



Universidad Veracruzana

UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS

MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

Edad y Crecimiento de pulpo *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) en el Parque Nacional Sistema
Arrecifal Veracruzano

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

Maestra en Ecología y Pesquerías

PRESENTA:

Biól. Mar. Ana Gabriela Díaz Álvarez

BOCA DEL RÍO, VERACRUZ

SEPTIEMBRE 2011.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que hicieron posible el proceso de este trabajo de investigación, que trata de dar una primera vista sobre el crecimiento del pulpo *O. vulgaris*, para fomentar y desarrollar estrategias de manejo en la zona del PNSAV.

Al personal docente y administrativo del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la Universidad Veracruzana, en especial a mi directora de tesis Dra. Lourdes Jiménez Badillo, a mi tutor el Dr. Cesar Meiners Mandujano, ya que sin su apoyo la finalización de este trabajo no hubiera sido posible. Al Dr. Yuri Okolodkov por todo su apoyo, y consejos en el transcurso de la maestría, al Dr. Alejandro Granados Barba y al Dr. Leonardo Ortiz Lozano por lograr sacar de mí una mejor investigadora y lectora.

Especial agradecimiento al Dr. José Iglesias Estévez por su paciencia y que además de ser mi tutor de tesis y apoyarme con las revisiones de mi tesis siendo objetivo, me recibió en el Instituto Español de Oceanografía de Vigo como parte de mi estancia académica, enseñándome un panorama amplio sobre el cultivo del pulpo *O. vulgaris*.

A todos los pescadores pulperos de Antón Lizardo, Veracruz; que hicieron posible la realización de los muestreos, ellos fueron el punto clave para la realización de este trabajo. Especialmente la cooperativa representada por el pescador Juventino y al personal de la bodega TIBURON.

Al Dr. Unai Markaida del Colegio de la Frontera Sur por su apoyo y colaboración en mi estancia académica y por todo lo enseñado respecto a técnicas de lectura anillos de crecimiento en estiletes, abriendo nuevas posibilidades de estudio para el futuro sobre la especie de pulpo *O. vulgaris*.

Especial agradecimiento a la Dra. Catalina Perales Raya del Instituto Español de Oceanografía de Canarias, por haber recibido y apoyado con todo el material necesario para mi estancia académica en Canarias, y por todo lo enseñado respecto a técnicas de lectura de anillos de crecimiento en mandíbulas de pulpo *O. vulgaris*, gracias a ella tuve la gran experiencia de conocer nuevas formas de trabajo y además pude mejorar mis conocimientos de microscopía. A su vez quiero agradecer a todas las personas que me brindaron su ayuda durante mi estancia entre ellos Aurora Bartolomé Baraza, Sergio Cansado, Carmen Presas Navarro y todo el equipo del IEO Canarias.

Finalmente agradezco a CONACYT por el apoyo económico sujetó al programa nacional de posgrados de excelencia, durante el periodo de Febrero 2009 a Enero 2010.

RESUMEN

La pesquería de pulpo *Octopus vulgaris*, es una de las más importantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Este trabajo surge en atención a una demanda específica del sector pesquero hecha en el 2006 en la que se solicitaba una evaluación y manejo de la población natural del recurso pulpo. Se determinó el crecimiento por medio del análisis de frecuencia de tallas, en base a la medición directa de la longitud total de 2,247 pulpos capturados en Antón Lizardo, Veracruz, entre los meses de junio del 2007 a junio 2009. El intervalo de tallas fue entre 5 y 95 cm de longitud total. Se estableció el tipo de crecimiento somático a través de relaciones biométricas y se analizaron las diferencias entre sexos. Se obtuvieron tallas modales utilizando el método de Bhattacharya, y se analizaron a través de Progresión Modal, para la identificación de las cohortes anuales. Los parámetros de crecimiento se estimaron a través de tres métodos diferentes: 1) el método no paramétrico de Shepherd, 2) el método de Gulland y Holt y 3) el método de ELEFAN I, todos ellos incorporados en el paquete computacional FISAT II. Para la validación de la edad se realizó un conteo de anillos de crecimiento diario en una muestra de mandíbulas de pulpo, se utilizaron también datos bibliográficos y adicionalmente se observó el crecimiento bajo condiciones de cautiverio. Los resultados indican que el pulpo presenta un crecimiento somático de tipo alométrico negativo ($b \neq 3$ ($t_{\text{cal}} = -35.23$, $t_{0.005, 2245} = 1.96$; $p \leq 0.05$)) sin diferencias significativas por sexo ($t_{\text{cal}} = -1.76$, $t_{0.05, 2243} = 1.96$; $p \geq 0.05$), teniendo una misma elevación de la pendiente ($t_{\text{cal}} = 0.009$, $t_{0.05, 2244} = 1.96$; $p \geq 0.05$). Se identificaron dos cohortes anuales (invierno y verano). Los parámetros que mejor describieron el crecimiento del pulpo fueron los estimados con el método de Shepherd. El modelo que describe el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* fue de tipo estacional oscilatorio y se expresa en longitud total $LT = 116 [1 - e^{(-0.82(t - 0.02) - ((0.10)(-0.82)/2\pi) \sin(2\pi(t - 0.5)))}]$, en longitud de manto $LM = 22 [1 - e^{(-0.82(t - 0.02) - ((0.10)(-0.82)/2\pi) \sin(2\pi(t - 0.5)))}]$, y en peso: $PT = 4\,767 [1 - e^{(-0.82(t - 0.02) - ((0.10)(-0.82)/2\pi) \sin(2\pi(t - 0.5)))}]^{2.3}$. A partir de la ecuación de crecimiento en talla, se concluye que al año de edad los pulpos alcanzan una talla de 66 cm de LT y a los dos años de 94 cm. Estas estimaciones que son las primeras para el PNSAV, constituyen la base para futuras evaluaciones de la dinámica poblacional.

Palabras clave: Crecimiento, frecuencia de tallas, Golfo de México, *Octopus vulgaris*, Sistema Arrecifal Veracruzano.

ÍNDICE

Capítulo I. INTRODUCCIÓN	1
Capítulo II. ANTECEDENTES	6
2.1 Biología y desarrollo de la especie <i>O. vulgaris</i>	6
2.2 Generalidades en el crecimiento de la especie <i>O. vulgaris</i>	7
2.3 Estudios realizados en el Golfo de México para la especie <i>O. vulgaris</i>	8
Capítulo III. HIPÓTESIS	10
Capítulo IV. OBJETIVOS	11
4.1 Objetivo general	11
4.2 Objetivo particular	11
Capítulo V. MATERIAL Y MÉTODOS	12
5.1 Área de estudio	12
5.2 Desarrollo metodológico	14
5.3 Muestreo	15
5.4 Análisis de datos	15
5.5 Relaciones biométricas	15
5.6 Análisis de frecuencia de tallas	16
5.7 Estimación de los parámetros de crecimiento	17
5.7.1 Método de Gulland y Holt	17
5.7.2 Método de Shepherd	18
5.7.3 Método de ELEFAN I	18
5.7.4 Ecuación de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales	19
5.8 Comparación de los parámetros de crecimiento	20
5.9 Validación de la edad	20
Capítulo VI. RESULTADOS	22
6.1 Relaciones biométricas	24
6.2 Análisis de frecuencia de tallas	27
6.3 Distribución de frecuencia de tallas	29
6.4 Estimación de los parámetros de crecimiento	30
6.5 Ecuación de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales	31
6.6 Comparación de los parámetros de crecimiento	32
6.7 Validación de la edad	33
Capítulo VII. DISCUSIÓN	35
Capítulo VIII. CONCLUSIÓN	44
Capítulo IX. BIBLIOGRAFÍA	45
Capítulo X. ANEXOS	61

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Datos biométricos obtenidos por mes para hembras de pulpo <i>O. vulgaris</i> en el PNSAV	22
Tabla 2. Datos biométricos obtenidos por mes para machos de pulpo <i>O. vulgaris</i> e el PNSAV	23
Tabla 3. ..Componentes identificados en el análisis de Bhattacharya para el pulpo <i>O. vulgaris</i> del PNSAV	29
Tabla 4. Tallas modales que componen cada cohorte detectadas por el Análisis de Progresión Modal.....	30
Tabla 5.Parámetros de crecimiento obtenidos para el pulpo <i>O. vulgaris</i> en el PNSAV, utilizando los métodos de Gulland y Holt, Shepherd y ELEFAN I	31
Tabla 6. Comparación de los parámetros de crecimiento de <i>O. vulgaris</i> estimados por diferentes autores.....	33
Tabla 7. Clave talla-edad propuesta para el pulpo <i>O. vulgaris</i> del PNSAV en longitud total, longitud manto y peso total	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de localización del área de estudio, Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Jiménez <i>et al.</i> , 2007)	13
Figura 2. Proceso metodológico seguido para la obtención de la edad y crecimiento de pulpo <i>O. vulgaris</i> en el SAV	14
Figura 3. Relación entre longitud total y peso total de pulpo <i>O. vulgaris</i> en el PNSAV	24
Figura 4. Relación linealizada entre longitud total (LT) y peso total (PT) para machos y hembras de pulpo <i>O. vulgaris</i> capturado en Antón Lizardo, Veracruz (PNSAV).	25
Figura 5. Relación del coeficiente de condición obtenido para machos y hembras de pulpo <i>O. vulgaris</i> durante dos años de muestreo	26
Figura 6. Ajuste lineal entre la longitud total y longitud manto (LT-LM) de pulpo <i>O. vulgaris</i> capturado en Antón Lizardo, Veracruz	26
Figura 7. Estructura de tallas de la población de pulpo <i>Octopus vulgaris</i> capturado en Antón Lizardo, Veracruz, durante el período 2007-2009	27
Figura 8. Frecuencia de tallas mensuales de pulpo <i>O. vulgaris</i> capturado en Antón Lizardo, Veracruz	28
Figura 9. Comparación de resultados obtenidos para talla y edad por métodos directos e indirectos	34

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN

El crecimiento es el resultado neto de dos procesos opuestos: el catabolismo y el anabolismo. Uno de los modelos comúnmente utilizados para integrar estos procesos es el modelo de crecimiento von Bertalanffy, que puede ser expresado en talla o peso (Sparre y Venema, 1995). Los parámetros que integran este modelo son: L_{∞} =Longitud máxima asintótica, k =coeficiente de conversión catabólica y t_0 =edad de los organismos cuando hipotéticamente, tienen “longitud cero” o época de nacimiento. Por lo tanto, el crecimiento significa un incremento de tamaño a través del tiempo (Bertalanffy, 1938; Pauly, 1983).

La evaluación y el manejo adecuado de un recurso sujeto a explotación supone el conocimiento de los procesos poblacionales que determinan la adición y la sustracción de individuos en el tiempo y uno de los principios básicos es el crecimiento que puede ser poblacional o individual. El crecimiento poblacional es el cambio en el número de individuos que tiene una población a través del tiempo. El crecimiento individual es el incremento en biomasa de un organismo estimado a partir de la relación que existe entre la edad y la longitud (Sparre y Venema, 1995). El conocimiento de la edad de los individuos de una población constituye un elemento fundamental al momento de realizar análisis en las pesquerías, ya que son parámetros de entrada de los modelos de dinámica poblacional (Pauly, 1990; Gulland *et al.*, 1992).

Dependiendo del posible efecto medioambiental, existen dos formas de crecimiento individual: 1) constante, donde el crecimiento no es afectado directamente por las condiciones medio ambientales y 2) estacional, se observa en organismos cuyo crecimiento no es constante a lo largo del año (Bertalanffy, 1938; Pauly, 1987).

En las poblaciones tropicales, debido a la estabilidad relativa del ambiente, existe una mayor uniformidad en los procesos de crecimiento a través del año; sin embargo, las oscilaciones estacionales del crecimiento tienen lugar en medio templado y en medio tropical. El no considerar explícitamente las oscilaciones estacionales omite un aspecto esencial del proceso

de crecimiento (Pauly 1990, 1994), ya que en recursos tropicales, la poca diferencia de temperatura de 2°C entre invierno y verano es suficiente para inducir oscilaciones estacionales de crecimiento que son estadísticamente significativas aunque visualmente indetectables (Pauly e Ingles, 1981).

La ecuación de crecimiento con oscilaciones estacionales de von Bertalanffy tiene dos parámetros más: “C” que expresa la amplitud de la oscilación del crecimiento, este valor está definido de forma tal que si $C=1$, la tasa de crecimiento es 0 una vez al año. El segundo parámetro es WP (punto invernal) que expresa como una fracción del año el período donde el crecimiento es más lento. (Bertalanffy, 1938; Pauly, 1987; Maroñas, 2006). Las oscilaciones también pueden ser debidas a la alternancia de las estaciones de lluvias, secas, nortes, etc. (Pauly *et al.*, 1992).

Los métodos de medición del crecimiento pueden clasificarse en *métodos indirectos*, tales como Análisis de Progresión Modal, basado en el seguimiento de la evolución de las frecuencias de talla y en *métodos directos*, como los estudios de edad en cautividad que se realizan en cultivos desde la fase de paralarva hasta el estado adulto, o bien por medio del estudio de partes duras, como estiletes y mandíbulas. Ambos tipos de estudios se han utilizado para examinar el crecimiento del pulpo, presentando cada uno ventajas e inconvenientes (Semmens, 2004; Sparre y Venema, 1997; Tanaka, 1956; Perales-Raya 2000 y 2001).

Desde hace muchos años, los análisis de frecuencia de tallas han sido empleados para estimar los parámetros de crecimiento, tomando como referencia el año 1891, en el que, el biólogo danés C. G. John Petersen aportó dos técnicas básicas: el “Método de Petersen” y el denominado “Análisis de Progresión Modal” (Pauly y David, 1981; Pereiro, 1982; Royce, 1984, Pauly, 1980 y 1987). Desde entonces diversos autores han desarrollado métodos de análisis basados fundamentalmente en estas técnicas (Allen, 1966; Beverton, 1954; Bhattacharya, 1967; Ford, 1933; Harding, 1949; Cassie, 1954, Tanaka, 1956; Shepherd, 1987; Tomlinson y Abramson, 1961; Walford, 1946). A pesar de sus limitaciones e imprecisiones, los métodos indirectos constituyen una herramienta muy útil para el estudio de poblaciones naturales, ya que son fáciles de implementar, utilizan datos básicos como la longitud, rápida aplicación y no son muy costosos. En ocasiones estos métodos son empleados para

complementar los resultados de edad y crecimiento estimados en base a estructuras duras (Sparre y Venema, 1995; Hernández, 2000; Otero *et al.*, 2007; Fournier *et al.*, 1990).

A pesar de que recientemente se han desarrollado métodos que emplean estructuras duras mucho más exactas, tales como mandíbulas y estiletes (Hernández, 2001 y Rocha *et al.*, 2004), en donde se determina la equivalencia entre la formación de anillos diarios y la edad en número de días de vida, estos métodos aún requieren un equipo especializado de alto costo y elevado esfuerzo humano, por lo que su utilización es complicada y limitada.

La especie de pulpo *O. vulgaris* (Cuvier, 1797), es una de las más estudiadas dentro del conjunto todos los cefalópodos. Se han analizado aspectos desde el punto de vista biológico, ecológico, fisiológico, bioquímico, genético y pesquero (Otero *et al.*, 2007). Con relación a los estudios realizados sobre su biología, se conoce que el pulpo *O. vulgaris* es una especie marina, semelpara (esto es, que se reproduce sólo una vez y posteriormente muere), bentónica con un ciclo de vida corto, perteneciente a la clase *Chepalopoda*, del orden de los octópodos. Los pulpos, debido a que desarrollan la mayor parte de su vida en aguas someras (Hernández, 2000) son unas de las especies de cefalópodos más accesibles a la captura. Constituyen uno de los recursos pesqueros tradicionales capturados por las flotas artesanales del mundo (Sainz, 1998).

La fecundidad de *O. vulgaris* es relativamente baja comparada con otros octópodos, una hembra produce entre 130,000 y 250,000 huevos (Guerra, 1975; 1978), excepcionalmente 400,000 al año. Los huevos tienen alto grado de supervivencia desde la puesta hasta la eclosión, debido al cuidado materno de la puesta (Mangold y Boletzky, 1983). Al nacer, las paralarvas de pulpo miden ≤ 3 mm y tienen una fase de vida planctónica larga (Moxica *et al.*, 2001). Presentan una gran variabilidad de tallas en cada edad, ya sea por la competencia intercohorte (Iles, 1973; 1978), ó a la aportación constante de nuevos individuos durante el año. Mangold y Boletzky (1983) observaron la existencia de un período de aportación masiva de nuevos individuos a la población, lo que permite distinguir modas representativas de los diferentes grupos de edad (Ikeda y Hatanaka; 1971; Wodinsky, 1972; Guerra, 1979 y Hatanaka, 1979).

Existe una clara dependencia entre la temperatura y el tiempo en que se desarrolla la freza y se realiza la puesta. El desarrollo embrionario de *O. vulgaris* dura entre 25 y 125 días, tolera límites de entre 7 y 33°C. Mientras más alta sea la temperatura, menor el tiempo de desarrollo y viceversa (Guerra, 1978; Hernández, 2000; Otero *et al.*, 2007). La mayor parte de una cohorte de *O. vulgaris* sobrevive menos de seis meses después del reclutamiento, por lo tanto, si el reclutamiento ocurre al inicio de una temporada de crecimiento rápido o lento, la biomasa resultante al cabo del tiempo, o lo que es lo mismo la viabilidad de esa cohorte será muy diferente (Rocha *et al.*, 2006).

Como cualquier recurso natural, la pesquería del pulpo necesita una reglamentación tendiente a optimizar su aprovechamiento. La norma oficial vigente: NOM-009-PESC-1993 (DOF, 2006), se basa en estudios biológico – pesqueros del pulpo *O. maya*, debido a la escasez de información sobre la especie *O. vulgaris* (Hernández-Tabares, 1993). Los lineamientos de manejo asentados en esta norma, dejan sin medidas efectivas de ordenamiento la extracción de *O. vulgaris*. Por ello, se considera fundamental y necesario, el cuantificar el crecimiento y obtener la edad de los organismos de la población natural.

Las evaluaciones realizadas en este trabajo, presentan las estimaciones de crecimiento a partir de métodos indirectos, analizando la distribución de frecuencia de tallas del stock de pulpo común a lo largo de dos años de muestreo, con lo que se pretende representar el ciclo de vida completo del *O. vulgaris*. La validación de la edad real se basó en la lectura de anillos de crecimiento en una muestra de mandíbulas de ejemplares de la zona, en la observación directa del crecimiento en condiciones de cultivo y en la revisión de datos bibliográficos.

Aunque existe una gran diversidad de información mundial referente a la especie *O. vulgaris*, los estudios son casi inexistentes para el pulpo común del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), a pesar de la importancia socioeconómica que esta especie tiene para la población local. En la zona del PNSAV, se sabe que el pulpo es capturado con gancho pulpero, que es un arte de pesca altamente selectivo. Las capturas se producen sobre organismos con un amplio rango de tallas, dependiendo de la necesidad del pescador (los pulpos de menor tamaño, tienen mayor costo), el 75% de las capturas están por debajo de los

11cm longitud manto (LM) que es la talla mínima de captura legalmente establecida (Díaz-Álvarez, 2007).

Este trabajo constituye una parte del proyecto “Indicadores para el Ordenamiento de la pesquería de pulpo *O. vulgaris* en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano”, que surgió como una demanda específica del sector pesquero local en 2006. Pretende contribuir con avances biológico pesqueros de aplicación inmediata a optimizar el manejo y la sustentabilidad del recurso, dando una primera estimación de los parámetros de crecimiento y la edad del pulpo *O. vulgaris* en la zona del PNSAV. Además, en este estudio se aportan elementos clave, que permitirán sustentar el establecimiento de medidas de ordenamiento específicas para la especie, beneficiando directamente a la comunidad pesquera y contribuyendo a su conservación y sostenibilidad.

CAPITULO II ANTECEDENTES

2.1 Biología y desarrollo de la especie *O. vulgaris*

El pulpo *O. vulgaris*, es una especie sin límites biográficos bien definidos. Durante años se pensó que se distribuía en aguas templadas, tropicales y subtropicales de todos los océanos, algo que Guerra (1992) y Mangold (1998) pusieron en duda. Norman (2000) llamó “complejo de especies de *O. vulgaris*” a los octópodos similares presentes en aguas templadas y tropicales que son tratados como pulpo común. Con el avance de la tecnología con el tiempo, la utilización de técnicas genéticas ha permitido separar especies crípticas. En el Golfo de México, Flores (2010), realizó un estudio genético de los octópodos de la zona, concluyendo que para su correcta identificación es necesario realizar más estudios taxonómicos, e incluso estudiar la posibilidad de renombrar a la especie *O. vulgaris* en dicha área.

Sobre las experiencias de cultivo del pulpo común, las investigaciones realizadas se enfocan principalmente en reducir la mortalidad observada durante los primeros meses de vida, etapa que constituye el cuello de botella fundamental que impide completar a escala industrial su cultivo integral. Investigadores como Villanueva (1995), Hernández (2000), Iglesias *et al.* (2000, 2004, 2007), Carrasco *et al.* (2003) y Rodríguez-Rúa *et al.* (2005), han realizado grandes avances en el intento por cerrar el ciclo de vida del pulpo *O. vulgaris* en cautiverio, sin embargo, la optimización de las necesidades nutricionales sigue siendo uno de los principales puntos críticos de estudio. Carrasco *et al.* (2003), Iglesias *et al.* (2004) y Fernández-Rúa *et al.* (2009) describen que el crecimiento de las paralarvas en sus primeras fases se ajusta a una curva exponencial, demostrando que el efecto de la luz y la temperatura produce una mayor tasa de crecimiento.

En relación a la reproducción, en el Golfo de Cádiz, los machos de *O. vulgaris* presentan precocidad reproductiva, con dominancia de individuos maduros en estadio III (maduros) durante todo el año y aumenta el número de individuos en estadio IV (puesta) en septiembre, alcanzando una talla de madurez sexual a partir de los 800g aproximadamente. Las hembras a su vez, maduran hasta los 1100g con una marcada estacionalidad, puesta de verano cuando el

alimento es abundante (Julio-Septiembre), reposo en otoño e inicio de gametogénesis nuevamente en enero; si la puesta es a mayor profundidad, los huevos pueden retrasar su eclosión hasta otoño o incluso hasta invierno cuando se dan bajas temperaturas como se ha observado en el Mediterráneo catalán. La proporción sexual del pulpo *O. vulgaris*, consistentemente es de 1:1 tanto para el Atlántico centro-oriental (Guerra, 1978), para África Occidental (Ikeda y Hatanaka, 1971) y para el Golfo de México (Díaz-Álvarez, 2007) independientemente de la profundidad de captura y de la época del año.

El pulpo *O. vulgaris*, presenta un ciclo de vida corto, con una supervivencia aproximada de 18 a 24 meses. Las hembras pueden almacenar esperma del macho durante periodos prolongados de tiempo, hasta que se den las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia de las paralarvas (Hernández, 2000; Otero, 2007). En Gran Canaria, la longevidad promedio en ambos sexos no supera los 13 meses de vida (Hernández, 2000); sin embargo, otros autores señalan que los machos pueden llegar a vivir hasta 3 años y las hembras hasta los 2 (Iglesias, *obs. per*). La estrategia de la especie está orientada en aprovechar al máximo los primeros periodos de puesta, minimizando la mortalidad de la descendencia, dando lugar este hecho a que la hembra muera después de la puesta (Pereiro y Bravo de Laguna, 1981; Hernández, 2000).

Itami *et al.* (1963), Guerra (1979), y Mangold y Boletzky (1983), concluyeron que a los tres meses de la eclosión, las paralarvas del pulpo *O. vulgaris* alcanzan 39 g en promedio. Después de adquirir hábitos bentónicos a los 90 días, alcanzan 5 mm de LM, y a los 5 y 6 meses de 5 a 6 cm de LM. Mangold y Wirz (1983) observaron que ejemplares de 11 y 12 meses alcanzan de 11 a 12 cm LM. Las hembras alcanzan un promedio de 2 kg, mientras que los machos alcanzaron 2.5 kg a los 15 meses de edad.

2.2 Generalidades en el crecimiento de la especie *O. vulgaris*

Diferentes aspectos del crecimiento del pulpo *O. vulgaris*, en etapas más avanzadas del desarrollo han sido objeto de varios trabajos (Tanaka, 1958; Nixon, 1966, 1987; Wodinsky, 1972; Silva *et al.*, 2002 y Sousa-Reis y Fernandes, 2002). Las conclusiones de estos estudios indican que el crecimiento de los cefalópodos es muy rápido, después de la fijación al fondo

apenas experimentan modificaciones morfológicas, y maduran con rapidez. Sobre la biología de *O. vulgaris*, se han realizado recientemente abundantes aportes de información (Quetglas *et al.*, 1998; Domain *et al.*, 2000; Hernández–García *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2002; Smith y Griffiths, 2002; Oosthuizen y Smale, 2003; Rodríguez–Rúa *et al.*, 2005; Katsanevakis y Verriopoulos, 2004) y sobre ecología (Faure *et al.*, 2000; Sobrino *et al.*, 2002).

Mangold y Boletzky (1973) sugirieron que no existe una relación precisa entre la talla y edad para la especie *O. vulgaris*; sin embargo, con el paso del tiempo algunos autores (Wodinsky, 1972; Guerra, 1978, 1979, 1992; Hatanaka, 1979; Caverivière *et al.*, 1999; Domain *et al.*, 2000; Hernández, 2000; Boletzky, 2003; Rocha, 2006; Otero *et al.*, 2007) han demostrado que sí puede observarse dicha relación aunque con un alto grado de variación individual en el crecimiento (principal característica en cefalópodos). A la fecha no se conoce un único modelo que describa el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* aplicable a todas las zonas de estudio. En ocasiones, teniendo en cuenta las condiciones bióticas y ambientales que minimizan estadísticamente las diferencias entre individuos, se ha tratado de utilizar dichas diferencias para aumentar la comprensión de los impactos de los diversos factores de crecimiento; incluso en pulpos cultivados en condiciones idénticas se ha observado que tienen un alto nivel de variación en su tamaño a la misma edad, debido tal vez a la gran diversidad paterna y a pequeñas diferencias existentes al inicio del crecimiento (Fernández *et al.*, 2007).

Recientemente se han desarrollado avances en la determinación de la edad por medio de métodos directos. Autores como Guerra (1979), Rocha (2003), González *et al.*, (2005), Otero *et al.*, (2007) han desarrollado mejoras en las diferentes técnicas de conteo de anillos de crecimiento en partes duras, como en mandíbulas y estiletes, llegando incluso a determinar que cada anillo leído, representa un día de vida del organismo (Raya *et al.*, 1998, 2001; Hermosilla *et al.*, 2010).

2.3 Estudios realizados en el Golfo de México para la especie *O. vulgaris*

En el Golfo de México, los estudios existentes para la especie *O. vulgaris*, han sido dirigidos a conocer la maduración gonádica (Jiménez *et al.*, 2008), la estructura poblacional (Díaz-Álvarez, 2008), el cultivo experimental del pulpo en el PNSAV (Méndez *et al.*, 2007) y a la

caracterización de la pesquería (Jiménez *et al.*, 2007 y Jiménez 2006). En las experiencias de cultivo realizadas para pulpo *O. vulgaris* del PNSAV, se obtuvieron dos puestas al año, en agosto y diciembre; el período de *freza* duró entre 20 y 35 días. El tamaño de los organismos al nacer fue de aproximadamente 0.3 cm LT, con una alta mortalidad durante las primeras semanas de vida. Debido a esto, solamente pudieron ser estudiados organismos de dos a tres semanas con medidas de 0.5 y 0.55cm de LT.

Los estudios de crecimiento de pulpo en el Golfo de México, están enfocados en *Octopus maya*. Nepita-Villanueva y Defeo (2001) analizaron el crecimiento en aguas de la costa de Yucatán, comparando durante varios años los parámetros de crecimiento obtenidos con diversos métodos indirectos (ELEFAN I, SLCA, PROJMAT). Solís (1967, 1988) y Arreguín *et al.* (1992) también han empleado distintos métodos de análisis de frecuencia de talla para determinar el crecimiento.

En la actualidad, el estudio del crecimiento en octópodos ha sido abordado con mayor frecuencia por los investigadores; sin embargo, la alta variabilidad de las tasas de crecimiento de las especies por zona ha dificultado el homogeneizar los resultados de crecimiento obtenidos. Se han desarrollado nuevos modelos y técnicas para el mejor entendimiento de la edad y el crecimiento del pulpo, basándose en métodos directos e indirectos. En general en el Golfo de México, los estudios de crecimiento se realizan enfocados a la preservación del pulpo *O. maya*, motivo por el cual se ha diseñado este trabajo, que constituye además el primer estudio que se realiza de crecimiento para la especie *O. vulgaris*.

CAPITULO III

HIPÓTESIS

Si el incremento en biomasa del pulpo *O. vulgaris* a través del tiempo se refleja en la talla individual de la captura, se podrá evaluar el crecimiento y aproximar la edad a través del seguimiento de tallas que representan las cohortes.

CAPITULO IV

OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Con el fin de contribuir al ordenamiento pesquero del recurso en el PNSAV, determinar la edad y evaluar el crecimiento del pulpo *O. vulgaris*, a partir de la interpretación de la distribución de tallas provenientes de la pesca artesanal de la zona.

4.2 Objetivos particulares

- ✓ Determinar el tipo de crecimiento somático del pulpo *O. vulgaris*, mediante la relación biométrica longitud total – peso total.
- ✓ Establecer la distribución de frecuencia de tallas de pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV.
- ✓ Calcular los parámetros de la ecuación de crecimiento individual de von Bertalanffy, para el recurso pulpo existente en el PNSAV.
- ✓ Validar las estimaciones de edad del pulpo a partir de observaciones de crecimiento en cautividad, conteo de anillos diarios de crecimiento en mandíbulas y a través de revisiones bibliográficas.

CAPITULO V

MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), tiene un clima cálido-húmedo con dos épocas bien marcadas: la “de nortes”, de menor precipitación, que se presenta de septiembre a abril, con temperatura baja y frecuentes invasiones de masas de aire frío del norte: éstas, por su fuerza, pueden ser desde vientos frescos hasta violentos y huracanados. La otra época, denominada “de lluvias” tiene lugar de mayo a agosto, con temperaturas elevadas, alta precipitación y vientos débiles del este. La temperatura atmosférica promedio anual en la zona del SAV es de 26°C y las temperaturas más bajas se registran en enero y febrero, oscilando alrededor de 18°C (INP, 2000).

El PNSAV, está formado por bajos, islas y arrecifes situados en la porción interna de la plataforma continental del Golfo de México, los cuales se elevan desde profundidades cercanas a los 40 m. El sistema incluye dos áreas geográficamente separadas (Figura 1), la primera se localiza enfrente del Puerto de Veracruz e incluye a los arrecifes Gallega, Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, Isla Verde, Isla de Sacrificios, Pájaros, Hornos, Ingeniero y Punta Gorda, todos dentro de la isóbata de los 37 m. La segunda área se ubica frente a Punta Antón Lizardo, a unos 20 km. al suroeste del Puerto de Veracruz, e incluye los siguientes arrecifes: Giotte, Polo, Blanca, Punta Coyol, Chopas, Enmedio, Cabezo, el Rizo, Santiaguillo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Topetillo, todos ellos dentro de la isóbata de los 48 m (DOF, 2000).

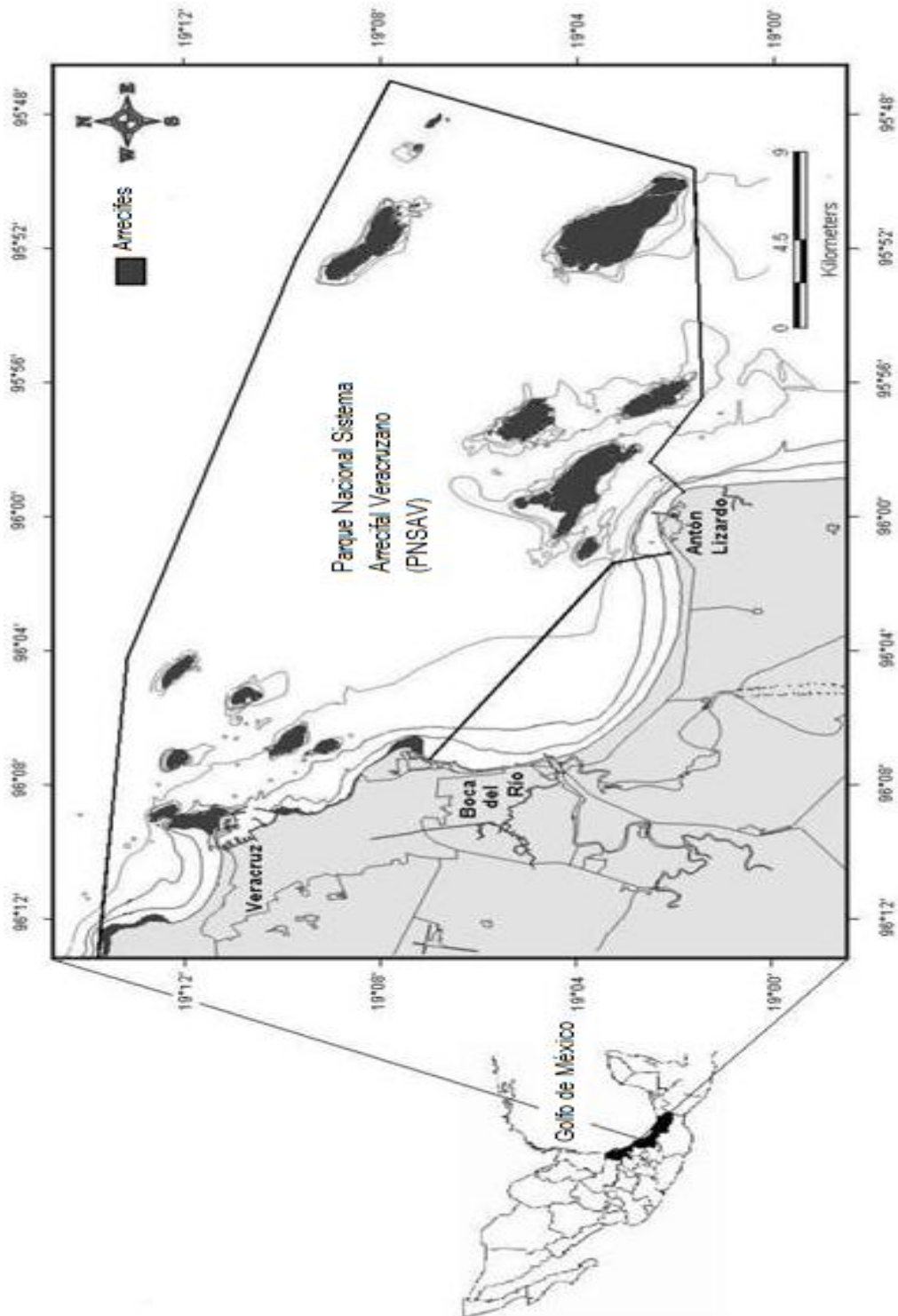


Figura 1. Mapa de localización del área de estudio, Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Jiménez *et al.*, 2007).

5.2 Desarrollo Metodológico

En la figura 2 se presenta de forma resumida y gráfica el desarrollo metodológico seguido en esta tesis, para la obtención de la edad y el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV.

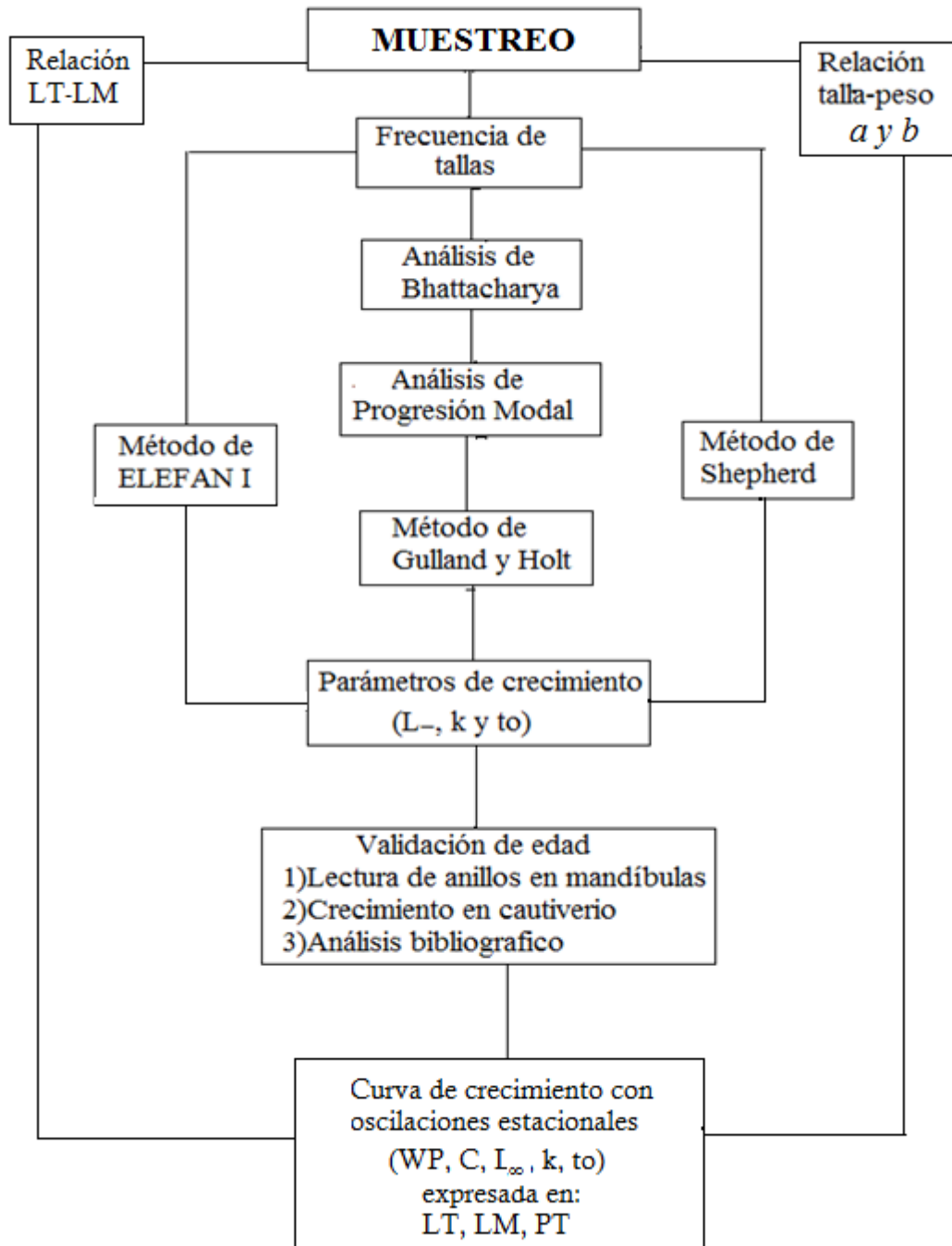


Figura 2. Proceso metodológico seguido para la obtención de la edad y crecimiento de pulpo *O. vulgaris* en el SAV.

5.3 Muestreo

Se realizaron muestreos aleatorios mensuales de la especie de pulpo *O. vulgaris*, capturado artesanalmente y desembarcado en las bodegas de Antón Lizardo, Veracruz, durante dos ciclos anuales: junio 2007 a junio 2009. Para determinar el tamaño mínimo de muestra se utilizó la longitud media y varianza muestral obtenidos previamente en un muestreo piloto realizado de acuerdo con Sparre y Venema (1995).

En cada muestreo se registró individualmente la longitud total (LT), que corresponde a la distancia desde el final del brazo más largo hasta el término posterior del manto; la longitud del manto (LM), determinado por la distancia desde la línea media entre ambos ojos hasta el término posterior del manto; ambas medidas se realizaron al centímetro más cercano con un ictiómetro de canaleta. El peso húmedo (PT), se tomó con una balanza OHAUS Scout PRO SP (máx. 6,000g), manteniendo el mismo grado de humedad en los organismos (pesándolos antes de ser puestos en hielo) para disminuir la variabilidad en la medición.

El sexado se realizó por medio de la observación de la terminación diferenciada del tercer brazo derecho y la presencia del hectocótilo (Hernández, 2000).

5.4 Análisis de datos

Con la información obtenida en campo, se elaboró una base de datos en una hoja electrónica Excel (Microsoft), a partir de la cual se estimó la proporción sexual, las relaciones talla-peso de acuerdo a Ricker (1979) y la distribución de tallas a lo largo del tiempo según Sparre y Venema (1997).

5.5 Relaciones biométricas

Para la estimación de la relación talla-peso, que determina el tipo de crecimiento somático mediante el ajuste de datos observados de LT-PT, se utilizó un modelo potencial $PT=aLT^b$ de acuerdo a Ricker (1975), donde PT es el peso total y LT la longitud total. Las constantes a y b de la ecuación, así como sus intervalos de confianza se obtuvieron por mínimos cuadrados

(Sokal y Rohlf, 1996) de la ecuación linearizada con transformación logarítmica. El valor de la pendiente b , fue incorporado en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, para obtener la curva de crecimiento expresada en peso.

Para determinar el tipo de crecimiento de la especie, se utilizó el coeficiente de alometría (b) de la ecuación de Ricker (1975), para lo cual se aplicó la prueba de hipótesis de la pendiente $b=3$. Para verificar la igualdad en el crecimiento entre machos y hembras, se realizó una prueba de hipótesis de comparación de pendientes (Zar, 1996).

A partir de la relación LT-PT se estimó el coeficiente de condición para hembras y machos, que expresa la relación volumétrica en función del peso, según la expresión matemática: $a = PT/LT^b$ (Ricker, 1975).

La relación longitud total - longitud manto (LT-LM), se obtuvo mediante un análisis de regresión lineal ($LM = a + bLT$) de acuerdo a Sokal y Rohlf (1996) y Sparre y Venema (1997). Los resultados obtenidos, se utilizaron para establecer la conversión de tallas, que sirvió a su vez para obtener la curva de crecimiento de von Bertalanffy en longitud manto (LM). Hasta la fecha, la mayoría de los autores reportan dichos parámetros con longitud de manto (LM).

5.6 Análisis de frecuencia de tallas

Se realizaron diversas estimaciones del número óptimo de clases y de la amplitud óptima de los intervalos en los que se agrupó la frecuencia de tallas y pesos. Con el fin de apreciar mejor las tallas modales, fue necesario incluir más clases de talla de las recomendadas, e incluso intervalos más estrechos. Se construyeron tablas de distribución de frecuencias para cada variable y se graficaron, con el fin de identificar la estructura poblacional del recurso, siguiendo el modelo descrito por Sokal y Rohlf (1996) y Sparre y Venema (1997). Durante los dos años de muestreo, se realizaron histogramas correspondientes a cada mes, con el fin de expresar una dimensión general de la distribución de las tallas a través del tiempo.

Con el método de Bhattacharya (1967), se separaron los componentes normales correspondientes a clases de edad de cada distribución mensual de frecuencias de talla. Este

método utiliza las diferencias de los logaritmos de las frecuencias de talla de dos clases consecutivas para obtener una serie de líneas rectas correspondientes a los componentes de la curva de Gauss y a partir de las cuales se obtienen finalmente la longitud media y su desviación típica. Los cálculos fueron realizados utilizando el programa FISAT II (FAO ICLARM Stock Assessment Tools; Gayalino *et al.*, 1995).

Una vez obtenidas las modas para todas las distribuciones de talla mensuales, se hizo el seguimiento de las tallas modales en muestreos subsecuentes, para determinar el crecimiento de una cohorte a través del tiempo. El método utilizado fue el de Análisis de Progresión Modal (APM) de (Pauly, 1983), que tiene como base los supuestos de que todos los organismos presentan una misma tasa de crecimiento, que las pautas de crecimiento se repiten año tras año y que una cohorte puede ser seguida durante la primera fase de su vida uniendo las tallas modales. Este análisis se llevó a cabo utilizando también el mismo programa FISAT II, citado anteriormente.

5.7 Estimación de los parámetros de crecimiento

Para estimar los parámetros de crecimiento: longitud máxima (L_{∞}) coeficiente de conversión catabólica (k), se utilizaron los métodos de Gulland y Holt, el método no paramétrico de Shepherd, y ELEFAN I, incorporados en el paquete computacional FISAT II (FAO ICLARM Stock Assessment Tools; Gayalino *et al.*, 1995).

5.7.1 Método de Gulland y Holt

De acuerdo a Pauly (1979), una vez identificadas las tallas modales por el método de Bhattacharya (1967) y los incrementos de talla con respecto al tiempo, determinados por el análisis de progresión modal, se aplicó el método de Gulland y Holt (1959). Este método permite la estimación de los parámetros de k y L_{∞} , empleando los incrementos en longitud, basados en el hecho de que, en la función de von Bertalanffy, las tasas de crecimiento declinan linealmente conforme crecen, alcanzando valores de cero cuando llegan a su máxima longitud. Este consiste en una regresión lineal entre la longitud total y el peso total, donde la pendiente (b) corresponde al valor estimado de k , y la razón entre la ordenada al

origen y la pendiente a la estimación de L_{∞} . Este método también permite estimar la estacionalidad del crecimiento mediante el análisis de residuales. La estimación de t_0 se calculó a partir del método gráfico de von Bertalanffy (1938).

5.7.2 Método de Shepherd

A partir del análisis de composición de frecuencia de tallas, se estimaron los mejores parámetros de crecimiento que pueden ser obtenidos con el método no paramétrico de Shepherd (Shepherd, 1987), empleando como datos de entrada, diferentes valores de L_{∞} y k , evaluando con cada par de valores el grado de correspondencia entre las modas predichas a partir de la curva teórica de generada y las modas observadas. Para ello, este método se apoya en un análisis de superficie de respuesta que evalúa la correspondencia general entre las predicciones y las observaciones a lo largo de toda la distribución de tallas. Sus puntuaciones se basan en la raíz cuadrada del número de ejemplares observados en cada grupo de tallas. La transformación en raíces cuadradas se justifica del supuesto que de que el número de individuos de una muestra que cae dentro de un determinado intervalo de tallas se distribuirá con arreglo a una distribución de Poisson (Gulland *et. al.*, 1992). Los parámetros seleccionados son aquellos que obtienen una mayor puntuación. La estimación de t_0 , se obtuvo a partir del método gráfico de von Bertalanffy (1938).

5.7.3 Método de ELEFAN I (Electronic Length Frequency Analysis)

El método ELEFAN I (Pauly 1987, Gayalino *et al.*, 1995) se basa en la frecuencia en que la curva de von Bertalanffy calculada con base a los diferentes parámetros de crecimiento, alcanza las modas presentes en los datos. Consta de dos etapas principales: a) la reestructuración de las frecuencias de tallas y b) el ajuste de la curva de crecimiento. El proceso de reestructuración utiliza promedios móviles para obtener los diferentes grupos de tallas o cohortes, asignándoles una puntuación máxima y mínima sin considerar el número de individuos presentes en cada cohorte. El ajuste de la curva de crecimiento más convincente se basa en la inclusión del mayor número de puntos máximos o suma de máximos explicada (SME) y en la suma de todos los puntajes máximos ajustados en la curva o suma de máximos disponibles (SMD). De este modo, la razón SME/SMD se convierte en una forma de bondad

de ajuste (Sparre y Venema, 1995). Este método permitió a partir de la distribución de frecuencias de longitud observadas durante dos años, ajustar el crecimiento bajo el supuesto de que todas las cohortes siguen la misma tendencia a través del tiempo y que éstas representan el ciclo de vida completo de la especie. Se utilizó la opción de K-valores y superficie de respuesta, para obtener los mejores valores para los rangos de k (0.10 a 1.0) y de L_{∞} para la ecuación de von Bertalanffy. La estimación de t_0 se calculó, al igual que en el método anterior, a partir del método gráfico de von Bertalanffy (1938).

5.7.4 Ecuación de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales

Teniendo en cuenta los tres métodos utilizados, se eligieron aquellos parámetros de crecimiento que al ser incorporados en el modelo de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales (Pitcher y Macdonald, 1973; Cloern y Nichols 1978 y Pauly y Gaschütz 1979), dieran un mejor ajuste, en relación a la biología del pulpo *O. vulgaris* en el SAV y a los datos observados de crecimiento en cautiverio. Estos parámetros de crecimiento (L_{∞} , k y t_0), se incorporaron a la siguiente ecuación:

$$LT = L_{\infty} [1 - e^{(-K(t - t_0) - (CK/2\pi) * \text{seno}(2\pi * (t - WP)))}]$$

Siendo, WP: el punto de mínimo crecimiento y C: la amplitud de la oscilación, el resto de los parámetros fueron los obtenidos para el cálculo de la ecuación de von Bertalanffy.

Es necesario considerar que el programa asume que: 1) las muestras son representativas de la población, 2) las diferencias en longitud son debidas principalmente a diferencias en la edad, 3) el crecimiento es similar cada año; es decir no hay factores que introduzcan cambios notables en el crecimiento interanual, y 4) la ecuación de von Bertalanffy de crecimiento estacional oscilatorio, proporciona una aproximación válida para describir el crecimiento, pues la poca diferencia de temperatura de 2° C entre invierno y verano es suficiente para inducir oscilaciones estacionales que son estadísticamente significativas, no considerar la estacionalidad omite un aspecto esencial en el proceso de crecimiento (Pauly y David, 1981; Pauly e Ingles, 1981; Gayalino *et al.*, 1989).

5.8 Comparación de los parámetros de crecimiento

Se calculó el índice de crecimiento phi prima (ϕ') mediante la ecuación de Munro y Pauly (1983): $\phi' = \text{Log}_{10} k + 2\text{Log}_{10} L_{\infty}$, para comparar los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio y los obtenidos por diferentes autores.

5.9 Validación de la edad

Para la validación de la edad se tomaron en cuenta los siguientes criterios: 1) lectura de anillos diarios de crecimiento en una muestra de mandíbulas de ejemplares capturados en el PNSAV (n=39). 2) observación directa de crecimiento de organismos mantenidos en cautiverio en Antón Lizardo, Veracruz y en Vigo, España. 3) Revisión bibliográfica sobre el crecimiento reportado en paralarvas, reclutas, juveniles y adultos de pulpo *O. vulgaris*.

1) En colaboración con la Dra. Catalina Perales Raya del Instituto Español de Oceanografía de Tenerife (España), se prepararon 39 muestras de mandíbulas de pulpo *O. vulgaris* procedentes del PNSAV y se trasladaron al IEO de Tenerife; se realizaron cortes longitudinales para obtener la parte superior e inferior de la mandíbula, estas muestras fueron colocadas en un portaobjetos con una gota de resina y posteriormente con una lija (modelo 920 STB) fueron pulidas hasta obtener la parte central de cada corte. Posteriormente con la lija (METASERV 2000 Grinder/Polisher) fueron pulidos con más detalle con óxido de zinc en una base de terciopelo, para quitar cualquier residuo de resina que pudiera dificultar la lectura. A cada uno de los tres cortes obtenidos por cada muestra (partes superior, parte inferior y pared lateral) se le realizó una lectura de edad haciendo una comparación entre la sección sagital (zona inferior y superior) con luz UV (300x) y la sección lateral de la pared del pico del pulpo *O. vulgaris* con luz violeta (50x) con un microscopio estereoscópico de fluorescencia (Nikon AZ100) realizándose tres lecturas por corte, con un coeficiente de variación del 10% y donde cada anillo observado en el corte realizado representó un día de vida del organismo, de acuerdo con Raya (2001) y Hermosilla *et al.* (2010).

2) A partir de la observación directa de crecimiento de organismos mantenidos en cautiverio en Antón Lizardo, Veracruz y en Vigo, España, se obtuvo información que ayudó a efectuar

la comparación de los resultados obtenidos en este trabajo con los resultados de otros autores, ya que los estudios de cultivo nos dan una perspectiva general de la biología de la especie.

Para estimar la fecha de nacimiento, se considero inicialmente $t_0 = 0$, después se realizo una revisión de la literatura existente sobre las tasas de crecimiento del pulpo, se tomaron en consideración los datos de madurez sexual para inferir la fecha de desove (Jiménez *et. al.*, 2008) y la observación directa del crecimiento en condiciones de cautiverio en Antón Lizardo, Veracruz.

Para la determinación de la edad de la segunda talla modal sólo fue necesario contar los días transcurridos entre los días en que fue muestreado y la fecha probable de nacimiento, más los días transcurridos para la segunda talla modal respecto a la primera, y así sucesivamente hasta la última talla modal. De igual forma se procedió para asignar una edad a cada una de las tallas modales que integraron cada cohorte.

3) Se efectuó una revisión exhaustiva de la información disponible sobre el crecimiento desde la fase pre-explotable hasta la fase explotable, tomando en cuenta todos los estados de desarrollo (paralarvas, asentamiento al sustrato, juveniles, adultos) a través del tiempo. Los datos obtenidos por otros autores fueron analizados de acuerdo a ciertos parámetros como: temperatura, profundidad, salinidad y luz; y otras características específicas como el tiempo de cultivo, el lugar, o el momento del muestreo. Este análisis proporcionó elementos de juicio que permitieron sustentar las estimaciones de crecimiento de este estudio.

CAPITULO VI

RESULTADOS

Se estimó un tamaño óptimo de muestra mensual de 100 organismos ($z=1.96$, $\sigma^2=12.4$, $d=2.5$); sin embargo, la mayor parte de los meses, los muestreos fueron influenciados directamente por las condiciones ambientales y la prioridad de pesca. En las tablas 1 y 2, se presenta la frecuencia de tallas y pesos obtenida mensualmente para hembras y machos.

Tabla 1. Datos biométricos obtenidos por mes para hembras de pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV

Mes	n	% Sexo	Rango LT (cm)	Hembras		
				Media \pm δ	Rango PT (f)	Media \pm δ
Junio	57	50	32-70	52.21-9.26	185-1254	690.89-246.28
Julio	47	47	17.5-66.5	33.73-9.79	56-1050	226.70-208.82
Agosto	81	59	26-67.5	38.64-7.22	120-1257	325.23-163.51
Septiembre	69	53	31-59	40.43-5.23	193-926	318.31-95.82
Octubre	31	48	37-68	47.12-6.20	265-1031	477.77-149.28
Noviembre	60	50	20-75	41.52-8.05	224-1903	443.33-278.76
Diciembre	23	46	33-55	41.78-6.82	273-890	421.04-134.29
Enero	53	51	29-76	49.41-10.87	183-2080	710.9-399.78
Febrero	48	46	29.5-75	49.70-12.14	206-1652	721.52-395.99
Marzo	36	49	33-91	54.15-14.13	189-2350	859.75-580.83
Abril	24	56	5-72	46.92-9.84	3-1653	581-368.11
Mayo	24	52	32-66	45.91-9.51	209-1097	533.33-270.94
Junio	17	49	24-74	46.85-16.11	81-2132	622.82-500.07
Julio	45	45	17.5-66.5	32.92-9.13	56-800	196.31-155.38
Agosto	74	74	12-66.5	32.94-12.45	53-1050	248.05-215.10
Septiembre	66	66	27-46	34.54-5.06	157-601	277.01-100.78
Octubre	62	62	17-81	50.45-16.22	117-2076	612.66-450.32
Noviembre	59	59	32-69	47.60-11.04	165-938	452.55-220.28
Diciembre	58	58	30-88	47.46-11.52	184-1840	512.75-283.66
Enero	41	56	23-80	51.63-13.16	74-1720	593.17-324.96
Febrero	39	50	27-76	44.94-11.86	161-1672	581.25-376.21
Marzo	52	52	26-80	42.57-13.02	80-1717	476.71-409.09
Abril	45	49	30-85	42.04-10.53	128-1786	336.51-279.80
Mayo	43	51	28-90	48.32-13.97	155-1855	524.25-384.92
Junio	49	49	32-86	52.94-11.82	185-1621	795-351.04

Tabla 2. Datos biométricos obtenidos por mes para machos de pulpo *O. vulgaris* e el PNSAV

Mes	n	% Sexo	Rango LT (cm)	Machos		
				Media \pm δ	Rango PT (f)	Media \pm δ
Junio	56	50	34-70	54.16-8.17	840-1200	739.25-209.78
Julio	52	53	20-63	33.43-9.30	54-1031	227.76-208.40
Agosto	57	41	23-60	38.03-6.87	120-852	292.84-143.42
Septiembre	62	47	29-55	40.07-5.85	200-708	325.70-101.51
Octubre	33	52	36-53	44.98-4.69	290-861	455.69-119.31
Noviembre	61	50	32-58	41.75-5.66	231-934	454.96-150.32
Diciembre	27	54	33-80	45.55-9.26	220-1725	480.18-285.39
Enero	50	49	29.5-77	45.61-10.68	191-1789	614.78-389.52
Febrero	56	54	30-67	45.35-9.58	178-1529	589.94-338.11
Marzo	37	51	32-67	51.24-10.03	222-2167	822.48-501.05
Abril	19	44	20-62	46.94-10.79	215-1350	667.78-322.24
Mayo	22	48	31.5-70	49.59-11.06	203-1151	652.31-312.91
Junio	18	51	27-81	47.55-14.01	153-1743	688.77-458.72
Julio	55	55	19-86	35.88-13.86	54-1590	287.25-327.58
Agosto	26	26	17-57	33.80-10.71	74-581	243.42-156.12
Septiembre	34	34	24-63	36.76-6.92	182-1322	335.55-200.59
Octubre	38	38	30-94	50.5-14.52	153-1835	592.57-383.94
Noviembre	41	41	30-94	48.52-13.18	171-1833	497.04-317.55
Diciembre	42	42	33-80	48.30-10.72	210-1725	575.19-369.03
Enero	32	44	25-88	51.12-2.35	84-1788	634.81-368.76
Febrero	39	50	27-86	46.47-13.30	180-2136	643.02489.16
Marzo	48	48	20-74	44.22-14.11	52-1777	526.02-415.56
Abril	46	51	30-71	47.89-10.70	131-1293	479.02-273.83
Mayo	42	49	35-92	47.23-10.96	143-1775	488.92-304.05
Junio	51	51	32-74	50.90-8.12	174-1493	802.86-298.26

Durante el período de muestreo de junio 2007 a junio 2009 se midieron y pesaron 2 247 pulpos, de los cuales 1 203 fueron hembras y 1 044 machos. La proporción de sexos (macho: hembra) calculada para los 24 meses no presentó diferencias significativas de la equidad M: H= 1:1; $P < 0.05$.

Las tallas para hembras fluctuaron entre 17 a 91cm de longitud total (LT) y de 53 a 2350 g de peso total (PT) y para machos 17 a 94 cm LT y PT: 52 a 2136 g.

6.1 Relaciones biométricas

Los análisis se basaron en la longitud total ($PT= 0.08LT^{2.3}$ ($r^2=0.8$; $g.l.= 2\ 245$)), ya que presentó una mejor relación con respecto al peso total (PT) al tomar las medidas al centímetro más próximo, en comparación con la longitud del manto ($PT= 2.73LM^{2.2}$ ($r^2=0.7$; $g.l.= 2\ 245$)). En la figura 3 se presenta la relación potencial, entre la talla y el peso de machos y hembras en conjunto.

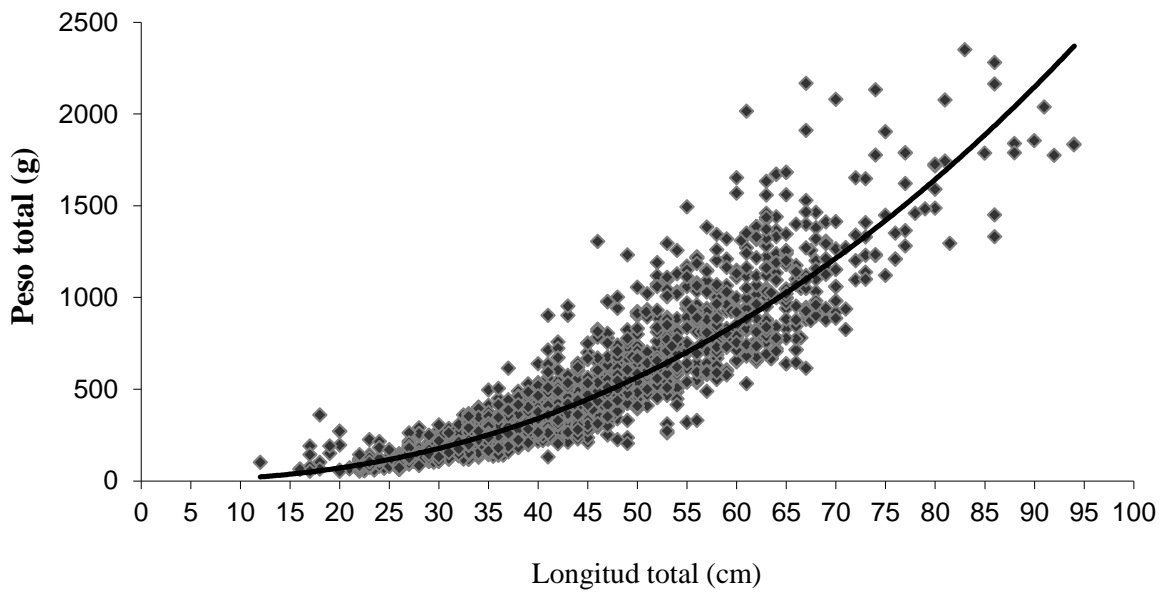


Figura 3. Relación entre longitud total y peso total de pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV.

En la figura 4, se aprecia la linearización de la relación talla-peso. La prueba de hipótesis ($t_{0.05}= 1.96$, $t_{0.975}=-35.24$, $p\leq 0.05$), determinó un crecimiento somático de tipo alométrico negativo; esto sugiere que los pulpos tienen una mayor tendencia a aumentar en peso que en talla en algunas épocas del año, no necesariamente la talla o el peso decrece linealmente a medida que crecen.

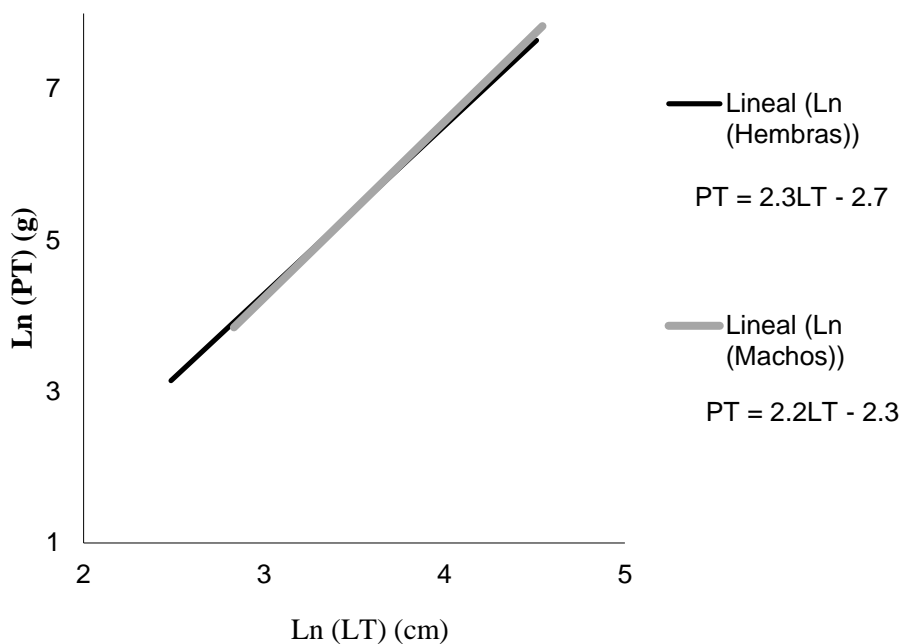


Figura 4. Relación linealizada entre longitud total (LT) y peso total (PT) para machos y hembras de pulpo *O. vulgaris* capturado en Antón Lizardo, Veracruz (PNSAV).

No existen diferencias significativas entre la relación longitud – peso de hembras y machos (pendiente: $t_{cal} = -1.76$, $t_{0.05, 2\ 243} = 1.96$; $p > 0.05$; ordenada al origen: $t_{cal} = 0.009$, $t_{0.05, 2\ 244} = 1.96$; $p > 0.05$), por lo que en los posteriores análisis no se distinguió entre sexos.

En la figura 5, el coeficiente de condición global para el pulpo fue $a = 0.08$, expresado a partir del valor de la ordenada en el origen obtenida al considerar machos y hembras en conjunto. Se observa que los valores mayores se presentan en las hembras de septiembre a diciembre, a diferencia de los machos que presentan valores constantes durante todo el año.

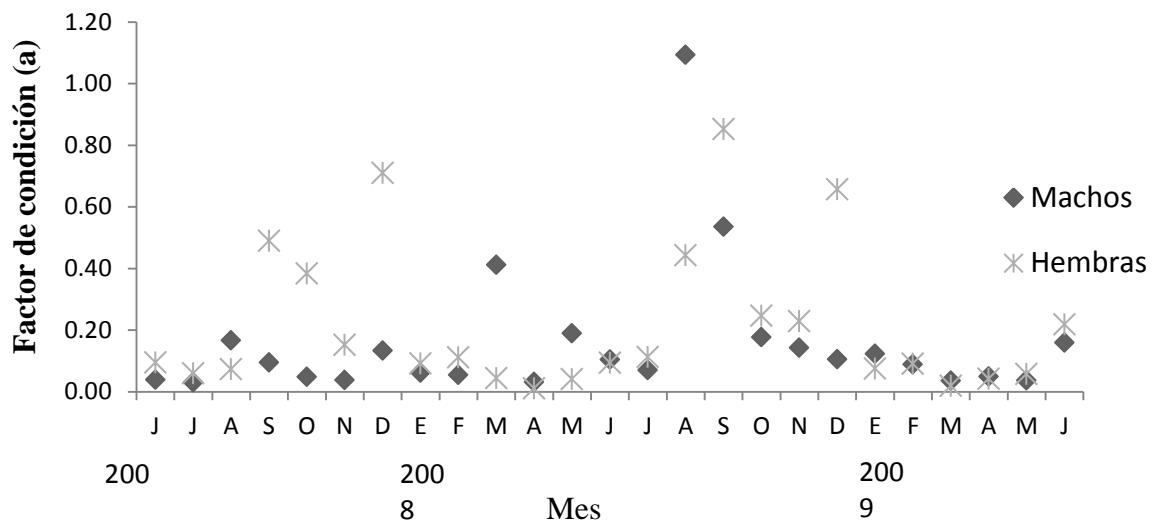


Figura 5. Relación del coeficiente de condición obtenido para machos y hembras de pulpo *O. vulgaris* durante dos años de muestreo.

La mayoría de los trabajos existentes en la bibliografía utiliza la longitud de manto (LM) para sus estudios, en consecuencia, en la figura 6 se presenta la relación lineal entre longitud total y longitud manto ($LM = 0.17LT + 1.89$), obteniendo un coeficiente de correlación de $r^2 = 0.72$, con lo cual, se podrá transformar la longitud total en longitud de manto para poder comparar los resultados obtenidos por otros autores en el capítulo de discusión.

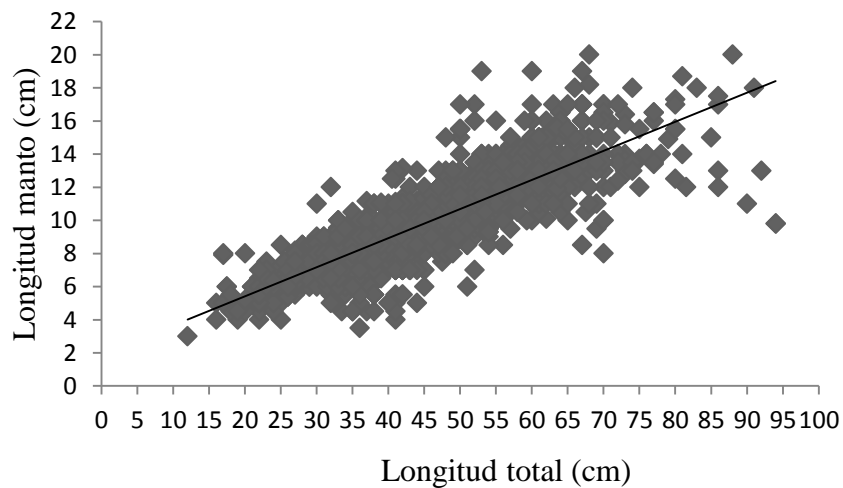


Figura 6. Ajuste lineal entre la longitud total y longitud manto (LT-LM) de pulpo *O. vulgaris* capturado en Antón Lizardo, Veracruz.

6.2 Análisis de frecuencia de tallas

Las tallas fueron agrupadas en intervalos de clase de 2 cm. En la figura 7, se observa una representación de las tallas capturadas en el PNSAV. Se observaron tallas correspondientes a estados juveniles, pre-adultos y adultos. El intervalo de tallas varió globalmente para ambos sexos entre 5 a 95 cm LT, de 3 a 20 cm LM y de 52 a 2 350 g PT, en los diferentes meses de muestreo, observándose una representatividad de la mayor parte de las tallas muestreadas.

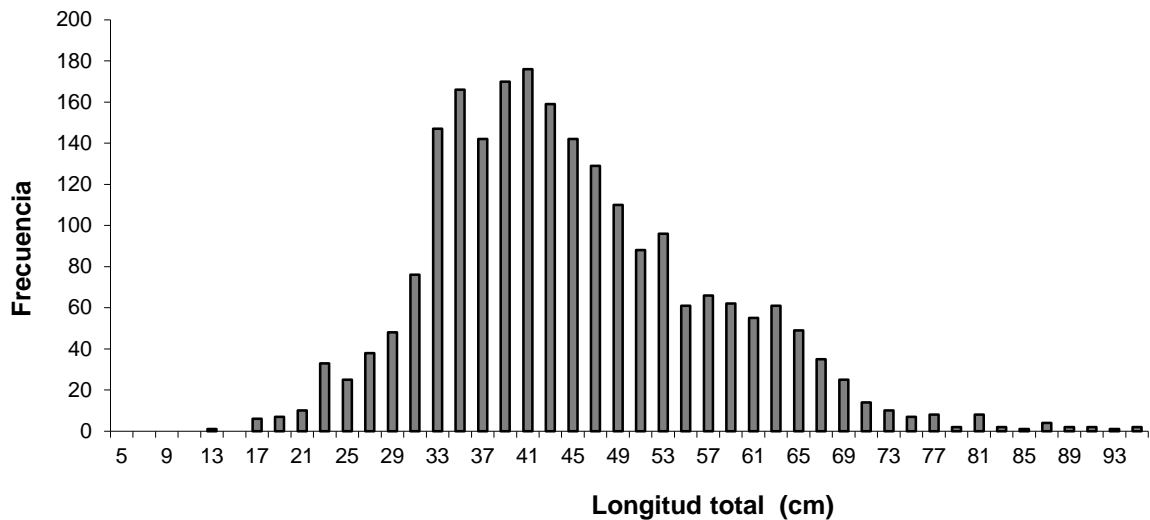


Figura 7. Estructura de tallas de la población de pulpo *Octopus vulgaris* capturado en Antón Lizardo, Veracruz, durante el período 2007-2009.

Las tallas más pequeñas obtenidas fueron entre 5 y 15 cm de LT, y se colectaron en los períodos entre marzo-abril y julio-agosto. El 67.89% de tallas se agrupó entre los 33 y 53cm de LT, capturados entre octubre-noviembre y febrero-mayo; finalmente, las tallas más grandes entre 80 y 95cm LT representaron el 0.97% y fueron encontradas comúnmente entre octubre-diciembre y marzo-junio. En la figura 8 se observa el desplazamiento de tallas modales durante los dos ciclos anuales.

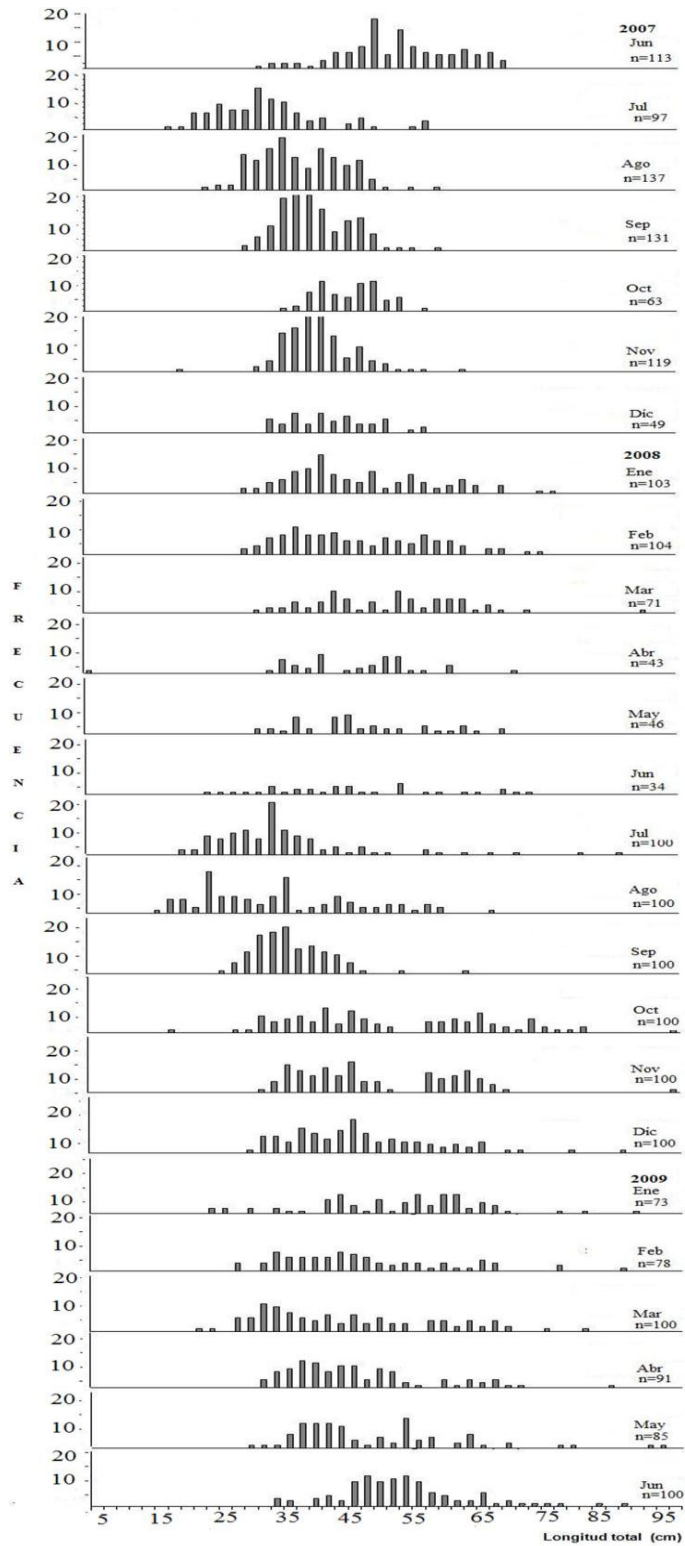


Figura 8. Frecuencia de tallas mensuales de pulpo *O. vulgaris* capturado en Antón Lizardo, Veracruz.

6.3 Distribución de frecuencia de tallas

Al aplicar el análisis de Bhattacharya para identificar las tallas modales dentro de la distribución de tallas, se identificaron de dos a seis componentes mensuales; en la mayoría de los meses durante los dos años de muestreo se identificaron cuatro componentes (Tabla 3).

Tabla 3. Componentes identificados en el análisis de Bhattacharya para el pulpo *O. vulgaris* del PNSAV. Talla modal (χ) Desviación estándar (σ), número de organismos dentro del rango de talla (N) e índice de separación (I.S).

FECHA	1o. Componente			2o. Componente				3o. Componente				4o. Componente				5o. Componente				6o. Componente				
	χ	δ	N	χ	δ	N	I.S.	χ	δ	N	I.S.	χ	δ	N	I.S.	χ	δ	N	I.S.	χ	δ	N	I.S.	
jun-07	37.7	2.07	6	48.79	5.66	84	4.25	51.29	6.561	61	0.66	65.17	2.74	23	3.38									
jul-07	23.11	2.68	21	32.52	4.41	66	2.65	46.74	1.24	7	5.03	59.09	4.49	6	4.31									
ago-07	29.63	1.04	15	34.2	1.35	19	3.82	39.85	7.1	104	1.34													
sep-07	37.42	3.58	100	46.68	1.78	27	3.46	54.51	3.3	4	3.08													
oct-07	40.28	1.21	12	46.77	5.44	52	1.95																	
nov-07	39.75	4.61	110	50.98	3.64	8	2.72	68.56	5.39	3	3.89													
dic-07	42.59	6.46	49	79	1	1	9.76																	
ene-08	39.9	5.08	60	54.98	1	5	4.96	57.46	8.75	38	0.51													
feb-08	34.78	3.12	23	41.99	4.62	39	1.86	56.42	4.83	37	3.05	70.36	3.28	5	3.44									
mar-08	34.85	2.36	7	43.55	3.65	26	2.9	53.55	1	10	4.3	61.13	4.92	27	2.56	91	1	1	10.09					
abr-08	5	1	1	37.76	2.8	16	17.24	52.01	6.54	26	3.05													
may-08	35.69	2.74	13	44.12	1.07	13	4.43	49.38	2.35	8	3.08	61.22	4.96	12	3.24									
jun-08	24.5	1.49	2	34.72	4.66	12	3.32	44.08	1.21	5	3.19	57.36	10.1	16	2.35									
jul-08	31.22	6.29	73	33.22	1	12	0.55	47.19	1	3	13.97	59.41	15.14	12	1.51									
ago-08	17.7	1.09	6	28.39	6.37	66	2.87	43.32	1.41	8	3.84	52.09	6.29	20	2.28									
sep-08	35.4	4.97	98	57.75	5.59	2	4.23																	
oct-08	37.8	6.46	47	46.3	2.46	11	1.91	62.36	3.57	27	5.33	73.33	4.03	13	3.17	95	1	1	8.19					
nov-08	40.08	4.66	59	60.77	7.89	41	3.3																	
dic-08	35.93	3.73	35	44.85	1.62	18	3.33	53.24	8.74	45	1.62	83.42	4.04	2	4.72									
ene-09	29.49	5.17	10	42.79	1.5	15	3.99	48.94	1	6	4.92	54.26	1.09	8	5.09	60.9	4.07	30	2.56	82.2	5.19	3	4.6	
feb-09	34.55	4.03	27	44.3	3.34	24	2.65	53.93	1.15	3	4.29	59.2	1	2	4.71	61	11.2	22	0.32					
mar-09	32.23	4.27	45	45.66	5.19	31	2.84	60.95	4.6	22	3.42	78.46	3	2	4.22									
abr-09	39.46	4.83	62	50.29	1.8	14	3.27	63.73	4.1	14	4.56	85	1	1	8.34									
may-09	38.99	3.64	43	54.85	6.57	37	3.11	82.9	8.89	5	3.63													
jun-09	52	4.64	74	64.91	1.15	7	4.46																	

El seguimiento de las tallas modales obtenidas a partir de los componentes determinados con el método de Bhattacharya para determinar las cohortes, fue validado a partir de los resultados obtenidos por otros autores sobre la misma especie, principalmente los estudios de madurez gonádica (Jiménez *et al.*, 2007), que se realizaron para el pulpo del PNSAV.

Al tomar la fecha de cada talla modal que pudo ser seguida a través del tiempo y extrapolarla hasta estimar la fecha de nacimiento, se demostró que las cohortes obtenidas correspondían a una cohorte de invierno y otra de verano (Tabla 4).

Tabla 4. Tallas modales que componen cada cohorte detectadas por el Análisis de Progresión Modal

Verano 1ra Cohorte		Invierno 2da Cohorte		Verano 3ra Cohorte		Invierno 4ta Cohorte		Invierno 5ta Cohorte	
Edad (t) (año)	Talla (LT) (cm)	Edad (t) (año)	Talla (LT) (cm)	Edad (t) (año)	Talla (LT) (cm)	Edad (t) (año)	Talla (LT) (cm)	Edad (t) (año)	Talla (LT) (cm)
0.37	37.7	0.21	23.9	0.35	36.1	0.07	5	0.18	23.5
0.45	44.1	0.38	39.6	0.43	43.6	0.23	24.7	0.28	32.2
0.60	55.7	0.61	54.2	0.60	61.2	0.30	31.3	0.35	36.3
0.88	73.3	0.69	57.1	0.69	65.9	0.41	42.9	0.39	40.3
0.95	82.1	0.86	63.9			0.67	60.7	0.7	60.8
						1.1	82.9	1.19	84.1
								1.47	95

La cohorte de invierno es la más representativa del año y presenta una fecha aproximada de puesta de diciembre-enero, con una fecha de eclosión de las paralarvas durante enero-febrero, concordando con el primer pico de madurez sexual que tiene lugar entre diciembre y enero, reportado para las hembras de *O. vulgaris* en el PNSAV (Jiménez *et al.*, 2008). Así mismo, la cohorte de verano presenta picos de madurez de agosto a septiembre; en virtud de que las hembras inician su maduración desde finales de junio, y muchas éstas, realizan la puesta hasta que se encuentran las condiciones para la sobrevivencia de la puesta (Jiménez *et al.*, 2008).

6.4 Estimación de los parámetros de crecimiento

Los parámetros de crecimiento obtenidos por Gulland y Holt se presentan en la tabla 5 asimismo se muestran las estimaciones obtenidas por los métodos de Shepherd y ELEFAN I. El parámetro t_0 fue obtenido a partir de la curva de von Bertalanffy invertida, para los tres métodos.

Tabla 5. Parámetros de crecimiento obtenidos para el pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV, utilizando los métodos de Gulland y Holt, Shepherd y ELEFAN I.

Métodos	L_∞ (cm)	k (meses)	t₀	SS	SL	Score
Gulland y Holt	137	0.86	-0.03			
Shepherd	116	0.82	-0.02	10	5.2	1
ELEFAN I	115	0.80	-0.03	6	57	0.118

L_∞: Longitud asintótica, k: parámetro de curvatura, t₀: parámetro de condición inicial, SS: Muestra de inicio, SL: Longitud de inicio, Score: máximo ajuste de los parámetros.

6.5 Ecuación de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales

A lo largo del muestreo bianual se observó que el pulpo *O. vulgaris* del PNSAV, presenta un crecimiento estacional, ($C \leq 0.10$), con una disminución en el crecimiento en talla durante la época invernal, que se ajusta a la época principal de puesta reportado por Jiménez *et al.* (2008).

Se demostró que el modelo de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales, describe mejor el crecimiento del pulpo *O. vulgaris*, considerando los parámetros estimados por el método de Shepherd y los valores de $C= 0.1$ y $WP= 0.50$.

La expresión final de crecimiento en longitud total quedó representada por la siguiente ecuación:

$$L_t = 116 [1 - e^{(-0.82(t - 0.02) - ((0.10)(-0.82)/2\pi) \text{seno}(2\pi(t - 0.5)))}]$$

Es necesario hacer constar que este modelo describe adecuadamente solo el crecimiento de la fase bentónica, esto es, aproximadamente a partir de los 3 meses de edad. Es posible que la fase planctónica (de la eclosión a los 3 meses de edad aproximadamente) siga un crecimiento de tipo exponencial.

Con relación a la expresión del crecimiento en función de la longitud manto ($LM = 0.17LT + 1.89$), se obtuvieron los siguientes parámetros de la ecuación de crecimiento: $L_{\infty} = 22$, $k = 0.82$ y $t_0 = -0.02$, $C = 0.10$, $WP = 0.50$. Y la ecuación resultante sería:

$$LM = 22 [1 - e^{(-0.82)^{(t - -0.02) - ((0.10) (-0.82)/2\pi) \text{ seno } (2\pi (t - 0.5))}]$$

También se llevó a cabo una transformación de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy en longitud total con la correspondiente a peso total con oscilaciones estacionales, obteniéndose la siguiente ecuación:

$$Pt = 4767.6 [1 - e^{(-0.82)^{(t - -0.02) - ((0.10) (-0.82)/2\pi) \text{ seno } (2\pi (t - 0.5))}]^{2.3}$$

Esta ecuación puede ser utilizada en aquellos estudios en que solamente se determina el peso de los ejemplares capturados, caso que es frecuente observar en la bibliografía disponible.

6.6 Comparación de los parámetros de crecimiento

En la tabla 6, se comparan los parámetros de crecimiento estimados por otros autores con los aquí estimados, utilizando el parámetro de ϕ (Phi prima, Pauly y Munro, 1984). Las comparaciones indicaron un coeficiente de variación de 2.6% para los parámetros obtenidos con LM.

Tabla 6. Comparación de los parámetros de crecimiento de *O. vulgaris* estimados por diferentes autores.

L_{∞} (cm)	Long.	k (mes)	t_0	\emptyset'	Localidad	Autor y año
29.6	LM	0.56	-0.23	2.69	Tunisia (Túnez)	Zguidi, W. 2002
30.0	LM	0.72	-0.25	2.81	Mediterráneo	Guerra, A. 1979
32.1	LM	0.38	-0.36	2.59	Noroeste de la Costa Africana	Mangold. 1983
40.0	LM	0.60	0.29	2.98	Noroeste de la Costa Africana	Mangold. 1983
39.8	LM	0.72	0.33	3.05	África Noroccidental	Guerra. 1979
40.0	LM	0.72	0.34	3.06	África Noroccidental	Pereiro. 1978
22.0	LM	0.82	-0.02	2.60	PNSAV, México	Presente estudio
109.5	LT	0.18	0	3.33	Japón África	Itami. 1963
130.2	LT	0.42	-0.43	3.85	Noroccidental	Hatanaka. 1978

6.7 Validación de la edad

En colaboración con la Dra. Catalina Perales Raya del Instituto Español de Oceanografía de Tenerife (España), se prepararon y leyeron 39 muestras de mandíbulas de pulpo *O. vulgaris* procedentes del PNSAV y se trasladaron al IEO de Tenerife, los resultados mostraron una gran variabilidad en el número de anillos diarios con respecto a la talla individual.

Los anillos contabilizados fueron de la pared superior de las mandíbulas, ya que presentaron menor variación en el número de anillos por conteo a diferencia de la pared inferior y la pared lateral. En la figura 9, se muestra una comparación de los resultados obtenidos por métodos directos e indirectos (lectura de anillos en mandíbulas y tallas determinadas para cierta edad a partir de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales y sus respectivos coeficientes de confianza) para *O. vulgaris*.

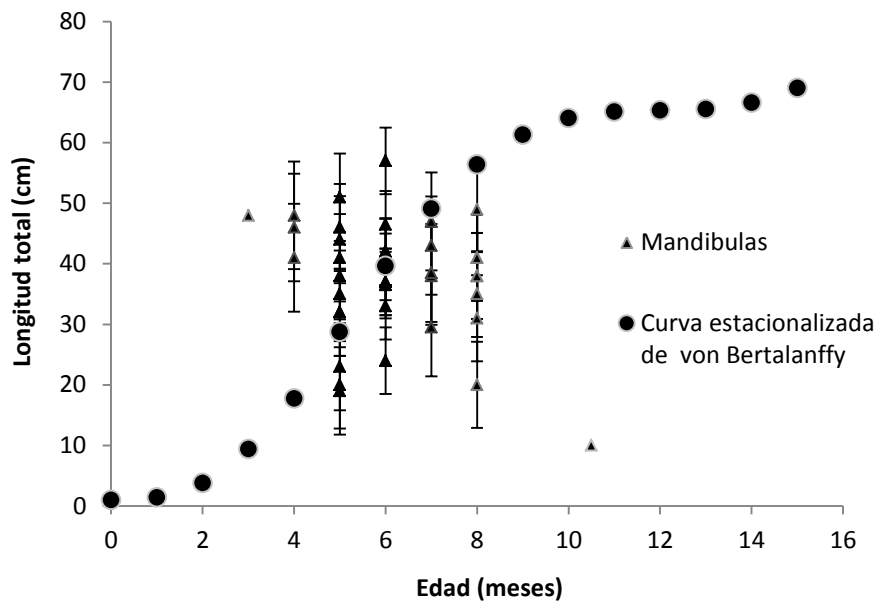


Figura 9. Comparación de resultados obtenidos para talla y edad por métodos directos e indirectos.

El máximo número de incrementos encontrados fue de 314 días, es evidente que existe una gran variación entre la talla y el número de anillos contabilizados en las mandíbulas; sin embargo, da una perspectiva preliminar de los resultados que pueden encontrarse para el pulpo en la zona del PNSAV. A una edad determinada se pueden obtener tallas entre 19 y 51 cm de LT.

Finalmente, tomando como base los resultados obtenidos por otros autores y los resultados del cultivo de pulpo *O. vulgaris* en Antón Lizardo, Veracruz, se propone una clave talla-edad (tabla 7) a partir de la longitud total, longitud manto y peso total para el pulpo *O. vulgaris* del PNSAV.

Tabla 7. Clave talla-edad propuesta para el pulpo *O. vulgaris* del PNSAV en longitud total, longitud manto y peso total

Clave talla – edad			
Meses	LT (cm)	LM(cm)	PT (g)
0	0.3	0.2	0.7
6	40.7	7.6	428.7
12	66	12.3	1 304.5
18	82.8	15.4	2 197.6
24	94	17.5	2 938.6

CAPITULO VII

DISCUSIÓN

La especie de pulpo *O. vulgaris* ha sido una de los organismos más estudiados entre los cefalópodos, realizando estudios de biología, fisiología, reproducción, crecimiento, cultivo, etc. (Young y Harman, 1988; Guerra y Sierra, 1998; Sánchez y Lisazo, 1998; Mangold y Boletzky, 1973; Hixon, 1980; Mangold y Wirz, 1983; Van Heukelem, 1979; Guerra, 1979; Navarro y Villanueva, 2000 y 2003; Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979; Quetglas *et al.* 1998; Iglesias *et al.*, 2007; Villanueva, 1995; Parra *et al.*, 2000). Las evaluaciones realizadas del crecimiento de pulpo *O. vulgaris*, presentan una alta variabilidad; Guerra (1992) observa que esta variabilidad parece ser común en la mayoría de los cefalópodos y se debe a que el crecimiento y la longevidad son influenciados por factores ambientales y reproductivos (Guerra, 1982, 1979; Hernández, 2000 y Rodríguez-Rúa *et al.*, 2005).

Consciente de los problemas relacionados con la estimación de la edad, se trató de incluir datos relacionados con los aspectos biológicos y ambientales del pulpo de la zona. Este es el primer estudio que se realiza sobre la edad y el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* en Veracruz. Los resultados obtenidos servirán de entrada para los modelos que permitirán estimar otros parámetros como son: tasas de mortalidad y natalidad, rendimiento por recluta, edad de primera madurez, etc., lo que permitirá sustentar propuestas de manejo del recurso.

Hamazaki *et al.* (1991); Ferron y Leggett (1994); Iglesias *et al.* (2000); Hernández-García *et al.* (2002); Silva *et al.* (2002) y Villanueva *et al.* (2002), determinaron que los factores que se consideran de mayor incidencia en el crecimiento del pulpo son: la temperatura, tipo de desove, salinidad, luz y disponibilidad de alimento. Los parámetros obtenidos en este trabajo demostraron que el crecimiento a pesar de presentar una gran variabilidad individual, puede ser ajustado a través de un modelo de crecimiento.

Autores como Forsythe y Van Heukelem (1987), Ricker (1979) y Hernández y Castro (1998) concuerdan en que la temperatura durante el crecimiento produce un efecto sobre la talla final,

por lo tanto organismos que viven en lugares más fríos tienden a alcanzar tallas mayores y viceversa. Esto podría explicar, el porqué, en la mayoría de los estudios de crecimiento, realizados por otros autores particularmente en el Mediterráneo, Atlántico Centro-Este y Atlántico Centro- Oriental la talla máxima del pulpo registrada es de casi el doble de la talla máxima encontrada en el PNSAV (95cm LT).

Otro factor importante que genera variabilidad en las tasas de crecimiento, es la presencia de desoves prolongados y fraccionados que producen varias cohortes al año y donde cada cohorte presenta un crecimiento más rápido o más lento según su fecha de eclosión (Forsythe y Van Heukelem 1987; Hamazaki *et al.* 1991; Ferron y Leggett 1994; Iglesias 2000; Villanueva *et al.* 2002). Cushing (1975) observa que el periodo de desove en organismos tropicales es más prolongado; por su parte, Mangold y Boletzky (1973) afirman que los individuos pertenecientes a una misma cohorte pueden presentar una variabilidad considerable de tamaño al finalizar el primer año de vida, debido a diferentes causas, destacando la diferente duración del desarrollo embrionario y las características genéticas propias de cada organismo. Para efectos de este trabajo se consideró que cada una de las cohortes identificadas estuvieron integradas por todos los ejemplares que nacieron dentro de un margen de un mes, considerando los períodos de desove reportados por Jiménez, *et al.* (2008) y la descripción del desarrollo embrionario reportado por Iglesias, *et al.* (2007) y Morales (2009). En la medida que se continúe generando información sobre la variabilidad del desarrollo gonadal y el ciclo reproductivo, se tendrá mayor soporte sobre este supuesto.

Debido a los diversos factores que producen variabilidad en el crecimiento, autores como Mangold y Boletzky (1973), Hatanaka (1979), Smale y Buchan (1981); Mangold-Wirz (1983) determinaron que no existía una relación estrecha entre la talla y la edad; sin embargo, estudios realizados por Guerra (1979); Forsythe y Van Heukelen (1987); Hernández (2000); Nepita y Villanueva (2001); Semmens *et al.* (2004); Otero (2006); García-García *et al.* (2009), han demostrado que a pesar de dicha variabilidad, las tallas modales de una cohorte pueden ser seguidas a través del tiempo y mediante la aplicación de modelos de crecimiento es posible establecer una estrecha relación entre la talla y la edad.

Para determinar las tallas modales que puedan ser seguidas a través del tiempo y así obtener estimaciones robustas de crecimiento, es indispensable contar con muestras representativas de la población (Sparre y Venema, 1995; Morales-Nin, 1991). En este trabajo se tuvo especial cuidado en obtener muestras representativas de juveniles, pre-adultos y adultos y pese a ser obtenidas de la captura comercial, estas comprendieron un rango amplio de tallas que fueron entre 5 a 95 cm de LT, ya que como señala Díaz-Álvarez (2007) el 98% de las capturas realizadas en el PNSAV se llevan a cabo sobre organismos con tallas entre 5 y 67cm de LT, por lo que la mayoría de tallas estuvieron representadas, a diferencia de otras zonas como el Mediterráneo y el Atlántico Norte (Guerra, 1979; Mangold, 1983; Hernández, 2000), donde las muestras obtenidas de la captura industrial fueron mayormente sobre organismos pre-adultos y adultos, por lo que las estimaciones de crecimiento podrían estar sesgadas.

Además, debe tomarse en cuenta la forma en que crecen estos organismos; para ello, a partir del valor de b de la relación LT-PT, que resultó ser menor a 3, se evidenció un crecimiento alométrico negativo, lo que significa que el pulpo es menos pesado para la longitud que tiene (Tresierra y Culquichicón, 1993); es indiscutible que el pulpo no crece de la misma manera que un pez, por lo que se cree que la disminución en las tasas de crecimiento a través del tiempo en talla o en peso no son constantes, mas bien, se delimitan por las épocas reproductivas y por factores ambientales. Esto concuerda con lo señalado para la misma especie por Villanueva (1995) en aguas del Mediterráneo ($P_t=0.03LT^{2.7}$) y Guerra (1979) en el Atlántico Centro-oriental ($PT= 0.9LT^{2.7}$) y difiere a lo reportado por Hernández (2001) que indica un valor de b mayor a 3 en aguas de Gran Canaria.

Sparre y Venema (1995) aseveran que los parámetros de crecimiento pueden variar en función del sexo y por lo tanto los valores de L_∞ , k y t_0 deben ser estimados por separado para machos y hembras. Mangold y Boletzky (1973), Hatanaka (1979), Guerra *et al.* (1979; 1980), Smale y Buchan (1981), Mangold-Wirz (1983), Villanueva (1995), Iglesias *et al.* (2007) en el Mediterráneo y en el Atlántico Centro-oriental observaron, que el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* varía entre hembras y machos. En este trabajo, la evaluación de la relación LT-PT por sexo, indicó que no existen diferencias significativas en el crecimiento entre hembras y machos, esto fue constatado a partir de la prueba de hipótesis para comparación de pendientes

($p \geq 0.05$) y la prueba de comparación de ordenada al origen ($p \geq 0,05$), por lo que se asumió una función global.

Las dificultades en la determinación de la edad por la alta variabilidad inherente a las tasas de crecimiento observadas para el pulpo *O. vulgaris*, permite ajustar el crecimiento a varios modelos y tipos de curvas con altos y semejantes coeficientes de correlación (Semmens *et al.*, 2004). Alford y Jackson (1993), Pierce *et al.* (1994), Hernández-Sánchez *et al.* (2010) observaron que los métodos no-paramétricos son los que mejor evalúan el crecimiento; ya que, efectúan estimaciones directas de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy. En este trabajo, los parámetros de crecimiento fueron estimados a partir de tres métodos indirectos independientes; los cuáles proporcionaron resultados similares, por lo que puede decirse que cualquiera de los métodos utilizados podría dar una descripción general del crecimiento de la especie estudiada. No obstante, el método no-paramétrico de Shepherd fue el que mejor representó el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* del PNSAV, al describir que al año de edad, el pulpo alcanza una talla de 12cm de LM, concordando con lo reportado por Guerra (1979, 1979a), Pereiro *et al.* (1979), Hernández (2000), Norman (2000), Oosthuizen *et al.* (2003) e Iglesias *et al.* (2007) que afirmaron que el pulpo *O. vulgaris* sin importar la zona geográfica alcanza una talla de 12 cm de LM al año de vida y con lo dicho por Díaz-Álvarez (2008) que determinó que el pulpo más grande reportado en el PNSAV es de 100 cm de LT. Además Shepherd (1987) afirma que este método ofrece la ventaja de manejar toda la información de la muestra teniendo menor variabilidad intramensual a diferencia de los otros métodos utilizados.

Pauly *et al.* (1981-1987), Pauly (1982) observan que los métodos de Shepherd y ELEFAN I pueden explicar sus diferencias por la forma en la que operan los algoritmos de cada uno de ellos con respecto a la información analizada. El método de Shepherd parte del mismo principio que ELEFAN I, califica distintos conjuntos de parámetros de crecimiento según el grado en que las modas predichas a partir de la curva teórica corresponden a las modas observadas. Shepherd advirtió que las modas no caen exactamente en la mitad del intervalo de tallas, y que entre los organismos más grandes puede haber dos o más modas en un mismo intervalo. Esto puede constituir un problema en algunas aplicaciones de ELEFAN I, en que las puntuaciones generadas entre las modas altas pueden llegar casi a no tener sentido.

Shepherd ideó una prueba que mide la correspondencia entre las predicciones y las observaciones a lo largo de toda la distribución de tallas. Sus puntuaciones se basan en la raíz cuadrada del número de ejemplares observado en cada grupo de tallas, en lugar de la presencia o ausencia de un máximo relativo utilizado por ELEFAN I, hay que señalar que los máximos relativos se relacionan con los números observados. La transformación en raíces cuadradas se puede justificar por el supuesto de que el número de individuos de una muestra que cae dentro de un determinado intervalo de tallas se distribuirá con arreglo a una distribución de Poisson. Básicamente, el método de Shepherd (1987) lleva al máximo la suma de los productos a lo largo de los grupos de tallas y de todas las distribuciones de tallas observadas. (Shepherd, 1987 e Isaac, 1990),

Debe tomarse en cuenta, que estos resultados solo pueden ser utilizados para el estudio de la población de pulpos de la zona del PNSAV u organismos que vivan en las mismas condiciones ambientales.

En este trabajo, al conseguir la distribución de frecuencia de tallas mensual, se obtuvieron las clases modales mediante el método de Bhattacharya (1967), en las que se pudo apreciar dos periodos anuales importantes de reclutamiento: el primero de diciembre a febrero y el segundo de julio a septiembre. Estos periodos fueron relacionados con las temporadas de cambios bruscos de temperatura: un periodo cálido en verano y un período frío en invierno y con los dos picos de reproducción (en invierno y en verano) encontrados por Jiménez *et al.* (2000); del mismo modo, los valores del coeficiente de condición obtenidos en este trabajo ajustaron con las fechas de pre-puesta de estas dos temporadas, por lo que se afirma que el pulpo *O. vulgaris* del PNSAV presenta dos cohortes al año: una cohorte invernal y una cohorte de verano. Autores como Hatanaka (1979); Mangold-Wirz (1983); Nigmatullin y Ostapenko (1976); Nigmatullin y Barkovsky (1990); Gonçalves (1991); Guerra (1992); Quetglas *et al.* (1998); Hernández (2000); Di Cosmo *et al.* (2001); Hernández-García *et al.* (2002); Silva *et al.* (2002); Rodríguez de la Rúa *et al.* (2005) y Otero (2006) afirman la existencia de al menos dos cohortes anuales para la especie; sin embargo, la mayoría refieren la existencia de cohortes en primavera, verano y otoño, las diferencias se dan debido a las condiciones ambientales propias de cada zona.

Así, al existir varias cohortes anuales que crecen de manera diferencial, provocando alta variabilidad en el crecimiento, no es lógico que la relación entre la tasa de crecimiento y la talla sea lineal, por lo que el método de Gulland y Holt no es muy adecuado para determinar los parámetros de crecimiento de *O. vulgaris* en el PNSAV ya que este se basa, en que las tasas de crecimiento declinan linealmente con la talla (Gulland y Holt, 1979; Gayanilo *et al.*, 1995), por lo que es muy probable que los resultados pudieran sobre estimarse.

Gulland y Rosenberg (1992) manifiestan que es elemental utilizar primero la ecuación de crecimiento simple de von Bertalanffy y observar en qué medida la curva predicha es ajustada a las observaciones; así, si los máximos relativos previstos tienden a situarse en tallas diferentes a lo observado, es recomendable utilizar una curva de crecimiento estacional. Por su parte, Pauly y Gaschutz (1979) señalaron que los organismos no crecen siempre de manera uniforme a lo largo de todo el año y que en el caso de los organismos de vida corta como el pulpo, el efecto de estas diferencias puede ser considerable. En este trabajo, al utilizar los residuales obtenidos a partir del método de Gulland y Holt fue posible confirmar la existencia de oscilaciones estacionales en el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* del PNSAV, por lo que se agregó a la curva de von Bertalanffy los parámetros de C (amplitud de la oscilación) y WP (es el punto de invierno, el momento del año en que el crecimiento es menor) para representar la variación en las tasas de crecimiento.

La amplitud de la oscilación del crecimiento de pulpo *O. vulgaris* (indicada por $C= 0.10$) estuvo asociada principalmente con las variaciones de los parámetros ambientales en el área durante el invierno (nortes) y verano (tormentas tropicales y huracanes), ya que la temperatura presenta una variación estacional de 5-10 °C según lo reportado por Zavala *et al.* (2005). El punto invernal ($WP= 0.5$) indicó que las diferencias en las tasas de crecimiento de los organismos fueron significativas, teniendo lugar el crecimiento más lento en talla durante el período entre julio y diciembre. Estas variaciones en las tasas de crecimiento en longitud del pulpo, son explicadas por las condiciones ambientales en la zona del PNSAV, tomando en cuenta lo dicho por Zavala *et al.* (2003), que la incorporación de nutrientes es inminente, observándose importantes flujos de agua de baja salinidad y altos contenidos de materia orgánica, que viajan perpendicularmente a la costa, de la zona de plataforma a la zona oceánica principalmente en invierno; además, al dominar los vientos del sursureste, la

formación de surgencias durante el verano (mayo-agosto con máximo en julio) y el proceso de advección de agua fría en invierno originan periodos de elevada productividad primaria, en las que se justifican los cambios estacionales de cada cohorte encontrada para la especie de pulpo *O. vulgaris* en la zona del PNSAV.

Al obtener los parámetros de crecimiento de la curva de von Bertalanffy con oscilaciones estacionales, fue posible evidenciar un crecimiento rápido que se fue haciendo más lento a partir del primer año de vida, hasta que alcanzó su longitud máxima cerca del segundo año. Para determinar la longevidad, se tomo en cuenta lo señalado por Hernández (2000) que afirma que el pulpo *O. vulgaris*, no supera los dos años de vida. Según Mangold y Boletzky (1973) la longevidad en pulpos de áreas templadas oscila entre los 12 y 18 meses aproximadamente, en las poblaciones de pulpo del Noroeste africano se encuentran edades de hasta dos años (Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979), en Gran Canaria no superan los 13 meses, a pesar de ser lugares próximos. En Senegal, Domain *et al.* (1997) sugieren una longevidad entorno a los 12 o 15 meses. Smale y Buchan (1981) propusieron de 9 a 12 meses de longevidad para hembras y de 12 a 15 meses para machos de las costas de Sudáfrica. La población de pulpos *O. vulgaris* del PNSAV fue de 24 meses.

En este trabajo, fue posible efectuar lecturas de anillos de crecimiento diario en mandíbulas del pulpo *O. vulgaris* del PNSAV, con lo que se pudo calibrar los resultados obtenidos para los parámetros de crecimiento derivados por métodos indirectos. Perales-Raya *et al.* (2001) y Hermosilla *et al.* (2010), en sus estimaciones de edad y crecimiento con mandíbulas y estiletes de pulpo *O. vulgaris*, demostraron que cada anillo de crecimiento representa un día de vida con un coeficiente de variación menor al 10%. Hernández (2000), propuso que la variación en la distancia de separación entre las bandas de crecimiento de la cara interna del pico superior indica que el ritmo de crecimiento sufre cambios estacionales; en la parte inicial del desarrollo se observa que estas bandas están más juntas, distanciándose hacia la parte central de la pared lateral del pico y uniéndose en la parte más distante al rostrum.

La identificación diaria de los anillos de crecimiento en este trabajo, fue difícil, debido a que existió una gran variabilidad entre el número de anillos diarios identificados en una misma talla para diferentes organismos, presentando un coeficiente de variación mayor al 18%. Las

variaciones encontradas en el ritmo de deposición pueden estar relacionadas con los cambios ambientales a los que se ve sometido el organismo durante su ciclo de vida; sin embargo, es necesario realizar estudios más a fondo sobre esta técnica, para determinar los factores que interfieren directamente en el marcado de dichos anillos.

Según Hernández (2000), las diferencias entre poblaciones de pulpo *O. vulgaris* de zonas relativamente cercanas, puede deberse ya sea, a la variabilidad introducida por el método de determinación de edad, al factor geográfico sobre el crecimiento de cefalópodos (Hernández y Castro, 1998) ó a la influencia de la actividad pesquera sobre la dinámica poblacional (Pitcher y Hart, 1982).

También, es importante señalar que la implementación de este método para organismos en ambiente natural, aún está en proceso. Las investigaciones realizadas por Perales-Raya *et al.* (2001) y Hernández (2001) son en su mayoría sobre organismos mantenidos en cautiverio lo que implica mayor facilidad para asociar una edad real a una talla determinada de manera más directa.

El valor bajo del índice de crecimiento de phi (ϕ) no excedió el 4% ($\phi = 2.6$ LM), por lo que se asume que los resultados son estadísticamente similares según lo especificado por Pauly (1983) y Sparre y Venema (1997). Hernández (2000) en Aguas de Gran Canaria obtuvo una $\phi = 4.7$ LT; Pereiro y Bravo de Laguna (1979) observaron una ϕ de 4.63 en el Mediterráneo LT. Esta similitud indica que los parámetros de crecimiento del pulpo *O. vulgaris* obtenidos por métodos indirectos, son válidos en su aplicación (Munro y Pauly, 1983). Por tal razón el presente trabajo sugiere que los métodos indirectos son adecuados para la determinación de la edad y el crecimiento del pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV.

En la actualidad se tienen datos básicos sobre la especie de pulpo *O. vulgaris* dentro del PNSAV, que pueden ser usados como base para estudios posteriores de dinámica poblacional. Hernández *et al.* (1993) y Oviedo *et al.* (1994) realizaron el primer estudio de madurez gonádica y evaluación del gancho pulpero; Hernández (2000) estableció la ubicación de la especie en el 4^{to} nivel de la cadena trófica, estimó la fecundidad de las hembras entre 100000 y 400000 huevos y describió las costumbres canibalistas; Otero (2006) e Iglesias *et al.* (2007)

determinaron el ciclo vital de machos y hembras en cautiverio, Mota (2004) y Jiménez *et al.* (2007) fundamentaron la importancia económica de la especie; Díaz- Álvarez (2008) analizó la estructura poblacional del pulpo en el PNSAV; Jiménez *et al.* (2008) comprobaron la existencia de dos épocas de puesta anuales a partir de la madurez sexual del pulpo y en este trabajo se establecieron los parámetros de edad y crecimiento.

Para fundamentar mejor el crecimiento en pulpos, es necesario realizar más estudios sobre la biología, ecología y genética; sin embargo, se espera que este trabajo sirva como base para hacer frente a las necesidades del estudio poblacional del pulpo *O. vulgaris* en la zona del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.

CAPITULO VIII

CONCLUSIÓN

- El crecimiento somático del pulpo *O. vulgaris* en el PNSAV tiende a la alometría negativa y no presenta diferencias significativas entre hembras y machos
- La relación longitud total-peso total, está determinada a partir de la relación $PT=0.08LT^{2.3}$
- Los parámetros de crecimiento del pulpo *O. vulgaris* se obtuvieron a partir del método no paramétrico de Shepherd resultando los siguientes valores: $L_{\infty}= 116$ cm, $k= 0.82$ y $t_0=-0.02$.
- El pulpo *O. vulgaris* en la zona del SAV presenta estacionalidad en su crecimiento, obteniéndose las siguientes ecuaciones:
Longitud total: $L_t= 116 [1 - e^{(-0.82 (t - 0.02) - ((0.10) (-0.82)/2\pi) \text{sen}(2\pi (t - 0.5)))}]$
Longitud de Manto: $L_m= 22 [1 - e^{(-0.82 (t - 0.02) - ((0.10) (-0.82)/2\pi) \text{sen}(2\pi (t - 0.5)))}]$
Peso total: $P_t = 4\,767.6 [1 - e^{(-0.82 (t - 0.02) - ((0.10) (-0.82)/2\pi) \text{sen}(2\pi (t - 0.5)))}]^{2.3}$
- Existe una constante aportación de nuevos individuos a la población del PNSAV, sin embargo, existen dos periodos de puesta masivos una cohorte principal de invierno y otra en verano.
- Se obtuvo que el pulpo *O. vulgaris* de la zona del PNSAV presenta a los seis meses una talla de 40.7cm de LT, al año una talla de 66 cm LT y a los 2 años una talla de 94cm LT.

CAPITULO VIII

BIBLIOGRAFÍA

Alford, R. A., y Jackson, G. D. 1993. Do cephalopods and larvae of other taxa grow asymptotically? *The American Naturalist* 141. 717-728pp

Allen, K.R. 1966. A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23(2):163-179pp

Arreguín-Sánchez, F., Solís-Ramírez, M. J., Sánchez, J. A., Valero, E. y González, M. E. 1996. Age and growth Study of the Octopus (*Octopus maya*) from the Continental Shelf of Yucatán, México. Proceedings of the 44th Ann. Sess. Gulf and Caribe. *Fish. Inst. Nassau, Bahamas*. 185-498 pp

Bhattacharya, C. G. 1967. Biometry's a simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. 115-135pp

Bernal, B. A. y Mena, L. A. 2000. Muestreo del Necton. Pp. In: Granados Barba, A., V. Solís Weiss y R. G. Bernal Ramírez (eds.). Métodos de Muestreo en la Investigación Oceanográfica. Postgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 296 pp

Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biol.* 10: 181-213pp

Beverton, R. J. H. 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. U S. Fish and Wildl Serv. Fish. Lab., Beaufort, Misc. Contr. 2:1-181pp

Beverton, R. J. y Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest.* Ser. II. Vol. 19, 533pp

- Beverton, R. J. H. y Holt, S. J. 1966. Manual of methods for fish stock assessment. *Fish. Tech. Pap. /FAO Doc.* (38) Rev. 1- 67pp
- Boletzky, S. y Hanlon, R.T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. *Mem. Nat. Mus. Vic.*, 44: 147-187 pp.
- Boletzky, S. V. 2003. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. *Advances in Marine Biology*, 44: 143-203pp
- Brett, J. R. 1979. Environmental factors and growth. In: Fish physiology. Vol. 8
- Castro, B. G. y Rocha, F. 2004. Biología, Ecología, Cultivo y Pesquerías de cefalópodos. Curso doctorado; Programa Interuniversitario de la universidades de Vigo, Santiago y la Coruña. 35 pp
- Carrasco, J.F., Rodríguez, C. y Rodríguez, M. 2003. Cultivo intensivo de paralarvas de pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) utilizando como base de la alimentación zoeas vivas de crustáceos. IX Congreso Nacional de Acuicultura, Cádiz, 12-16 mayo.
- Cassie, R. M. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Fresh Res.* (3): 5. 513-522pp
- Caveriviere, A., Domain, F., y Diallo, A. 1999. Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). *Aquatic Living Resources*, 12: 151-154pp
- Cloern, J. E. y Nichols, F. H. 1978. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *J. Fish. Res. Board Can.* 35:1479-1482pp
- Cortez, T., Castro, B. G. y Guerra, A. 1995 Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). *Marine Biology* 123: 505–510pp

Cortez, T., Gonzalez, A. F., y Guerra, A. 1999. Growth of cultured *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Fish. Res.*, 40: 81-89pp

DeRusha, R. H., Forsythe, J. W., DiMarco, F. P. y Hanlon, R. T. 1989. Alternative diets for maintaining and rearing cephalopods in captivity. *J. Lab. Anim. Sci.* 39, 306-312pp

Díaz-Alvarez, A. G. 2007. Estructura de la población de pulpo *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Boca del Río, Veracruz. 89pp

Diario Oficial de la Federación. 28 de Agosto del 2000. Carta Nacional Pesquera. Instituto Nacional de la Pesca. Secretaria de agricultura, ganadería y desarrollo rural, pesca y alimentación (SAGARPA).

Diario Oficial de la Federación. Viernes 25 de Agosto del 2006. Carta Nacional Pesquera. Instituto Nacional de la Pesca. Secretaria de agricultura, ganadería y desarrollo rural, pesca y alimentación (SAGARPA). Segunda sección. 57pp

Domain, F., Jouffre, D., y Caverivière, A. 2000. Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80: 699-705pp

Faure, V., Inejh, C. A., Demarcq, H., y Cury, P. 2000. The importance of retention processes in upwelling areas for recruitment of *Octopus vulgaris*: the example of the Arguin Bank (Mauritania). *Fisheries Oceanography*, 9: 343-355pp

Fernández-Rueda, P., García-Florez L. 2007. *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) fishery management assessment un Asturias (north-west Spain). *Fisheries Research* 83. (2-3). 351-354pp

Flores V. A. 2010. Descripción morfológica y determinación de identidades genéticas de pulpos de las costas mexicanas. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México. 118pp

Ford, E. J. 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *Mar. Biol. Ass. UK. NS.* 19: 305-384pp

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

Fournier, D. A., Sibert, J. R., Majkowski, J., y Hampton, J. 1990. MULTIFAN likelihood based method for estimating growth parameters and composition from multiple length frequency data sets illustrated using data for southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 301-317pp

Forsythe, J. W. y Toll, R. B., 1991. Clarification of the Western Atlantic Ocean pygmy octopus complex: The identity and life history of *Octopus joubini* (Cephalopoda: Octopodinae). *Bull. Mar. Sci.*, 49: 88-97pp

Forsythe, J. W. y Van Heukelem, W. F. 1987. Growth. In: *Cephalopod Life*. Vol. 2. Academic Press, London, pp: 135-156pp

García Cabrera C.1968. Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco (*Sepia officinalis hierredda*) en aguas del Sahara Español. *Publ. Téc. J. Est. Pesca.* 7: 141-198 pp

Gayanilo, F. C., Sparre, A. y Pauly, D. 1953. The FISAT user's guide. FAO. Computerized information, *FAO Series Fisheries*, 52 pp

Gayanilo, F. C., Sparre, A. y Pauly, D. 1995. The FAO ICLARM Stocks Assessment Tools (FISAT) User Guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) N° 8, Rome, 186 pp

- González, A. F., Otero, J., Guerra, A., Prego, R., Rocha, F. 2005. Temporal variation of cephalopod paralarvae in a wind-driven upwelling area (Ría of Vigo, NW Spain). *Submitted to Journal of Plankton Research*.
- Guerra, A. 1975. Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lam. mediante un índice de madurez. *Investigaciones Pesqueras*, 39: 397 - 416pp
- Guerra, A. 1978. Food and feeding behaviour of *Octopus vulgaris*. *Investigaciones Pesqueras*, 42(2): 351-364pp
- Guerra A., 1979. Estructura de la población de *Octopus vulgaris* del Atlántico Centro-oriental. Instituto de Investigaciones Pesqueras Muelle de Bouzas, Vigo, España. *CECAF/ECAF Ser.*, (78/11): 99-112 pp
- Guerra, A. 1979a. Edad y crecimiento de *Octopus vulgaris* del Atlántico centro-oriental. *CECAF/ECAF Ser.* (78/11):113-26pp
- Guerra, A. 1992. Fauna ibérica. Mollusca: *Cephalopoda*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas*. Madrid. 327pp
- Guerra, A. y Manríquez, M. 1980. Parámetros biométricos de *Octopus vulgaris*. *Inv. Pesq.* 44: 177- 198pp
- Gulland, J.A. y Holt, S. J. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. CIEM*, 25(1): 47-49pp
- Gulland, J. A. y Rosenberg A. A., 1992. Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. *FAO Documento Técnico Pesca*. Roma, FAO: No. 323, 112pp
- Hanlon, R. T. y Forsythe, J. W. 1985. Advances in the laboratory culture of octopuses for biomedical research. *Laboratory Animal Science*, 33-40pp

- Harding, J. P. 1949. The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 18 (1) 141-153pp
- Hatanaka, H. 1979. Spawning season of common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, off the north-western coast of Africa. *CECAF/ECAF Ser.*, (78/11):135-46pp
- Hatfield, E. M. C., y Rodhouse, P. G. 1994. Distribution and abundance of juvenile *Loligo gahi* in Falkland Island waters. *Marine Biology* 121: 267–272pp
- Hernández, V., y Bas, C. 1993. Análisis de la evolución de las tallas de los cefalópodos explotados en la costa del Sáhara (división 34.1.3 de CECAF) entre los períodos 1967–70 y 1989–90. *Boletín Instituto Español Oceanografía* 9(1):215–225pp
- Hernández-García, V., Hernández-López, J. L., and Castro-Hernández, J. J. (2002). On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. *Fisheries Research*, 57: 197-203.
- Hernández López J. L. 2000. Biología, ecología y pesca del pulpo común (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) en aguas de Gran Canaria. Tesis Doctoral. Universidad de las Palmas de Gran Canaria. 210pp
- Hernández López, J. L., Castro-Hernández, J. J., Hernández G. V. 2001. "Determinación de la edad de la deposición diaria de anillos concéntricos sobre el pulpo común (*Octopus vulgaris*) picos." *Fish. Bol.* 99: 679-684pp
- Hernández-Tabares, I. 1993. Los pulpos (*Octopodidae*) de la pesquería comercial en los arrecifes de Veracruz, México. *Oceanología* 1:109-119pp
- Hernández-García, V., y Castro, J. J. 1998. Morphological variability in *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) along the North-west coast of Africa. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 78:1259–1268pp

Hermosilla, C. A., Rocha, F., Fiorito, G., González, Á. F., y Guerra, Á. 2010. Age validation in common octopus (*Octopus vulgaris*) using stylet increment analysis. *ICES Journal of Marine Science*. 67pp

Hixon, R. F. 1980. Growth, reproductive biology, distribution and abundance of three species of loliginid squid (*Myopsida, Cephalopoda*) in the northwest Gulf of Mexico. Ph. D. diss., Univ. Miami, Coral Gables, FL, 233pp

Iglesias, J., Sánchez, F. J., Otero, J.J. y Moxica, C. 2000. Culture of octopus (*Octopus vulgaris*, Cuvier): Present knowledge, problems and perspectives. *Cahiers Options Méditerranéennes*. Vol. 47. 313-321pp

Iglesias, J., Otero, J.J., Moxica, C., Fuentes, L. y Sánchez, F. J. 2002. The completed life cycle of the octopus (*Octopus vulgaris*, Cuvier) under culture conditions: paralarval rearing using *Artemia* and zoeae, and first data on juvenile growth up to 8 months of age. *Aquaculture International* 12: 481–487pp

Iglesias, J., Sánchez, F. J., Otero, J. J. y Moxica, C. 2002a. El cultivo del pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier). 1º Premio JACUMAR de investigación en acuicultura. Publicación especial del MAPA N.I.P.O. 251-03-031-0, 18pp

Iglesias, J., Otero J.J., Moxica, C., Fuentes, L. y Sánchez, F. J. 2004. The Completed Life Cycle of the Octopus (*Octopus vulgaris*, Cuvier) under Culture Conditions: Paralarval Rearing using *Artemia* and Zoeae, and First Data on Juvenile Growth up to 8 Months of Age. *Aquaculture International*. Edit. Springer Netherlands. ISSN 0967-6120 (Print) 1573-143X (Online). Vol. 12 No. 4-5. 481-487pp

Iglesias, J., L. Fuentes, F.J. Sánchez, J.J. Otero, Moxica, C. & Lago, M.J. 2006. First feeding of *Octopus vulgaris* Cuvier 1797 paralarvae using *Artemia*: the effect of prey size, prey density and feeding frequency. *Aquaculture* 261(2), 817-822.

Iglesias, J., Sánchez, F. J., Bersano, J. G. F., Carrasco, J. F., Dhont, J., Fuentes, L., Linares, F., Muñoz, J. L., Okumura, S., Roo, J., T. van der Meeren, Vidal, E. A. G. y Villanueva, R. 2007. Rearing of *Octopus vulgaris* paralarvae: Present status, bottlenecks and trends. *Aquaculture International* 266. Edit. Springer Netherlands. 1-15pp

Ikeda, I. y Hatanaka, H. 1971. Quelques observations sur *Octopus vulgaris* Cuvier au large de la côte nord-ouest de l'Afrique. *FAO Fisheries Report*. 10: 100-104pp

Iles, T. D. 1973. Interaction of environment and parent stock size in determining recruitment in the Pacific sardine as revealed by analysis of density-dependent 0-group growth. *Rapp. P.-V. Réun. CIEM*. (164):228. 40pp

Iles, T. D. 1978. Environmental pressure and intra and intra year class competition as determinants of year class size. Paper presented at the Symposium on the biological basis of Pelagic Fish Stock Management, Aberdeen. Paper 22

Instituto Nacional de la Pesca. 2000. *Pesquerías del Pulpo*, México. 615- 630pp

Iribarne, O. O., Fernandez, M. E., y Zucchini, H. 1991. Prey selection by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 148: 271-81pp

Itami, K., Izawa, S., Maeda, S. y Nakai, K. 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 29(6): 514-520pp

Jackson, G. D., y Domeier, M. L. 2003. The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California. *Marine Biology* 142. 925–935pp

- Jiménez-Badillo, M.L., del Río-Rodríguez, R.E., Gómez-Solano, M.I., Cu-Escamilla, A., y Méndez-Aguilar D. 2008. Madurez gonádica del pulpo *Octopus vulgaris* en el Golfo de México: análisis macroscópico y microscópico. Universidad Autónoma de Campeche. 48pp
- Jones, J. C., Basson, M. y Holden, S. 1990. LFDA (Length Frequency Analysis Data). A prototype software package for the estimation of growth parameters from length frequency distributions. User`s manual (Version 2.0). Ren. Res. As s. Group. Imperial Collage. London U.K. 50pp
- Katsanevakis, S. y Verriopoulos, G. 2004. Den ecology of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, on soft sediment: availability and types of shelter. *Scientia Marina*, 68: 147-157pp
- Katsanevakis, S. y Verriopoulos, G. 2005. "Temporada la dinámica de la población de *Octopus vulgaris* en el Mediterráneo oriental." *UCI J. Mar. Sci.* 63: 151-160pp
- Leporati, S. C., Pecl, G. T. y Semmens, J. M. 2007. Cephalopod hatchling growth: The effects of initial size and seasonal temperatures. *Marine Biology*. 151: 1375-1383pp
- Mangold K. y Boletzky S. V., 1983. *Octopus vulgaris*. Boyle P.R. (Ed). Cephalopod Life Cycles, Vol. I. Species Accounts. P.R. Boyle (Ed.). Academic Press, London 335-364pp
- Mangold, K. 1998. The Octopodinae from the Eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. In: Systematic and biogeography of cephalopods. Voss, N. A., M. Vecchione, R.B. Toll & M.I. Sweeney (Eds.). Vol. II. Contributions to Zoology, 586:521-528pp
- Mangold-Wirz, K. 1983. *Octopus vulgaris*. In: Cephalopod Life Cycles, Vol. I. Species Accounts. P. R. Boyle (ed.). Academic Press, London. 335-364pp.
- Mangold, K., Hochberg, F. G. 1991. Defining the genus *Octopus*: redescription of *Octopus vulgaris*. *Bull mar Sci* 49: 66pp

Maroñas, M. 2006. Crecimiento Individual en Peces. Cátedra de Ecología de Poblaciones. <http://www.fcnym.unlp.edu.ar/catedras/ecopoblaciones/TP/Maro%202006%2020Crecimiento%20individual%20en%20peces.pdf>. 9pp

Mota, R. V. 2004. Caracterización de la pesquería de pulpo en la zona norte del Sistema Arrecifal Veracruzano; Tesis Profesional de Licenciatura; Instituto Tecnológico de Boca del Río. 85pp

Moxica, C., J. J. Otero, J. Iglesias, y F. J. Sánchez. 2001. Comportamiento reproductor, puestas y desarrollo embrionario del pulpo *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) en cautividad. En: *Convergencia entre Investigación y Empresa: un reto para el siglo XXI*. Actas VII Congreso Nacional de Acuicultura (19-21 de mayo, 1999. Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas, España). (Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas) H. Fernández-Palacios y M. Izquierdo (eds.) 4: 549-554. Instituto Canario de Ciencias Marinas ICCM, Las Palmas de Gran Canaria, España.

Navarro, J. C. y Villanueva, R. 2000. Lipid and fatty acid composition of early stages of cephalopods: an approach to their lipid requirements. *Aquaculture* 183: 161-177pp

Navarro, J. C. y Villanueva, R. 2003. The fatty acid composition of *Octopus vulgaris* paralarvae reared with live and inert food: deviation from their natural fatty acid profile. *Aquaculture* 219: 613- 631pp

Nepita-Villanueva, M. R., y Defeo, O. 2001. Crecimiento del pulpo *Octopus maya* (*Mollusca: Cephalopoda*) de la costa de Yucatán, México: un análisis de largo plazo. *Rev. Biol. Trop.* 49:93–101pp

Nixon, M. 1966. Changes in body weight and learning in *Octopus vulgaris*. *J. Zool. Lond.* 150:1-9pp

Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. In: *Cephalopod life cycles. Volume 2. Comparative Studies*. Boyle, P. R. ed. 201-219pp

Norman, M. D. 2000. Cephalopods: A world guide. Conch Books. Hackenheim. 320pp

Oosthuizen, A. (2003). A development and management framework for a new *Octopus vulgaris* fishery in South Africa. Rhodes University. Grahamstown.

Otero, J., González, A., Sieiro, M., y Guerra, A. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. Fisheries Research, 85(1-2), 122-129pp

Parra, G., Villanueva, R. y Yúfera, M. 2000. Respiration rates in late eggs and early hatchlings of the common octopus, *Octopus vulgaris*. *J. Mar. Biol. Ass. (UK)* 80: 557-558pp

Pauly, D. y Gaschütz, G. 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. I.C.E.S. CM 1979/G: 24. 26pp

Pauly D. 1980. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* (234): 52pp

Pauly, D. 1980b. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM*, 39(2):175-192pp

Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *Documento Técnico Pesca FAO*, (234): 49pp

Pauly, D. y Munro, J. L. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*. 2: 21pp

Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. *ICLARM Conf. Proc.*, (13): 7-34pp

Pauly, D. 1990. Length-converted catch curves and the seasonal growth of fishes. *Fish byte* 8(3):33-38pp

- Pauly, D. 1990a. Can we use traditional Length-based fish stock assessment when growth is seasonal? *Fish byte* 8(3). 32pp
- Pauly D, y David N. 1981. ELEFAN I, a basic program for the objective extraction of growth parameters from the length–frequency data. *Meeresforschung* 28.205–211pp
- Pauly, D. y Gaschütz, G. 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. I.C.E.S. CM 1979/6:24. *Demersal Fish Cttee.* 26pp
- Pauly, D. y Munro, J. L. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fish byte* 2(1):21pp
- Perales- Raya, C., Bartolome, A., García-Santamaria, M. T., Pascual-Alayon, P., Almansa, E. 2010. Age estimation obtained from analysis of octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) beaks: Improvements and comparisons. *Fisheries Research*, 106 (2). 176pp
- Pereiro, J. A. 1982. Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. Informe Técnico. Instituto Español de Oceanografía. 1: 255pp
- Pereiro, J. y Bravo de Laguna, J. 1981. Dinámica de la población y evaluación de los recursos del pulpo del Atlántico Centro-Oriental. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.*, 5(275): 71-105pp
- Pierce, G. J., y Guerra, A. 1994. Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. *Fisheries Research* 21: 255–285pp
- Pitcher, T.J. y MacDonald, P.D.M. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. *J. Appl. Ecol.* 10:599-606pp
- Pitcher, T. J. y Hart P. J. 1982. Fisheries ecology. *Crom. Helm*, Londres. 360pp
- Quetglas, A., Alemany, F., Carbonell, A. y Merilla, P. 1998. Biology and fishery of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, caught by trawlers in Mallorca (Balearic Sea, Western Mediterranean). *Fish. Res.* 36: 237-249pp

- Raya, C. P. y Hernández- González, C. L. 1998. Growth lines within the beak microstructure of the *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. *Cephalopod biodiversity, ecology and evolution*. A. I. L. Payne, Lipinski, M. R., Clarke M. R. y Roeleveld M. A. C. (eds.) s. Afr. J. mar. Sci., 20:135-142pp
- Raya, C. P. 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. 193pp
- Ricker, W. E. 1975. Computation and intersection of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 191:382pp
- Ricker, W. E. 1979. Growth rate and models. Fish physiology. Vól. 8. Bionergetics and growth. Hoar, W. S., Randall, D. J. y Brett J. R. (eds). *Academic Press*. New York. 677-743pp
- Rocha, F., Guerra, A. y González, A. F. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Review*, 76: 291-304pp
- Rocha, F., y Vega, M. A. 2003. Overview of cephalopod fisheries in Chilean waters. *Fisheries Research*, 60: 151-159pp
- Rocha, F., Gracia, J., González, A. F., Jardón, C. M. y Guerra A. 2004. Reliability of a model based on a short fishery statistics survey: application to the North-East Atlantic monkfish fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 25-34pp
- Rocha, F., Gonzalez, A. F., Dawe, E. G. y Chapela, A. 2006. Growth of common octopus (*Octopus vulgaris*) in cages suspended from rafts. *Ciencia Marina*. ISSN 0214-8358. Vol. 70, Nº 1. 121-129pp

- Rodríguez-Rúa, A., Pozuelo, I., Prado, M. A., Gómez, M. J. y Bruzón, M. A. 2005. The gametogenic cycle of *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) as observed on the Atlantic coast of Andalusia (south of Spain). *Marine Biology* 147:927–933pp
- Royce, W. 1984. Introduction to the practice of fishery science. *Academic Press*. Orlando.
- Ruíz Durán M. F. 1992. Recursos Pesqueros de las Costas de México, Edit. LIMUSA, Segunda Edición, Noriega Editores México; 157-162 pp.
- Sainz, J. 1998. El engorde del pulpo, un negocio con futuro. *Europa Azul*. 60-63pp
- Sánchez, P. y Obarti, R. 1993. The biology and fishery of *Octopus vulgaris* caught with clay pots on the Spanish Mediterranean coast. En: Recent Advances in Fisheries Biology (ed. por T Okutani, RK O’Dor, T Kubodera). Tokai University Press, Tokyo. 477–487pp
- Semmens, J. M., Pecl, G. T., Villanueva R., Jouffre D., Sobrino I., Wood, J. B. y Rigby P. R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research*. CSIRO Publishing. Edi. 55. 367-377pp
- Shepherd, J.G. 1987. A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data, In D. Pauly & G.R. Morgan (Ed.). Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc. 13. Manila. 113-119pp
- Silva, L., Sobrino, I., and Ramos, F. 2002. Reproductive biology of the common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: octopodidae) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Bulletin of Marine Science*, 71: 837-850pp
- Smith, C.D., Griffiths, C.L. 2002. Aspects of the population biology of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 24: 185-192pp

Sobrino, I., Silva, L., Bellido, J. M. y Ramos, F. 2002. Rainfall, river discharges and sea temperature as factors affecting abundance of two coastal benthic cephalopod species in the gulf of Cádiz (SW Spain). *Bull. Mar. Sci.*, 71(2): 851-865pp

Sokal, R. y Rohlf, F. 1996. *Biometry*. 3rd ed. WH Freeman and Co., New York, 887 pp.

Solís Ramírez, M. J. 1967; Aspectos Biológicos del pulpo *O. Maya Voss y Solís*. Tesis Profesional; Escuela de Ciencias Biológicas México, D. F., 6-19pp

Solís-Ramírez, M. J. 1988. El recurso pulpo del Golfo de México y el Caribe. En: Los recursos pesqueros del país. SEPESCA (ED.). XXV Aniversario del Instituto Nacional de la Pesca. 463-478pp

Solis, M. J. 1994. La pesquería del pulpo del golfo de México y Caribe mexicano. Err. Atlas Pesquero y Pesquerías Relevantes de México. CD Multimedia. Secretaría de Pesca, INP. CENEDIC. Univ. de Colima, México.

Soriano, M. L. y Pauly, D. 1989. A method for estimating the parameters of a seasonally oscillating growth curve from growth increment data. *Fish byte, Newsletter of the Network of Tropical Fisheries Scientists* 7 (1): 18-21pp

Sousa-Reis, C., y Fernandes, R. 2002. Growth observations on *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from the Portuguese waters: growth lines in the vestigial shell as possible tools for age determination. *Bulletin of Marine Science*, 71: 1099-1103pp

Sparre, P. y Venema. S.C. 1995. Introducción a la evaluación de los recursos pesqueros tropicales. FAO. Documento Técnico de Pesca, 306/1 y 2 Rev. 1: 420pp

Sparre, P. y Venema, S.C. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 306:1 Rev. 2. 420pp

Sturges, H. 1926. The choice of a class-interval. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 21. 65-66pp

- Tanaka, S. 1956. A method of analyzing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Tauius tumifrons* (T. & S.). *Bull Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* (14):1–12pp
- Tanaka, J. 1958. On the stock of *Octopus vulgaris* Lam on the east coast of Boso Peninsula, Japan *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 24: 601-607pp
- Tomlinson, P.K. y Abramson, N. J. 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. *Fish. Bull. Calif.* (116):69pp
- Van Heukelen, W. F. 1979. Environmental control of reproduction and life span in octopus: an hypothesis. In *Reproductive ecology of marine invertebrates* (S. E. Stancyk, ed.). The Belle W. Baruch Library in Marine Science 9. Univ. South Carolina Press, Columbia, SC. 123–133pp
- Villanueva, R. 1995. Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 2639-2650pp.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10 (2): 181-213pp
- Voss, G. L. 1954. Cefalópodos del Golfo de México. *Bull. U.S. Fish Wildl. Serv.*, 89:475-478pp.
- Voss, G. L. 1988. The biogeography of deep-sea Octopoda. *Malacología*, 29 (1): 295-307pp
- Walford, L.A., 1946 A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 90(2): 141-147pp
- Wodinsky, J. 1972. Breeding season of *Octopus vulgaris*. *Rev. Marine Biology* No.16: 59-63pp

Wolff, M., y Pérez, H. 1992. Population dynamics, Food consumption and gross conversion efficiency of *Octopus mimus* Gould, from Antofagasta (northern Chile). In *ICES Council meeting papers*. (ICES: Copenhagen, Denmark) 12pp

Young, R. E. y Harman, R. F. 1988. “Larva”, “paralarva” and “subadult” in cephalopod terminology. *Malacología* 29: 201–207pp