cálculo de las fechas de eclosión (Fig. 14) mostraron nacimiento de organismos durante todo el año con posibles picos de eclosiones en los meses de mayo-octubre (finales de primavera, verano y otoño). No se obtuvo información del año 2011, por lo que se muestra un espacio en la gráfica, correspondiente a este tiempo.



**Figura 14.** Fechas de eclosión calculadas para los organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* muestreados en Bahía Magdalena durante febrero-abril de 2011, abril de 2013 y noviembre de 2013.

### 6.10. Tasa de crecimiento

Se observó un incremento en la TDC en los organismos más jóvenes, entre los 100 y 160 días de vida, la cual presentó un valor inicial de  $0.17 \text{ mm día}^{-1}$  a los 100 días y alcanzó un máximo en el intervalo de 140-160 días con un valor de  $0.32 \text{ mm día}^{-1}$ . A partir de este punto la tasa de crecimiento mostró una disminución constante alcanzando su mínimo valor entre los 220-240 días de edad con  $0.13 \text{ mm día}^{-1}$  (Fig. 15).



**Figura 15.** Tasa diaria de crecimiento de organismos adultos de la especie *O. bimaculoides* capturados en Bahía Magdalena.

## 7 DISCUSIÓN

Los estudios de edad y crecimiento brindan información básica para comprender el ciclo de vida de los organismos y su dinámica poblacional, son por lo tanto} estudios de vital importancia en la evaluación de los recursos y en la elaboración de un manejo adecuado de los mismos (Castanhari y Tomás, 2012).

Una estimación del crecimiento de cualquier organismo requiere tanto de una medición de tamaño (masa o longitud) como de una inferencia de la edad (Boyle y Rodhouse, 2005). Particularmente en cefalópodos estos estudios se complican debido a las características propias del grupo, como su amplia variabilidad en el crecimiento individual y el constante reclutamiento en sus poblaciones, que dificulta el estudio de la edad por métodos indirectos; además, el cuerpo blando de estos organismos complica la toma de medidas y puede ser una fuente de error (Semmens *et al.*, 2004; Leporati *et al.*, 2008). Para tratar de evitar el sesgo en el registro de las dimensiones, se midió la LDM una vez los organismos hubieran fallecido, considerando así el tejido como relajado; mientras que el peso total se registró cerciorándose de que no hubiera agua en las cavidades.

En diversos estudios ha sido observado que la LDM no es un buen indicador de la edad en cefalópodos (Van Heukelem, 1979, citado en: Hernández-López y Castro-Hernández, 2001; Mangold, 1983;) ya que existe una gran variabilidad entre organismos que posiblemente se encuentra relacionada tanto con los factores ambientales (Forsythe y Hanlon, 1988a; Hernández-García y Castro, 1998; Raya y Hernández-González, 1998; Wood y O'Dor, 2000; André *et al.*, 2009; Storero *et al.*, 2009) como con su misma genética (Triantafillos, 2004); por lo tanto, ha sido sugerido emplear en su lugar el peso de los mismos. No obstante, en el presente trabajo se emplearon los datos de LDM debido a que se observó variabilidad individual con respecto a la edad tanto en talla como en peso y además, no se contó con los datos del peso para todos los organismos. Aunado a esto, los autores Forsythe y Hanlon (1988a) encontraron las mismas relaciones de crecimiento para LDM y PT de *O. bimaculoides* en cautiverio a diferentes temperaturas, lo cual sugiere que ambas medidas pueden ser utilizadas en un análisis de crecimiento.

En un estudio del crecimiento es importante conocer el tamaño que pueden alcanzar los organismos estudiados, ya que esto permite comprender mejor el patrón de crecimiento individual. En cuanto al peso de la especie, había sido reportado un máximo de 872 g para organismos en cautiverio obtenidos de las costas de California (Forsythe y Hanlon, 1988a; Jereb *et al.*, 2010), más adelante Ibarra-García (2012)

reportó un peso máximo de 1160 g para organismos capturados en Bahía Magdalena, B.C.S.; y en el presente estudio se encontró un peso máximo de 1360 g para organismos de la misma localidad. Esto demuestra que la información biológica que se tiene de la especie aún es incompleta y que hace falta realizar estudios para mejorar el entendimiento de estos organismos.

La relación LDM-PT muestra en qué proporción se incrementa el peso de los organismos con respecto a su talla, de manera que brinda información sobre el tipo de crecimiento somático que presentan, ya sea durante todo su ciclo de vida o sólo en una fase. Cuando el coeficiente de alometría, representado por el parámetro “b” en la ecuación potencial, posee un valor estadísticamente igual a tres ( $b=3$ ) se dice que el crecimiento es de tipo isométrico (crecimiento proporcional en talla y peso); si el valor es menor a tres ( $b<3$ ) el crecimiento es alométrico negativo y si  $b>3$ , alométrico positivo (incremento de peso en mayor proporción al de talla; O’Dor y Hoar, 2000). En este estudio se encontró que la etapa adulta del pulpo *O. bimaculoides* posee un crecimiento de tipo alométrico negativo ( $2.28 < 3$ ,  $t = 4.65$ ,  $P = 0.05$ ), lo cual indica que incrementa su talla de una forma más acelerada que su peso. Este tipo de crecimiento ha sido observado en otras especies de octópodos, como *O. hubbsorum* (Domínguez-Contreras, 2011; Ibarra-García, 2012), *O. briareus*, *O. joubini* y *O. digueti* (Forsythe y Hanlon, 1988a); y es el más comúnmente descrito en cefalópodos, debido a que presentan un crecimiento diferencial entre brazos y manto (Boyle y Rodhouse, 2005).

Por otro lado, el crecimiento alométrico negativo encontrado en este trabajo contrasta con lo obtenido por Ibarra-García (2012), que observó un crecimiento de tipo isométrico para los adultos de la misma especie. La disconformidad en los resultados puede deberse a los distintos tamaños de muestra utilizados en ambos estudios y a que en el presente trabajo se analizó un mayor intervalo de tallas y pesos, ya que Ibarra-García (2012) trabajó con 26 organismos y su intervalo de tallas y pesos fue de 65-130 mm LDM y 98-1160 g PT, respectivamente; mientras que en este trabajo se analizaron 65 organismos con un intervalo de tallas y pesos de 22-170 mm LDM y 20-1360 g PT, respectivamente. Al trabajar con organismos de tamaños similares

uno espera encontrar un patrón de crecimiento más uniforme que si se incluyen organismos con tamaños distintos, puesto que la tasa de crecimiento varía a lo largo del ciclo de vida de los organismos, tornándose más lenta conforme se incrementa el tamaño corporal (Smale y Buchan, 1981; Hanlon, 1983; Forsythe y Van Heukelem, 1987).

De la misma forma, Forsythe y Hanlon (1988a) reportan un crecimiento de tipo isométrico para organismos de esta especie, sin embargo los autores estudiaron el ciclo de vida completo de la especie y trabajaron en condiciones de laboratorio a dos diferentes temperaturas, en contraste con el presente trabajo que se estudió sólo la etapa adulta y se trabajó con organismos silvestres. Estas diferencias metodológicas podrían explicar los distintos resultados, ya que, por un lado no se reporta la misma etapa de vida en ambos estudios y por el otro, es bien conocido que los resultados de un trabajo realizado en condiciones de laboratorio no reflejan necesariamente lo que ocurre en la naturaleza. Esto se podría confirmar al comparar el presente trabajo con los resultados de Forsythe y Hanlon (1998a), pues reportan a los 404 días de vida un peso máximo de 872g PT (organismos mantenidos a 18°C) y 619g PT (organismos mantenidos a 23°C), mientras que en el presente estudio se observó un peso máximo de 1360g PT para el organismo más longevo (251 días de vida estimados).

El factor de condición, proveniente de la relación talla-peso (parámetro  $a$  de la ecuación 1), provee información acerca del estado de “bienestar” general de una población, indicando el periodo en el cual los organismos presentan su máxima ganancia en biomasa, lo cual es posible relacionar con la época de reproducción sexual o desove (Ramos-Cruz, 2009). No obstante, para obtener esta información es necesario contar con una serie mensual de datos, lo cual no fue posible obtener en el presente estudio; por lo que sería recomendable realizar un muestreo mensual de *O. bimaculoides* para conocer el periodo en el cual su población alcanza el grado máximo de “bienestar”.

En cuanto a la estimación de la edad, para que una estructura pueda ser considerada como un buen indicador de este parámetro debe cumplir al menos tres

condiciones: que no presente reabsorción, que los patrones de las bandas de crecimiento sean producto de diferencias en el crecimiento y que exista un crecimiento proporcional entre la estructura y la longitud corporal del organismo (Cailliet *et al.*, 1983).

En estudios anteriores utilizando las mandíbulas de octópodos se ha demostrado la equivalencia de una marca de crecimiento por cada día de vida, tanto en organismos silvestres (con la especie *O. vulgaris*, Hernández-López y Castro-Hernández, 2001; Oosthuizen, 2003; Canali *et al.*, 2011), como en estudios de cultivo (con la especie *O. maya*, Villegas-Bárceñas *et al.*, 2014). Con esto se puede concluir que la estructura cumple las dos primeras condiciones: no existe reabsorción en las mandíbulas, puesto que las marcas de crecimiento son equivalentes a los días de vida de los organismos; y las marcas de crecimiento son resultado de diferencias en el crecimiento de los organismos, ya que los autores mencionados relacionaron el crecimiento de la estructura con el de los organismos. Aunado a esto, en el presente estudio se verificó la tercera condición (proporcionalidad entre el crecimiento somático y el de la estructura) encontrándose altos valores del coeficiente de determinación entre las medidas morfométricas de la mandíbula superior con respecto a la LDM, confirmando así que el crecimiento de la estructura es proporcional al somático.

Es importante antes de realizar la lectura de marcas en cualquier estructura dura tener claros los criterios a considerar para el conteo, como es la definición de una marca de crecimiento. Particularmente, en el presente estudio se consideró una marca como el conjunto de dos bandas, una oscura y una clara, siguiendo lo mencionado por Raya y Hernández-González (1998), y Perales-Raya (2001). Por otro lado, la periodicidad de la formación de cada marca se consideró de un día, ya que ha sido observado anteriormente que la glándula digestiva de la mayoría de octópodos bentónicos incirrinos tiene un patrón diario de ciclos de actividad y descanso en la absorción de nutrientes (Kayes, 1974; Wells, 1983: en Castanhari y Tomás, 2012; Cobb *et al.*, 1995; Meisel *et al.*, 2003) que probablemente da lugar a la formación diaria de marcas (Raya y Hernández-González, 1998; Perales-Raya,

2001), como ha sido demostrado para las especies *O. vulgaris* (Hernández-López y Castro-Hernández, 2001; Oosthuizen, 2003; Canali *et al.*, 2011) y *O. maya* (Villegas-Bárcenas *et al.*, 2014).

Otro criterio a considerar es la edad de formación de la primera marca de crecimiento, ya que la malinterpretación de ésta puede llevar a una subestimación (si la primer marca de crecimiento se forma después de lo supuesto) o sobrestimación (si la primer marca de crecimiento se forma antes de lo supuesto) de la edad de los organismos. Previo a este trabajo, se realizó un ensayo para verificar el momento en que este evento se lleva a cabo, analizando mandíbulas de organismos juveniles de edad conocida en un Microscopio Electrónico de Barrido, los cuales fueron descritos previamente en el trabajo de Ibarra-García (2012). Sin embargo no fue posible visualizar las marcas de crecimiento debido a que las mandíbulas forman dobleces durante el proceso de preparación para su observación, dificultando la observación de la pared lateral.

Algunos autores han sugerido que la edad de formación de la primera marca de crecimiento en mandíbulas corresponde al día de la eclosión (*O. vulgaris*: Hernández-López y Castro-Hernández, 2001), aunado a esto, Villegas-Bárcenas *et al.* (2014) comprobaron para la especie *O. maya* que la formación de la primera marca corresponde efectivamente a esta fecha. Con respecto a la especie de estudio del presente trabajo no se tiene información acerca del momento de formación de la primera marca de crecimiento en mandíbulas, sin embargo Ibarra-García (2012) comprobó que en estiletes las marcas de crecimiento se comienzan a depositar a partir del día de la eclosión. Tomando en consideración lo anterior, en este estudio se trabajó bajo el supuesto de que las marcas de crecimiento en mandíbulas superiores de *O. bimaculoides* comienzan a depositarse a partir del día de la eclosión.

Acerca de la técnica empleada para el estudio de la edad en mandíbulas, se seleccionó el conteo de marcas de crecimiento en la pared lateral de mandíbulas superiores (Hernández-López y Castro-Hernández, 2001), ya que el conteo de marcas de crecimiento en secciones sagitales del rostro (Raya y Hernández-González, 1998) requiere de una preparación más compleja y por lo tanto de una

inversión mayor de tiempo. Además de ello, la existencia de erosión en la sección rostral propicia subestimaciones al momento de estimar la edad, debido a que la región anterior de la mandíbula es la más activamente implicada en el movimiento que los cefalópodos realizan para morder y desgarrar las presas (Clarke, 1986, citado en: Perales-Raya, 2001), lo cual no ocurre en la pared lateral. Aunado a esto, el uso de la técnica empleada en este estudio ha sido recomendado por varios autores (Perales-Raya *et al.*, 2010; Castanhari y Tomás, 2012) sobre aquella desarrollada por Raya y Hernández-González (1998), debido a su practicidad y sencillez.

Cabe mencionar que la mayoría de las extrapolaciones realizadas durante la lectura de marcas ocurrieron en la zona próxima al rostro, lo cual podría deberse a la existencia de erosión al encontrarse ésta relativamente expuesta durante la alimentación. Considerando la dificultad de conteo de marcas de crecimiento en esta zona, es importante tomar con cautela las estimaciones de edad obtenidas ya que pueden realizarse subestimaciones, coincidiendo con lo mencionado por Hernández-López y Castro-Hernández (2001), que sugieren tomarlas como estimaciones mínimas. Evitar el efecto de la erosión en organismos silvestres resulta imposible, sin embargo en condiciones de cautiverio es posible controlar el alimento de los organismos, tal y como propusieron Villegas-Bárcenas *et al.* (2014).

Por otro lado, en lo que refiere al uso de las mandíbulas superiores para la lectura de marcas, en el estudio preliminar realizado para definir la técnica se observó que las mandíbulas inferiores carecían de un patrón definido, en contraste con las superiores. Esto coincide con lo descrito por Hernández-López y Castro-Hernández (2001) que no consideran las mandíbulas inferiores para el conteo de marcas de crecimiento con esta técnica, por lo que se tomó la decisión de emplear únicamente las mandíbulas superiores para la estimación de la edad.

Si bien para la observación de las marcas de crecimiento se siguió la metodología propuesta por Hernández-López y Castro-Hernández (2001), ésta se dificultó usando únicamente luz reflejada del estereoscopio, por lo que se buscaron otras opciones. Al respecto Perales-Raya *et al.* (2010) probaron diferentes tipos de iluminación (luz

reflejada, luz UV y luz violeta) concluyendo que el uso de luz violeta para la observación de marcas en la pared lateral es la que permitió una mejor visualización de las mismas. Sin embargo para el presente trabajo al no contar con luz violeta se probaron diferentes filtros de luz (rojo, verde y amarillo), así como luz ultravioleta (UV); encontrando que esta última permitía una mejor visualización de las marcas de crecimiento, por lo tanto las lecturas se llevaron a cabo con ayuda de esta herramienta.

Aunque no fue el objeto de evaluación del presente estudio, cabe mencionar que durante la lectura de marcas de crecimiento en las mandíbulas se apreciaron diferencias en el grosor de las bandas. Sobre esto, Arkhipkin y Pérez (1998) demostraron que el grosor de las bandas depende de la velocidad de crecimiento de los organismos, mientras más acelerado sea el crecimiento las bandas serán más gruesas y por consiguiente, más fáciles de observar. Además de ello, se ha observado que el crecimiento de los cefalópodos está altamente influenciado por las condiciones ambientales (Hernández-García y Castro, 1998; Forsythe y Hanlon, 1988a; Raya y Hernández-González, 1998; Wood y O'Dor, 2000; André *et al.*, 2009; Storero *et al.*, 2009), por lo tanto, la aparente ausencia de marcas de crecimiento en alguna sección puede deberse a que las condiciones del medio en ese momento no fueran favorables para los organismos y que la distancia entre una marca y otra no sea apreciable. Para poder evaluar si el ancho de las marcas está relacionado tanto con la velocidad de crecimiento como con el ambiente sería necesario realizar un estudio en condiciones controladas donde se cuantifiquen las diferencias en el ancho de las marcas de crecimiento a lo largo del ciclo de vida de los organismos.

A pesar de que ha sido demostrado en cefalópodos la existencia de diferencias en el crecimiento entre sexos (Forsythe y van Heukelem, 1987) debidas a la desigual cantidad de energía destinada al crecimiento somático y a la maduración sexual (Ho *et al.*, 2004), en algunas especies de octópodos no se ha identificado una diferencia significativa. Tal es el caso de *O. digueti* (DeRusha *et al.*, 1988), *O. vulgaris* (Aguado-Giménez y García-García, 2003) y *O. mimus* (Cortez *et al.*, 1999), de la misma forma Ibarra-García (2012) no encontró diferencias significativas en *O. bimaculoides*; por lo

tanto, en el presente estudio se analizó en conjunto machos y hembras, aunado a que se contó con un número reducido de estas últimas. Con respecto a lo anterior, el número limitado de hembras encontrado en los muestreos posiblemente está relacionado con su comportamiento reproductivo, ya que las hembras maduras permanecen en sus cuevas y son difíciles de detectar, como ha sido descrito anteriormente para octópodos en general (Mangold, 1987).

Para el análisis del crecimiento individual se tomó en cuenta que particularmente en cefalópodos no se ha demostrado la existencia de un crecimiento determinado, sino que siguen creciendo durante toda su vida (Boyle y Rodhouse, 2005); por lo que se emplearon modelos de crecimiento no asintóticos para describirlo. No obstante, también se ajustaron modelos de crecimiento asintóticos con el objetivo de contrastar con el patrón de crecimiento descrito para la mayoría de los organismos, en los que se ha observado que la tasa de crecimiento disminuye conforme aumenta el tamaño, llegando muchas veces a una talla asintótica (Smale & Buchan 1981; Hanlon 1983; Forsythe 1984, citado en: Oosthuizen 2003; Forsythe y Van Heukelem, 1987).

Una característica propia de los modelos asintóticos es que determinan una talla infinita en el crecimiento, y dicho parámetro no puede ser excluido de su ajuste. Si bien este tipo de modelos es ampliamente usado en organismos de crecimiento determinado como es el caso de peces, en cefalópodos no ha sido observado un crecimiento de este tipo (Boyle y Rodhouse, 2005), lo cual podría explicar el bajo soporte estadístico que obtuvieron en el presente trabajo  $4 < \Delta i < 7$  (VB de 3 parámetros y Gompertz) y  $\Delta i > 10$  (Logístico y VB de 2 parámetros). El mal ajuste de estos modelos se vio reflejado en los valores extremos obtenidos para sus parámetros los cuales carecen de sentido biológico, obteniendo en el caso de VB de 3 parámetros, Gompertz y Logístico una talla asintótica muy reducida (111, 103 y 100 mm de LDM, respectivamente) que contradice lo observado en los muestreos (LDM máxima de 170 mm). Mientras que el modelo VB de 2 parámetros mostró una talla asintótica muy elevada (1143 mm LDM), la cual supera enormemente lo reportado para la especie.

Particularmente sobre el análisis de los modelos de crecimiento de VB, el conocimiento de la talla de eclosión de *O. bimaculoides* (Ibarra-García com. pers.) hizo posible el ajuste del modelo VB de 2 parámetros, mismo que presentó el ajuste más bajo según los valores de las diferencias de Akaike ( $\Delta_i=10.7$ ). Además de ello, mostró un patrón de crecimiento aparentemente lineal distinto al observado en el resto de modelos, sin embargo, es posible que realmente no difiera de ellos ya que al tener un valor de  $L_\infty$  tan elevado no es posible apreciar en su totalidad el patrón de crecimiento.

Comparativamente, el modelo VB de 3 parámetros obtuvo un mejor ajuste con respecto a VB de 2 parámetros ( $\Delta_i = 3.9$  y  $10.7$ , respectivamente), aun cuando se incluyó la talla de eclosión en el ajuste del segundo. Esto concuerda con el estudio de Pardo *et al.* (2013), quienes compararon el ajuste de los modelos VB de 2 y 3 parámetros y concluyeron que el parámetro  $L_0$  para la ecuación de 2 parámetros no equivale precisamente a la talla de nacimiento, y que al considerarlo como tal los resultados obtenidos son altamente sesgados resultando en una mala interpretación de la información. De la misma forma, Guerra (1979) ajustó el modelo VB de 3 parámetros a una población de *O. vulgaris* y concluyó que el corto periodo de vida de los pulpos y sus elevadas tasas de crecimiento no permiten un adecuado ajuste del mismo, ya que al momento de su muerte los animales aún tienen una elevada tasa de crecimiento y no se llega a observar una talla asintótica.

Los modelos de crecimiento que presentaron un mejor ajuste a los datos talla-edad de *O. bimaculoides* fueron Schnute caso 3 y Tanaka ( $\Delta_i = 0$  y  $\Delta_i = 2.61$ , respectivamente), obteniendo el primero el mejor ajuste de entre los modelos de crecimiento ajustados, una alta evidencia estadística a favor ( $W_i = 0.68$ ) y siendo el único con un alto soporte estadístico ( $\Delta_i < 2$ ); mientras que el modelo de Tanaka, aunque con un soporte estadístico menor ( $4 < \Delta_i < 7$ ), su evidencia estadística a favor es prácticamente del 20% ( $W_i = 0.18$ ).

El modelo de crecimiento de Tanaka se caracteriza por un periodo inicial de crecimiento exponencial, seguido de un periodo indefinido de crecimiento lento que se aproxima uniformemente al infinito conforme el tiempo se incrementa (Karkach,

2006). En el presente trabajo el modelo mostró un crecimiento acelerado en los organismos más jóvenes del estudio el cual, efectivamente disminuyó sin alcanzar una asíntota; no obstante, no se contó con organismos juveniles por lo que sólo fue posible observar el patrón de crecimiento de los organismos adultos de la especie.

De la misma forma, el modelo de crecimiento de Schnute caso 3 mostró un patrón de crecimiento que parece ser de dos fases, una inicial con crecimiento acelerado presentada por los adultos más jóvenes y otra de crecimiento más lento en organismos mayores, que si bien no llega a una talla asíntótica, si se observa una clara disminución en el mismo.

Cabe resaltar que el patrón de crecimiento observado en el modelo con mejor soporte estadístico (Schnute caso 3) muestra una disminución en el crecimiento alrededor de los 110 días de edad (Fig. 13), lo cual coincide con los resultados de la TDC donde se observó un incremento hasta aproximadamente los 150 días de vida (Fig.15), distinguiéndose una disminución de la misma sin alcanzar un valor de 0, es decir que el crecimiento no cesó y no se llegó a una talla asíntótica.

La coincidencia entre el ajuste del modelo con mayor soporte estadístico y los resultados de la TDC, si bien no es exacta, demuestra la existencia de un punto de inflexión en el crecimiento de la especie y confirma la ausencia de una talla asíntótica durante su desarrollo. De acuerdo con esto, es posible que *O. bimaculoides* presente un patrón de crecimiento de dos fases que comienza por un crecimiento exponencial presentado por los juveniles, como reporta (Ibarra-García, 2012) y que parece coincidir con lo aquí descrito; al cual le sucede un crecimiento menos acelerado pero continuo que no alcanza una asíntota. Sin embargo, para precisar el momento en que ocurre el punto de inflexión y el modelo que mejor lo describe es necesario realizar un estudio sobre el desarrollo de estos organismos a lo largo de todo su ciclo de vida, ya que el presente trabajo sólo refleja el patrón de crecimiento individual de los organismos adultos.

En cuanto al punto de inflexión observado en el crecimiento de la especie, este podría estar relacionado con el inicio de la madurez sexual y con la disminución de la

energía destinada al crecimiento que este proceso conlleva (Forsythe y van Heukelem, 1987). Otra posible explicación es la planteada por Grist y Jackson (2004), que mencionan que los cefalópodos en general alcanzan una talla crítica durante la cual ocurre un desequilibrio energético entre la energía obtenida (alimentación) y la requerida para mantener las demandas de metabolismo y producción de biomasa, causando de esta forma una disminución de la tasa de crecimiento. Es posible que entre los 110-150 días de vida los organismos estén comenzando la madurez sexual, o bien, que alcancen la talla crítica propuesta por Grist y Jackson (2004), explicando de esta forma la disminución en el crecimiento. No obstante, para llegar a alguna conclusión al respecto es necesario realizar estudios que proporcionen información sobre la edad de madurez y el gasto energético de la especie a lo largo de su ciclo de vida.

No obstante la disminución de crecimiento observada tanto en el ajuste del modelo (Schnute caso 3) como en la TDC, resulta evidente que *O. bimaculoides* posee un crecimiento indeterminado, como ha sido descrito para cefalópodos en general (Boyle y Rodhouse, 2005). Contrario a esto, Ibarra-García (2012) reporta en su trabajo los modelos Logístico y VB 3 parámetros (modelos de crecimiento asintótico) como los mejor ajustados al crecimiento de adultos de la especie, lo cual destaca debido a que sus muestras comparten localidad y tiempo de muestreo con las analizadas en este estudio. Es posible que la discrepancia en el tipo de crecimiento encontrado en ambos estudios se deba al distinto intervalo de tallas analizado, aunado a que la autora no consideró el modelo de Schnute para estimar el crecimiento de adultos.

A pesar de que Ibarra-García (2012) reporta modelos de crecimiento asintótico como los mejor ajustados al crecimiento de adultos de *O. bimaculoides*, la autora interpretó basándose en los valores elevados que obtuvo para talla infinita que los organismos de la especie no dejan de crecer durante su vida, coincidiendo con lo propuesto por Guerra (1979) para *O. vulgaris*. Por lo tanto, es posible que el patrón de crecimiento descrito en ambos trabajos sea similar, aunque los modelos de crecimiento ajustados difieran.

Los cefalópodos en general se caracterizan por un ciclo de vida corto que en promedio alcanza de uno a dos años (Boyle y Rodhouse, 2005). En cuanto a octópodos, se ha reportado una longevidad de un año aproximadamente para *O. maya* y *O. briareus*, (Forsythe y Hanlon, 1988b); así como un ciclo de vida de entre 10 y 15 meses para *O. vulgaris* (Raya y Hernández-González, 1998; Hernández-López et al., 2001). Particularmente en *O. bimaculoides*, se ha observado una longevidad de 12-17 meses para organismos procedentes de las costas de California mantenidos en cautiverio (Forsythe y Hanlon, 1988a) y se ha descrito una edad máxima de 13 meses para organismos silvestres de Bahía Magdalena (Ibarra-García, 2012). En el presente estudio sin embargo, la edad máxima estimada fue de 8 meses, y a pesar de no haber sido considerado el estadio de madurez sexual para este trabajo, cabe destacar que perteneció a una hembra madura, sugiriendo una subestimación de la edad y permitiéndonos coincidir con Hernández-López y Castro-Hernández (2001) sobre suponer como estimaciones mínimas aquellas realizadas con su técnica.

Las estimaciones de edad tienen gran importancia en la estimación de otros parámetros poblacionales, en el caso de la tasa de mortalidad natural, esta puede ser estimada empleando la longevidad de una especie, considerando que la relación entre mortalidad natural y longevidad debe ser inversamente proporcional en condiciones naturales, ya que organismos con una alta mortalidad no sobrevivirían para llegar a altas edades (Hoenig, 1983). El cálculo de la mortalidad por este método resulta útil en casos donde existe poca información disponible y no es posible estimarla de forma directa (Hewitt y Hoenig, 2005).

Diferentes estructuras pueden ser de utilidad para estimar la edad de un organismo y aunque en un sentido estricto la edad es una sola (edad absoluta), las estimaciones realizadas con base en éstas no son sino meras aproximaciones que pueden diferir dependiendo de la estructura empleada, las condiciones del medio ambiente a lo largo de la vida del organismo, así como la precisión de los lectores. En el presente estudio esto se hizo evidente al comparar las edades estimadas con base en el conteo de marcas en dos estructuras distintas, estiletes (Ibarra-García, 2012) y

mandíbulas (presente estudio), encontrando que las edades estimadas con éstas últimas fueron en su mayoría menores a las estimadas con los estiletes.

Debido a que en el presente estudio la precisión entre lectores resultó alta y la utilidad de las mandíbulas como indicadores de la edad en octópodos ha sido confirmada tanto en el presente como en estudios anteriores (Hernández-López y Castro-Hernández 2001; Oosthuizen 2003; Canali *et al.* 2011; Villegas-Bárceñas *et al.* 2014); es posible que las diferencias encontradas entre las estimaciones de edad realizadas con ambas estructuras sean debidas a una constante subestimación de la edad en mandíbulas producto de la erosión presente en las mismas. Por lo tanto, sería recomendable comprobar la periodicidad de depósito en las mandíbulas para determinar si una marca de crecimiento equivale efectivamente a un día de vida, así como evaluar el efecto de la erosión en la lectura de marcas y por consecuente en las estimaciones de edad.

En cuanto a las fechas de eclosión, los resultados del retro cálculo de los organismos estudiados mostraron que la mayoría de las eclosiones ocurrieron en los periodos de agosto-octubre para 2010, septiembre-noviembre para 2012 y mayo-agosto para 2013 (Fig. 14), lo cual sugiere la ocurrencia de nacimientos tanto en meses cálidos como en meses fríos. Por otro lado, Forsythe y Hanlon (1988a) mencionan que *O. bimaculoides* en Santa Bárbara, California, parece desovar aproximadamente cada dos años, mientras que Ibarra-García (2012) reportó para Bahía Magdalena fechas de eclosión entre mayo-octubre, sugiriendo que la especie podría estar desovando anualmente. La época de mayo-octubre sugerida por Ibarra-García (2012) coincide con el incremento de la temperatura en Bahía Magdalena (mayo-agosto) y de la misma forma, abarca el periodo en el cual es mayor la presencia de surgencias (Lluch-Belda *et al.*, 2000) y posiblemente hay mayor productividad en el sistema; esto podría explicar la ocurrencia de desoves en ese periodo.

Sería importante realizar un estudio con organismos muestreados durante todo el año para identificar la fecha en que ocurren las eclosiones, ya que las condiciones ambientales existentes durante el desarrollo de los organismos y al momento de la eclosión pueden afectar su crecimiento (Perales-Raya, 2001) al grado de originar

distintas cohortes, como sugirió Ibarra-García (2012) y que puede ser explicado por el efecto Forsythe (Forsythe, 2004) que establece que los organismos sometidos a mayores temperaturas tienen un crecimiento más acelerado, llegando más pronto a la madurez sexual, alcanzando menores tallas y una longevidad menor que aquellos organismos sometidos a menores temperaturas.

## 8 CONCLUSIONES

Los adultos de la especie *O. bimaculoides* procedentes de Bahía Magdalena presentan un crecimiento de tipo alométrico negativo, creciendo más en longitud que en peso.

La mandíbula superior de *O. bimaculoides* mostró tener un crecimiento proporcional al crecimiento somático por lo que resulta ser una estructura útil para estimar la edad.

El modelo que mejor ajuste presentó al crecimiento de los organismos adultos de la especie *Octopus bimaculoides* capturados en Bahía Magdalena, de acuerdo con los valores del criterio de Akaike fue el de Schnute caso 3, un modelo de crecimiento no asintótico.

Con base en la lectura de marcas de crecimiento en la pared lateral se estimó que los organismos de la especie *O. bimaculoides* de Bahía Magdalena tienen un periodo de vida de por lo menos 8 meses de edad.

La TDC presentó un valor máximo en el intervalo de 140-160 días con un valor de  $0.32 \text{ mm día}^{-1}$ , a partir del cual mostró una disminución constante alcanzando su mínimo valor entre los 220-240 días de edad con  $0.13 \text{ mm día}^{-1}$ .

La mayoría de las eclosiones ocurrieron en los periodos de agosto-octubre para 2010, septiembre-noviembre para 2012 y mayo-agosto para 2013.

## 9 BIBLIOGRAFÍA

- Aguado-Giménez F. y F. García-García. 2003. Growth and food intake models in *Octopus vulgaris* Cuvier (1797): influence of body weight, temperature, sex and diet. *Aquaculture International*. 10: 361-377.
- Álvarez-Borrego S., L.A. Galindo-Bect y A. Chee-Barragán. 1975. Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B.C.S. *Ciencias Marinas*, 2(2): 94-110.
- André J., E. Grist, J. Semmens, G. Pecl y S. Segawa. 2009. Effects of temperature on energetics and the growth pattern of benthic octopuses. *Marine Ecology Progress Series*. 374: 167-179.
- Arkhipkin A.I. y J.A.A. Pérez. 1998. Life history reconstruction. En: P.G. Rodhouse, E. Dawe, R.K. O'Dor (Eds.). *Squid recruitment dynamics. The genus Illex as a model. The commercial Illex species. Influences on variability*. 157–180 pp. FAO Fisheries Technical Paper 376. FAO, Rome.
- Boyle P. y P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Blackwell Science. 452 pp.
- Baqueiro E., S. Medrano, R. Contreras, N. Guzman, F. Briceño, M. J. Villegas y R. Paredes. 2011. Eye lens structure of the octopus *Enteroctopus megalocyathus*: evidence of growth. *Journal of Shellfish Research*. 30(2):199-204.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38: 982-983.
- Burnham K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. New York, Springer. 448 pp.
- Cailliet, G. M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: An updated review, 157-165 pp. En: Pratt, HL, Gruber, SH & Taniuchi, T (eds.). *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS 90.

- Cailliet, G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. 399-447 pp. En: Carrier, J.C., J.A. Musick y M.R. Heithaus. Biology of sharks and their relatives. CRC Press. 666 p.
- Cailliet G.M., M.S. Love y A.W. Ebeling. 1996. Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Waveland Press, Inc. 194 p.
- Cailliet G.M., L.K. Martin, D. Kusher, P. Wolf y, B.A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. En: Prince E.D. y L.M. Pulos. Proceedings international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, sharks. NOAA Tech. Rep. NMFS 8. pp 157–165.
- Campana S. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of fish Biology. 59: 197-242 p.
- Canali, E., P. Giovanna, P. Belcari y F. Rocha. 2011. Evaluating age in *Octopus vulgaris*: estimation, validation and seasonal differences. Marine Ecology Progress Series. 441: 141-149.
- Carta Nacional Pesquera. 2004Castanhari G. y A. Tomás. 2012. Beak increment counts as a tool for growth studies on the common Octopus *Octopus vulgaris* in the southern Brazil. Boletim do Instituto do Pesca, Sao Paulo.
- Chang W. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39: 1208-1210.
- Clarke M.R. 1962. The identification of cephalopod “beaks” and the relationship between beaks size and total body weight. Bulletin Britannic Museum (Natural History). 8: 419-480.
- Clarke M.R. 1965. “Growth rings” in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae). Malacología. 3(2): 287-307.

- Clarke M.R. 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. *Advanced Marine Biology*. 4: 91-300.
- Cobb C.S., S.K. Pope y R. Williamson. 1995. Circadian rhythms to light-dark cycles in the lesser octopus, *Eledone cirrhosa*. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 26: 47-57.
- CONAPESCA. 2013. Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2013. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. México. 299 pp.
- Cortez T., A. González y A. Guerra. 1999. Growth of cultured *Octopus mimus* (Cephalopoda, Octopodidae). *Fisheries Research*. 40: 81-89.
- DeRusha R.H., J.W. Forsythe y R.T. Hanlon. 1988. Laboratory growth, reproduction and life span of the pacific pygmy octopus, *Octopus digueti*. *Pacific Science*. 41(4): 104-121.
- Domínguez-Contreras, J.F. 2011. Reproduccion del pulpo *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Tesis de maestría en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 70 p.
- Doubleday Z., J. Semmens, G. Pecl y G. Jackson. 2006. Assessing the validity of stylets as ageing tools in *Octopus pallidus*. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*. 338: 35-42.
- Doubleday Z.A. y J.M. Semmens. 2011. Quantification of the age-pigment lipofuscin in known-age octopus (*Octopus pallidus*): A potential tool for age determination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 397(1): 8-12.
- Forsythe J.W. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Marine Freshwater Research*. 55: 331–339.
- Forsythe J.W. y R.T. Hanlon. 1988a. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology*. 98: 169-179.
- Forsythe J.W. y R.T. Hanlon. 1988b. Behavior, body patterning and reproductive biology of *Octopus bimaculoides* from California. *Malacologia*. 29(1): 41-55.

- Forsythe J.W. y W.F. Van Heukelem, 1987. Growth. En: P.R. Boyle. Cephalopod Life Cycles, Vol. II: Comparative Reviews. Academic Press, London: 135-156
- Funes-Rodríguez R., J. Gómez-Gutiérrez y R. Palomares-García. 2007. Estudios Ecológicos en Bahía Magdalena. Instituto Politécnico Nacional. México. 311 pp.
- García J.G., L.M.R. González, & B.G. García. (2004). Estudio económico de una explotación tipo de engorde de Pulpo (*Octopus vulgaris*) en Galicia, mediante la analítica de costes. *Revista AquaTIC*, (21), 24-33.
- Goldman K.J. 2002. Aspects of age, growth, demographics and thermal biology of two Lamniform shark species. PhD dissertation. College of William and Mary, School of Marine Science, Virginia Institute of Marine Science. 220 pp.
- Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick, J.A. & Bonfil, R. Management Techniques for Elasmobranch Fisheries. FAO Fisheries Technical Paper, 474: 76-102 p.
- Goldman, K.J., S. Branstetter y J.A. Musick. 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: the importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. *Environmental Biology Fisheries*. 77: 241-252.
- Grist E.P.M. y G.D. Jackson. 2004. Energy balance as a determinant two-phase growth in cephalopods. *Marine and Freshwater Research*. 55 (4): 395-402.
- Guerra A. 1979. Fitting a von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Investigación pesquera*. 21: 319-326.
- Hanlon R.T. 1983. *Octopus cyanea*. En: P.R. Boyle. Cephalopod Life Cycles, Vol. I: Species Accounts. Academic Press, London. pp. 293-310.
- Hermosilla C., F. Rocha, G. Fiorito, A. González y A. Guerra. 2010. Age validation in common octopus *Octopus vulgaris* using stylet increment analysis. *ICES Journal of Marine Science*. 67: 1458–1463.

- Hernández-García V. y Castro J.J. 1998. Morphological variability in *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) along the north-west coast of Africa. *Journal of Marine Biology*. 78: 1259-1268.
- Hernández-López J.L. y J.J. Castro-Hernández. 2001. Age determined from the daily deposition of concentric ring son common Octopus (*Octopus vulgaris*) beaks. *Fishery Bulletin* 99(4): 679-684.
- Hernández-Sánchez A. y J. Navarrete. 2010. Parámetros de crecimiento, mortalidad y tasa de explotación del pulpo *Octopus maya* en Holbox, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 45 (3): 415-421.
- Hewitt, D. y J. Hoenig. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity, *Fishery Bulletin*. 103 (2): 433-437.
- Ho J.D., M.A. Moltschanivskyj y C.G. Cater. 2004. The effect of variability in growth on somatic condition and reproductive status in the southern calamary *Sepioteuthis australis*. *Marine and Freshwater Research*. 55 (4): 423-428.
- Hoenig, J. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*. 82 (1): 898-903.
- Ibarra-García, L.E. 2012. Análisis de edad y crecimiento de *Octopus hubbsorum* (Berry, 1953) y *Octopus bimaculoides* (Pickford y McConnaughey, 1949) con lecturas de anillos de crecimiento en los estiletes. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 64 pp.
- Jackson G.D. 1990. Age and growth of the tropical nearshore loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* determined from statolith growth-ring analysis. *Fishery Bulletin*. 88(1): 113-118.
- Jackson G.D. 2004. Cephalopod growth: historical context and future directions. *Marine and Freshwater Research*. 55: 327-329.
- Jereb P., C.F.E. Roper, M.D. Norman y J.K. Finn (eds.). 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to

- date. Vol. III: octopods and vampire squids. Species catalog for fisheries purposes, FAO. 4 (3): 1-352 p.
- Karkach A. 2006. Trajectories and model of individual growth. Demographic research. 15(12): 348-388.
- Kayes R.J. 1974. The daily activity pattern of *Octopus vulgaris* in natural habitat. Marine Behavior and Physiology.
- Krstulovic S. 2008. Methods for age and growth determination in cephalopods. Ribarstvo. 66(1): 25-34.
- Lawrence, E (ed.). 2003. Diccionario Akal de términos biológicos. Ediciones Akal, Madrid, 687 p.
- Lipinski M. 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 66: 505-526.
- Leporati S., J. Semmens y G. Pecl. 2008. Determining the age and growth of wild octopus using stylet increment analysis. Marine Ecology Progress Series. 367(2): 213-222.
- Lluch-Belda D., M. Hernández-Riva, R. Saldierna-Martí y R. Guerrero-Caballero 2000. Variabilidad de la temperatura superficial del mar en Bahía Magdalena, B.C.S. Océanides. 15(1): 1-23.
- McMahon, T. 1973. Size and shape in biology. Science, 179: 1201-1204.
- Mangold K. 1983. *Octopus vulgaris*. En: P.R. Boyle. Cephalopod Life Cycles, Vol. I: Species Accounts. Academic Press, London. 335–364.
- Mangold K. 1987. Reproduction. En: P.R. Boyle. Cephalopod Life Cycles. Vol. II: Comparative Reviews. London: Academic Press. 157-200.
- Meisel D.V., R.A. Byrne, M. Kuba, U. Griebel y J.A. Mather. 2003. Circadian rhythms in *Octopus vulgaris*. Berliner Paläobiol Abh. 3:171-177.

- Mejía-Rebollo A. 2003. Pigmentación y morfometría de picos de calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 en relación a su madurez sexual. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 79 pp.
- Morales-Bojórquez E. y Nevárez-Martínez M.O. 2005. Spawner-recruit patterns and investigation of allee effect in pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the gulf of California, México. Cooperative Oceanic fisheries Investigations Report. 46: 161-174.
- O'Dor R. y J. Hoar. 2000. Does geometry limit squid growth? *Journal of Marine Science*. 57: 8-14.
- Ojeda Ruiz de la Peña M.A. y M. Ramírez Rodríguez 2012. Interacciones de pesquerías ribereñas en Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur. *Región y Sociedad*. 53: 189-204.
- Oosthuizen A. 2003. A development and management framework for a new *Octopus vulgaris* fishery in South Africa. PhD dissertation. Rhodes University. 183 pp.
- Panfili, J., H. de Pontual, H. Troadec, P.J. Wright. 2002. Manual of fish sclerochronology. Brest, France. Ifremer-IRD coedition, 464 p.
- Pardo S.A., A.B. Cooper y N.K. Dulvy. 2013. Avoiding fishy growth curves. *Methods in Ecology and Evolution*. 4(4): 353-360.
- Perales-Raya C. 2001. Determinación de la edad y estudio del crecimiento del choco (*Sepia hierredda*, Rang 1837), el calamar (*Loligo vulgaris*, Lamarck, 1798) y el pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier, 1797) de la costa noroccidental africana. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna 201 pp.
- Perales-Raya C., A. Bartolomé, M.T. García-Santamaría, P. Pascual-Alayón y E. Almansa. 2010. Age estimation obtained from analysis of octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) beaks: Improvements and comparisons. *Fisheries research*. 106: 171-176.

- Pérez J., D. Aguiar y J. Santos. 2006. Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 49(5): 747-755
- Pickford G.E. y B.H. McConnaughey. 1949. The *Octopus bimaculatus* problem: A study in sibling species. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*. 12: 1-66.
- Polacheck T., R. Hilborn y A.E. Punt. 1993. Fitting surplus production models: Comparing methods and measuring uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50 (12): 2597-2607.
- Ramos\_Cruz, S. 2009. Relación longitud-peso y factor de condición en el barrilete negro *Euthynnus lineatus* (Kishinouye, 1920) (Perciformes: Scombridae), capturado en el litoral de Oaxaca, México. *Revista de Investigación Marina*. 30 (1): 45-53.
- Raya C.P. y C.L. Hernández-González. 1998. Growth lines within the beak microstructure of the octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. *South African Journal of Marine Science*. 20(1): 135-142.
- Ré P. y L. Narciso. 1994. Growth and cuttlebone microstructure of juvenile cuttlefish, *Sepia officinalis* L., under controlled conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 177: 73-78.
- Ricker W.E. 1958. Handbook of Computation for Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 119: 300 pp.
- Rocha F. 2003. *Biología, Ecología, Cultivo y Pesquerías de Cefalópodos*. Universidad Austral De Chile. Chile. 207 pp.
- Rodhouse P. y C. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 351: 1003-1022.
- SAGARPA. 2004. Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*. Lunes 15 de marzo de 2004. Segunda sección. 47-48 pp.

- SAGARPA-CONAPESCA-Gobierno del Estado BCS-Secretaría de Pesca BCS-CIBNOR-CICIMAR. 2007. Propuesta de Carta Estatal Pesquera y Acuícola del Estado de Baja California Sur. CIBNOR. 282p.
- Rodríguez-García O.U. 2010. Biología reproductiva del pulpo *Octopus bimaculatus* (Verrill, 1883) en Bahía Sebastián Vizcaíno, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste. 74 p.
- Semmens J.M., G.T. Pecl, R. Villanueva, D. Jouffre, I. Sobrino, J. B. Wood y P.R. Rigby. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research*. 55 (4): 367–377.
- Semmens J.M., Z.Doubleday, K. Hoyle y G. Pecl. 2011. A multilevel approach to examining cephalopod growth using *Octopus pallidus* as a model. *The Journal of Experimental Biology*. 214: 2799-2807.
- Sinn D. 2008. Patterns of activity cycles in juvenile California two-spot octopuses (*Octopus bimaculoides*). *American Malacology Bulletin*. 24: 65-69.
- Smale M. y P. Buchan. 1981. Biology of *Octopus vulgaris* Off the East Coast of South Africa. *Marine Biology*. 65: 1-12.
- Storero L.P., Ocampo-Reinaldo, R.A. González y M.A. Narvarte. 2009. Growth and life span of the small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia): three decades of study. *Marine Biology*. 157 (3): 555-564.
- Triantafillos L. 2004. Effects of genetic and environmental factors of growth of southern calamari, *Sepiotheuthis australis*, from southern Australia and northern New Zeland. *Marine and fresh water research*. 55 (4): 439-446.
- Villegas-Bárcenas G., C. Perales-Raya, A. Bartolomé, E. Almansa y C. Rosas. 2014. Age validation in *Octopus maya* (Voss and Solís, 1966) by counting increments in the beak rostrum sagittal sections of known age individuals. *Fisheries Research*. 152: 93-97.

Wood J. y R. O'Dor. 2000. Do larger cephalopods live longer ? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Marine Biology*. 136: 91-99.

Young J.Z. 1960. The statocyst of *Octopus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London*. 152 (B): 3-29

Zaytsev O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante y A. Gallegos-García. 2003. Coastal Upwelling Activity on the Pacific Shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of Oceanography*. 59: 489-502.

### **Citas electrónicas**

The Integrated Taxonomic Information System (ITIS) 2015. (<http://www.itis.gov>).  
Revisada 05 de Mayo de 2015.