Dpto. Ecología y Biología Animal
Facultad de Ciencias
Universidad de Vigo

Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo
Consejo Superior de Investigaciones Científicas
CSIC

Ecología del pulpo común (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) en un área de afloramiento costero (Galicia, NE Atlántico)

Memoria, que para optar al grado de
Doctor en Biología presenta:

D. Jaime Otero Villar

Ilustración de cubierta por
Cosme cosmede@yahoo.es

El profesor de investigación Dr. Ángel Guerra Sierra y el científico titular Dr. Ángel F. González González del grupo de Ecología y Biodiversidad Marina, así como el investigador científico Dr. Xosé Antón Álvarez Salgado del grupo de Oceanología, pertenecientes al Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo (CSIC),

certifican que D. Jaime Otero Villar, licenciado en Biología, ha realizado bajo nuestra dirección el estudio titulado "**Ecología del pulpo común (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) en un área de afloramiento costero (Galicia, NE Atlántico)**" con la finalidad de optar al grado de Doctor en Biología.

En Vigo, a 20 de octubre de 2006.

Fdo.

Dr. Ángel Guerra Sierra Dr. Ángel F. González González Dr. Xosé Antón Álvarez Salgado

Con el visto bueno del tutor: Jesús Souza Troncoso

Esta memoria ha sido posible por la financiación de los proyectos UE (CE 97/0107 y CFP 99/063), CICYT (REN2002–02111/MAR y VEM2003–20010) y Xunta de Galicia (PGIDIT02 RMA C40203PR). El autor trabajó gracias a una beca predoctoral de la Excma. Diputación Provincial de Pontevedra y a una beca I3P de postgrado del Fondo Social Europeo–CSIC.

EL HOMBRE Y LA MAR

Hombre libre, ¡tú siempre preferirás la mar!
Es tu espejo la mar; y contemplas tu alma
En el vaivén sin fin de su lámina inmensa,
Y tu espíritu no es menos amargo abismo.

Y gozas sumergiéndote al fondo de tu imagen;
Tus miembros la acarician y hasta tu corazón
Se olvida por momentos de su propio rumor
Ante el hondo quejido indomable y salvaje.

Ambos sois tenebrosos a la vez que discretos:
Hombre, nadie ha explorado tus abisales fondos,
¡Oh mar, nadie conoce tus íntimas riquezas,
Tanto guardáis, celosos, vuestros propios secretos!

Y entretanto han pasado innumerables siglos
Desde que os combatís sin tregua ni piedad,
Hasta tal punto amáis la muerte y la matanza
¡Oh eternos gladiadores, oh implacables hermanos!

(Charles Baudelaire, "*Las flores del mal*"–1857)

A mis padres, a la memoria
de mi abuelo Luis y a Ruth.

MAESTROS Y ALUMNOS

(…) Contar con auténticos maestros es una suerte extraordinaria, pero también es un mérito, porque presupone la capacidad de saberles reconocer y aceptar su ayuda; no sólo dar, también recibir es un signo de libertad, y un hombre libre es quien sabe confesar su debilidad y coger la mano que se le ofrece.

(Claudio Magris, "*Utopía y desencanto*"–1999)

La esencia de este trabajo reside en su pretendido carácter multidisciplinar. Es por ello que los resultados alcanzados son fruto de una labor conjunta que merece ser mencionado dado el escenario, que aunque prioriza la colaboración, desafortunadamente el "individualismo de los grupos" sigue siendo una constante.

A la primera persona a la que estoy agradecido es a mi tío Carlos Otero, por ayudarme a dirigir mis pasos hacia la investigación marina y ofrecerme su continuo apoyo. A los Drs. Ángel Guerra y Ángel González les agradezco que hayan confiado en mí y me hayan dejado trabajar con absoluta libertad e independencia en un mundo todavía plagado de servilismos. Los primeros pasos de esta tesis se fraguaron en un proyecto conjunto con los Drs. Ricardo Prego y Andrew Dale allá por el año 2000. A quién debo profundamente mi más sentido agradecimiento es al Dr. Xosé Antón Álvarez Salgado. Pepe me acogió bajo su paraguas de sabiduría e ingente volumen de trabajo sin mostrar un mal gesto y casi ejerciendo de profesor particular, en todo momento aportó sugerencias a cada cual más valiosa y aceptó ser codirector de esta tesis ante mi insistencia. Es por él que soy un poco menos desconocedor en cuanto a la oceanografía de las aguas gallegas, y con el que espero seguir aprendiendo.

El Dr. Jesús Troncoso fue muy amablemente mi nexo de unión con la Universidad de Vigo.

La "*Asociación de Naseiros de Meira*" nos proporcionó la mayoría de las muestras de pulpo adulto; mientras que los individuos menores a la talla mínima legal (<750 g) fueron proporcionados por la *Unidad Técnica de Pesca de Bajura* (UTPB) de la *Consellería de Pesca y Asuntos Marítimos de la Xunta de Galicia*.

Las salidas al mar hubieran sido imposibles sin el abnegado trabajo de la tripulación del B/O *Mytilus*, sobre todo de Jorge, Pirri, Apo, Ricardo y por supuesto Waldo. La parte técnica en dichas salidas y el análisis de las muestras hubiera sido también imposible sin la colaboración de mucha gente del grupo de *Oceanología* del *IIM*, entre otros: Miguel Gilcoto, Jesús Gago, Vanesa, Nicolás, Mar, Rita, Oscar.

El modelado de las corrientes y la base datos meteorológicos del capítulo 4 son fruto de la colaboración del Dr. Carlos Souto y de la Dra. Silvia Piedracoba del grupo de *Oceanografía Física* de la *Universidad de Vigo*.

Los datos de satélite empleados en esta memoria se deben a la imprescindible colaboración del *Remote Sensing Group* del *Plymouth Marine Laboratory* a través de Steve Groom y Ben Wheatley.

Dña. Ana Miranda y el Dr. José Manuel Cabanas ambos del *Centro Costero de Vigo* del *Instituto Español de Oceanografía* nos proporcionaron los datos de mesozooplancton y afloramiento, respectivamente, utilizados en el capítulo 6

La labor técnica en el departamento *ECOBIOMAR* fue debida, principalmente, a José Castro, quien realizó la mayor parte de las entrevistas tratadas en el capítulo 5, y al incansable trabajo en los muestreos de Manuel Enrique Garci y María Teresa Fernández. Eva Ledo, María Concepción Rodríguez, José M. Antonio y Marcos Regueira, también fueron de gran ayuda en numerosos muestreos en el mar y en las visitas a las lonjas. Pusieron su granito de arena otros compañeros con los que coincidí en el laboratorio como Joaquín Gracia y Francisco Rocha. Las discusiones, el entendimiento y el apoyo de Pilar Sieiro también fueron necesarios para la finalización del trabajo.

El personal del instituto fue imprescindible, sobre todo en biblioteca.

El capítulo 5 de este trabajo está en deuda, por su inestimable colaboración, con los marineros, armadores y personas relacionadas con el sector que aceptaron ser entrevistadas.

Cómo no agradecer también a mis queridos amigos. Los de Santiago por los maravillosos momentos de los años de carrera y su apoyo, y especialmente a

Roberto, Marta, Santi y Dani con los que he seguido compartiendo estos años en Vigo. La estancia en esta ciudad fue más llevadera compartiendo la rompiente con Alex Alonso. Mis amigos de toda la vida siempre han estado y estarán ahí, sin Jacobo, Marcos, Marta, Diego, Carlos, Cosme, Patricia….y también los alejados Raquel, Cucha e Iñaki mi vida no sería la misma.

El apoyo de mi familia también ha sido imprescindible, mis hermanos Juan y Julia, todos mis primos, mi tía Olga y mis tíos Jose y Susana. No puedo dejar de tener un recuerdo a la memoria de mis abuelos Toñina, Chelo y Aurelio, y a la de otra persona importante, Sara.

Esta tesis está dedicada a mis padres, por haberme educado en el uso de la razón y ser un continuo espejo en el que mirarme; a la memoria de mi abuelo Luis, de quien he heredado mi amor y pasión por el mar; y a Ruth, porque nada hubiera sido posible sin ti.

Resumen

El pulpo común, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, es una especie ampliamente explotada y con importancia socioeconómica dentro de las pesquerías artesanales del litoral gallego, que a lo largo de los últimos años ha venido experimentado fluctuaciones interanuales considerables. Esta especie de cefalópodo tiene un ciclo de vida corto con una fase larvaria planctónica susceptible de ser influida por el afloramiento costero estacional dominante en la costa de Galicia. Desde diferentes enfoques, esta tesis pretende conocer dicha influencia.

El ciclo reproductivo está acoplado al patrón de vientos del sistema de afloramiento gallego, de manera que las hembras ponen los huevos en la primavera y la eclosión tiene lugar durante el final del verano y principios del otoño. Esta estrategia evita los meses de afloramiento o hundimiento más intensos y asegura la presencia de recién nacidos cuando el sistema todavía es productivo. La abundancia de paralarvas se incrementa a medida que desciende el nitrato, el amonio y la clorofila. Estas condiciones se dan en el momento final de un pulso de afloramiento, cuando las sales nutrientes se utilizan para producir materia orgánica, que se transfiere en la cadena trófica. Las paralarvas muestran un patrón migratorio típico del zooplancton, estando presentes en el fondo durante el día y ascendiendo a la superficie durante la noche. La abundancia de paralarvas, junto con la capacidad migratoria y la circulación del agua determinan su distribución horizontal, de tal manera que en condiciones de afloramiento son transportadas hacia la costa por el fondo y dispersadas hacia el océano por superficie.

El reclutamiento acontece al principio del verano y el grueso de la biomasa explotable está disponible al año siguiente. Los datos de las estadísticas oficiales son fragmentarios e incompletos, y aplicando el modelo de Gómez–Muñoz se detectó un volumen de capturas no registradas. Usando la serie temporal más larga disponible de capturas artesanales, se observó que la combinación de los patrones de vientos durante la época de afloramiento y en el momento en el que las paralarvas están presentes en la columna de agua, explican hasta un 90% de las fluctuaciones interanuales.

Por todo ello, se puede concluir que el ciclo biológico del pulpo común en las aguas gallegas depende de la oceanografía imperante en esta área, la cual influye decisivamente sobre la fase larvaria dando lugar a subsiguientes variaciones en las capturas.

Palabras clave: *Octopus vulgaris*, reproducción, paralarvas, pesquería, afloramiento, nutrientes, corrientes, NE Atlántico.

Resume

O polbo común, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, é unha especie amplamente explotada e con importancia socioeconómica dentro das pesquerías artesanais do litoral galego, que o longo dos últimos anos experimentou fluctuacións interanuais considerables. Esta especie de cefalópodo ten un ciclo de vida curto cunha fase larvaria planctónica susceptible de ser influida polo afloramento costeiro estacional dominante na costa de Galicia. Dende diferentes enfoques, esta tese pretende coñecer dita influencia.

O ciclo reproductivo está acoplado ó patrón de ventos do sistema de afloramento galego, de xeito que as femias poñen os ovos na primaveira e a eclosión ten lugar durante o final do verán e principios do outono. Esta estratexia evita os meses de afloramento ou afundimento máis intensos e asegura a presenza de recén nados cando o sistema inda é productivo. A abundancia de paralarvas increméntase a medida que descenden o nitrato, o amonio e a clorofila. Estas condicións danse no momento final dos pulsos de afloramento, cando as sales nutrientes son utilizados pra producir materia orgánica que se consume na cadea trófica. As paralarvas mostran un patrón migratorio típico do zooplancton, estando presentes no fondo durante o día e ascendendo á superficie durante a noite. A abundancia das paralarvas, xunto coa súa capacidade migratoria e a circulación do auga determinan a súa distribución horizontal. De tal xeito que en condicións de afloramento son transportadas hacia a costa polo fondo e dispersadas pola superficie.

O reclutamento acontece o principio do verán e o groso da biomasa explotable está dispoñible o ano seguinte. Os dados das estatísticas oficiais son fragmentarios e incompletos, e aplicando o modelo de Gómez–Muñoz detectáronse un volumen de capturas no rexistradas. Usando a serie temporal máis longa dispoñible de capturas artesanais, observóuse que a combinación dos patróns de ventos durante a época de afloramento e o momento no que as paralarvas están presentes na columna de auga explican ata un 90% das fluctuacións interanuais.

Por todo isto, pódese concluir que o ciclo biolóxico do polbo común nas augas galegas depende da oceanografía imperante nesta área, a cal inflúe decisivamente sobor da fase larvaria dando lugar a subseguintes variacións nas capturas.

Palabras clave: *Octopus vulgaris*, reproducción, paralarvas, pesquería, afloramento, nutrientes, correntes, NE Atlántico.

Summary

The common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, is one of the most important harvested cephalopod worldwide. This species has a great social and economic impact in the small–scale fishery context of Galicia (NW Spain), which experienced important interanual fluctuations in catches during the last years. The common octopus has a short life cycle with a planktonic life stage that could be influenced by the seasonal coastal upwelling that governs the Galician shelf waters. The purpose of this PhD thesis is to disentangle these environmental effects.

The reproductive life cycle of *O. vulgaris* is coupled to the coastal wind–driven upwelling, in such a way that females spawn prior to spring months, before the upwelling season, and hatching taking place from the end of summer to the beginning of autumn. This life strategy avoids the most advective upwelling and downwelling months, in order to ensure that the early hatched paralarvae are present in the water column coinciding when the system is still productive. Paralarvae abundance increases while nitrate, ammonium and chlorophyll decrease. These conditions occur at the end of each upwelling event when nutrient salts are consumed to produce biogenic matter, which is transferred through the food web. Paralarvae perform a diel vertical migration pattern, being present near the sea floor during the day and in surface waters during the night. Across–shore distribution is determined by the abundance of the paralarvae, its diel vertical migration behaviour and the residual water circulation. During upwelling events, the paralarvae are transported coastward in a deep layer while they are seaward dispersed in a surface layer.

Recruitment occurs at the beginning of summer and the bulk of the exploitable biomass would be available the following year. Since the official data are fragmentary and incomplete we used the Gómez–Muñoz model to estimate misreported and unreported catches. Using the available longest time–series of artisanal catches, we observed that the wind patterns in the upwelling season, and when the paralarvae are present in the water column, would explain up to 90% of the interanual variations in the fishery.

On the whole, we conclude that the common octopus life cycle in Galician waters depends on the local oceanography that affects the planktonic stage leading to catch variations.

Key words: *Octopus vulgaris*, reproduction, paralarvae, fishery, upwelling, nutrients, currents, NE Atlantic.

Índice

Agradecimientos i

Resúmenes

Resumen v

Resume vi

Summary vii

Índice ix

Glosario xii

Hipótesis, justificación y objetivos xiv

1. Capítulo 1: Introducción general:

1.1. Antecedentes 1

1.2. Situación actual 2

1.3. Ecología y pesquerías 3

1.4. Los cefalópodos 5

2. Capítulo 2: Oceanografía de las costas gallegas

2.1. Ciclo estacional del viento costero en las costas gallegas 13

2.2. Masas de agua que afloran en las costas gallegas 18

2.3. Hidrografía de las rías gallegas 20

2.4. Dinámica de las rías gallegas 24

2.5. Efectos sobre diferentes niveles tróficos 26

3. Capítulo 3: Ciclo reproductivo

3.1. Introducción 29

3.2. Material y métodos 31

3.2.1. Recolección de datos 31

3.2.2. Análisis de los datos 34

3.3. Resultados 35

3.3.1. Relaciones talla–peso 35

3.3.2. Proporción de sexos 35

3.3.3. Maduración y talla de primera madurez 36

3.3.4. Época de puesta 37
3.3.5. Fecundidad potencial 38
3.3.6. Índice de condición, inversión reproductiva y localización de la energía 39
3.4. Discusión 40
4. Capítulo 4: Distribución larvaria
4.1. Introducción 47
4.2. Material y métodos 51
4.2.1. Muestreo hidrográfico 53
4.2.1.1. Variables meteorológicas 53
4.2.1.2. Variables termohalinas 55
4.2.1.3. Variables químicas 56
4.2.2. Muestreo biológico 57
4.2.3. Análisis estadístico 58
4.3. Resultados 59
4.3.1. Variabilidad temporal de la abundancia de paralarvas en relación a las condiciones ambientales 59
4.3.1.1. Ciclo estacional de la abundancia de paralarvas 59
4.3.1.2. Ciclo estacional de las condiciones meteorológicas e hidrográficas 60
4.3.1.3. Acoplamiento entre la hidrografía y la abundancia de paralarvas a corta escala temporal 66
4.3.1.4. Acoplamiento entre la hidrografía y la meteorología a corta escala temporal 72
4.3.2. Variabilidad espacial de la abundancia de paralarvas en relación a las condiciones ambientales 73
4.3.2.1. Variabilidad espacial de las paralarvas 73
4.3.2.2. Morfometría y distribución de tamaños 76
4.3.2.3. Circulación residual en el caladero de las islas Cíes en respuesta al viento costero 78

4.3.2.4. Distribución de las paralarvas en relación a la circulación residual 81
4.4. Discusión 85
5. Capítulo 5: Modelo de entrevistas
5.1. Introducción 93
5.2. Material y métodos 95
5.2.1. Muestreo y área de estudio 95
5.2.2. Aplicación del modelo 97
5.2.2.1. Parámetros y variables 97
5.2.2.2. CPUE mensuales y estimación de capturas totales 98
5.2.2.3. Datos espurios 99
5.2.2.4. Comparación de capturas estimadas y oficiales 99
5.3. Resultados 99
5.4. Discusión 104
6. Capítulo 6: Pesquería y condiciones meteorológicas
6.1. Introducción 113
6.2. Material y métodos 115
6.2.1. Índices basados en el viento costero 115
6.2.2. Producción primaria 118
6.2.3. Zooplancton 118
6.2.4. Capturas de *Octopus vulgaris* y esfuerzo pesquero 119
6.2.5. Tratamiento estadístico de los datos 119
6.3. Resultados 120
6.3.1. Meteorología, hidrografía y primeros niveles tróficos 120
6.3.2. Capturas, viento y zooplancton 123
6.4. Discusión 127
7. Conclusiones 137
8. Bibliografía 141
9. Anexos 159

Glosario

ACNAE	Agua Central del Nordeste Atlántico
$ACNAE_{sp}$	ACNAE de origen subpolar
$ACNAE_{st}$	ACNAE de origen subtropical
AM	ancho del manto (μm)
UAO	utilización aparente de oxígeno (μmol kg^{-1})
ArM	área del manto (mm^2)
AVHRR	*Advanced Very High Resolution Radiometer*
Chl	clorofila *a* integrada en la columna de agua (mg m^{-3})
CIP	Corriente Ibérica hacia el Polo
CPUE	capturas por unidad de esfuerzo
DO	diámetro del ojo (μm)
$F<-Q_X>_{AS}$	% de días con $-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} entre abril y septiembre
$F<-Q_X>_{OM}$	% de días con $-Q_X < 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} entre octubre y marzo
HAMSOM	*HAMburg Shelf Ocean Model*
IGD	índice de la glándula digestiva (adimensional)
IGS	índice gonadosomático (adimensional)
IH	índice de Hayashi (adimensional)
LB	longitud del brazo (μm)
LDM	longitud dorsal del manto (cm y μm)
LP	longitud del pene (mm)
LT	longitud total (cm y μm)
LVM	longitud ventral del manto (μm)
$M<-Q_X>_{AS}$	valor medio de $-Q_X$ para los días con $-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} entre abril y septiembre
$M<-Q_X>_{OM}$	valor medio de $-Q_X$ para los días con $-Q_X < 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} entre octubre y marzo
N^2	frecuencia de Brunt–Väisälä (min^{-2})
$N_s{}^2$	frecuencia de Brunt–Väisälä debida a la salinidad

$N_t^{\,2}$	frecuencia de Brunt–Väisälä debida a la temperatura
NH_4^+	amonio (µmol kg^{-1})
NO_2^-	nitrito (µmol kg^{-1})
NO_3^-	nitrato (µmol kg^{-1})
NVB	número de ventosas en los brazos de las paralarvas
P	precipitación (mm d^{-1})
PCO	peso del complejo oviductal (g)
PE	peso eviscerado (g)
PGD	peso de la glándula digestiva (g)
PO	peso del ovario (g)
PSN	peso del saco de Needham (g)
PT	peso total (g)
PTe	peso del testículo (g)
PP	producción primaria (mg C m^{-2} d^{-1})
Q_R	caudal por escorrentía (m^3 s^{-1})
Q_S	radiación total incidente (w m^{-2})
$-Qx$	transporte de Ekman hacia el océano (m^3 s^{-1} km^{-1})
s	salinidad
SeaWiFS	*Sea–viewing Wide Field–of–view Sensor*
t	temperatura (ºC)
t	toneladas
Vx, *Vy*	velocidad de la corriente en el eje S–N y O–E (cm s^{-1})
Wx, *Wy*	velocidad del viento en el eje S–N y O–E (m s^{-1})

Hipótesis

¿Cómo está orientado el ciclo de vida del pulpo común, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, respecto al sistema de afloramiento costero en el área de Galicia, NE Atlántico?, ¿en qué medida las variaciones del recurso son atribuibles o no a factores ambientales?, y ¿en qué momento del ciclo y cómo afectan dichos factores?

Justificación

Ante la imperante necesidad de gestionar los recursos naturales de una forma racional y responsable, de manera que su explotación sea sostenible sin hipotecar a las generaciones futuras, se impone un exhaustivo conocimiento del propio recurso y de los factores con los que interactúa, de modo que sirvan de base científica para llevar a cabo dicha estrategia de gestión. La justificación última de este trabajo radica en sentar las bases científicas sobre las que se ha de apoyar un futuro diseño de gestión específica para el pulpo, que ya funciona con éxito en otras especies en la misma área. El pulpo es una especie particularmente apropiada para estudiar, dados su ciclo de vida corta, crecimiento rápido y presencia de una fase de larva planctónica. Asimismo, su pesquería tiene importancia socioeconómica en esta área, el esfuerzo pesquero se ha mantenido relativamente constante a lo largo de los años, y el ecosistema en el que habita forma parte de uno de los sistemas de afloramiento costero más productivos.

Objetivos

El objetivo principal de este trabajo es determinar la influencia de los factores ambientales sobre el pulpo común, *O. vulgaris*, en un área de afloramiento costero, estudiando cómo afectan a su ciclo de vida.

El objetivo principal se conseguirá a través de varios objetivos parciales, ordenados de forma cronológica desde la etapa reproductiva hasta la de explotación:

- Determinar el ciclo reproductor del pulpo común en el caladero de las islas Cíes (ría de Vigo), así como todos los parámetros que lo definen, como maduración, talla de primera madurez, época de puesta, fecundidad potencial, condición e inversión reproductiva (energía).
- Determinar la época de eclosión a través del estudio de la distribución del estado larvario en torno a las islas Cíes y cómo se acopla con el ciclo estacional del afloramiento. Estudiar su distribución a corta escala, así como sus migraciones verticales y horizontales, y las condiciones físico–químicas que las determinan.
- Describir un modelo de la pesquería basado en datos proporcionados por el sector extractivo y comprobar su fiabilidad comparando los resultados obtenidos con datos procedentes de fuentes oficiales.
- Por último, estudiar las series temporales de capturas procedentes de la pesquería artesanal y determinar la influencia de la meteorología local sobre las variaciones en la costa gallega.

Capítulo 1:
Introducción General

1.1. Antecedentes

Estudiando la historia se puede concluir que el impacto de la especie humana sobre las demás especies y ecosistemas a lo largo de miles de años es mayúsculo, y que la sobreexplotación pesquera es un ejemplo revelador de los nocivos efectos antropogénicos (Jackson *et al*., 2001; Lotze y Milewsky, 2004). La situación en la que se encuentran los recursos marinos a nivel mundial[1], ha hecho que desde todos los ámbitos científicos y organismos internacionales se reclame un cambio de dirección en la gestión de las pesquerías que priorice el ecosistema en lugar de las especies objetivo (EBFM en sus siglas en inglés, Browman y Sterigou, 2004; Hall y Mainprize, 2004; Pikitch *et al*., 2004; Turrell, 2004), y que conceda un mayor peso específico a la educación y concienciación en la sociedad (Symes, 2005). Aunque este concepto –gestión de las pesquerías basada en el ecosistema– no está del todo definido y existe desacuerdo entre los científicos sobre su importancia como verdadera alternativa, los principios subyacentes son genéricos y están suficientemente recogidos en el Código de Conducta para la Pesca Responsable de la FAO de 1995, la Declaración de Reykiavik de 2001 o la Cumbre Mundial sobre Desarrollo Sostenible de Johannesburgo en 2002 (Sinclair y Valdimarsson, 2002).

[1] La actividad pesquera proporciona, según datos de la Organización de Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, 2004), más de 25 millones de puestos de trabajo directos y cerca del 20% del suministro de proteínas animales a nivel mundial. En el año 2003 (estimaciones preliminares) se alcanzaron unas capturas globales de origen marino de 81 millones de toneladas. Actualmente, sólo el 25% de las principales poblaciones de peces de especies marinas están infraexplotadas o moderadamente explotadas. Del 75% restante, un 52% están plenamente explotadas, de otro 16% se señala que están sobreexplotadas, y el 8% restante de las poblaciones ha llegado a estar notablemente agotado o se halla en recuperación de dicho agotamiento. La FAO como organismo intergubernamental ha de tomar como verdaderos los datos de estadísticas que le proporcionan los países miembros a pesar de que son muy irregulares y muchas veces carecen de rigor. A este respecto, las capturas mundiales parecía que crecían a lo largo de la década de 1990 en base a los datos oficiales, pero el hecho de que varios países, y excepcionalmente China, aportaran datos inflados estaban afectando a la tendencia global. Corrigiendo estos datos, las capturas mundiales vienen experimentando un paulatino descenso desde finales de los 80 (Watson y Pauly, 2001), aunque la producción global aumenta en favor de la acuicultura.

1.2. Situación actual

A pesar de que tenemos el suficiente conocimiento acerca de la magnitud del declive de los *stocks* de diferentes especies tomadas cada una de manera independiente (el bacalao es uno de los ejemplos más preclaros de entre las especies más afectadas, Myers *et al*., 1997), la respuesta a la larga explotación de comunidades enteras y el efecto sobre los ecosistemas todavía es una cuestión abierta y sobre la que se están poniendo muchos esfuerzos para mejorar el análisis de la situación (Beddington y Kirkwood, 2005; Cury y Christensen, 2005; Ehrhardt, 2005). Esfuerzos que ya han permitido observar que se está produciendo un descenso en el nivel trófico de los animales capturados, tendencia que provocará una reducción en la complejidad de las redes tróficas haciendo a los ecosistemas más vulnerables (Pauly *et al*., 1998; Caddy y Garibaldi, 2000; Bascompte *et al*., 2005); o el rápido declive de comunidades de grandes depredadores a lo largo de todos los mares –algunas especies sólo mantienen un 10% de los niveles preindustriales– (Baum *et al*., 2003; Myers y Worm, 2003; Baum y Myers, 2004; Shepherd y Myers, 2005); o la reducción –hasta nueve veces– de la biomasa de peces de altos niveles tróficos en el Atlántico Norte desde el año 1900 (Christensen *et al*., 2003). Además, hay otros factores que hacen más complejo el problema y plantean un futuro incierto sobre los recursos marinos, como son la sobrecapacidad de las flotas, a la que se ha llegado en parte por la política generalizada de subsidios (Munro y Sumaila, 2002; Pauly *et al*., 2002), los derechos de pesca (Hilborn *et al*., 2005), el arrastre de fondo (Roberts *et al*., 2006), la contaminación (Thompson *et al*., 2004), la destrucción de hábitats y la eutrofización (Lotze *et al*., 2006) o la dirección insostenible que a la larga llevan las técnicas de acuicultura actuales (Naylor *et al*., 2000).

Por lo tanto, alcanzar la sostenibilidad de las pesquerías requiere transformar los procesos de gestión de los recursos. Ello pasa por adoptar varias medidas, entre las que –a juicio de la mayor parte de los científicos– cabe destacar: la reducción drástica de la presión por obtener mayores rendimientos; el respeto escrupuloso de

las medidas de gestión ya adoptadas; introducir el ecosistema, y a la especie humana como parte del mismo, como base para la gestión; revisar los derechos de pesca y el acceso a los caladeros; aplicar modelos de cogestión; y considerar tanto el efecto del ambiente como todos los cambios derivados de los impactos antropogénicos que están influyendo en las poblaciones –contaminación y destrucción del litoral, calentamiento global, etc.–, a fin de hacer que las 'soluciones' que sean buenas para un grupo determinado lo sean también para la sociedad en general.

1.3. Ecología y pesquerías

Frente al máximo depredador, las especies más vulnerables son las de mayor valor comercial, de gran tamaño, que maduran lentamente, que tienen límites geográficos acusados y reclutamiento esporádico. Se cree que las especies más fecundas y explotadas de forma más selectiva son menos proclives a la sobrepesca pero no hay evidencias de que esto ocurra, sino que parece que esta percepción es errónea[2]. Por otra parte, se ha comprobado que las hembras de mayor edad producen una prole 'mejor' que hembras de menor edad que den lugar incluso a una mayor progenie. Las larvas procedentes de ejemplares viejos tienen unas tasas de crecimiento y de supervivencia mayor que las larvas procedentes de hembras más jóvenes. De esta forma, cuando en una pesquería se capturan las hembras más productivas se podrían llegar a producir severas consecuencias adversas en las poblaciones (Berkeley *et al*., 2004). Otro problema estriba en que las pesquerías inducen procesos adaptativos y evolutivos que impiden que las poblaciones se recuperen

[2] Los modelos teóricos establecen que a bajos niveles de una población el crecimiento per capita o el éxito reproductivo se reducen, lo que se conoce como fenómeno depensatorio o efecto Allee, pudiendo alcanzar múltiples equilibrios. Aunque este fenómeno está lejos de ser comprendido, análisis empíricos muestran que a esos niveles de población la dinámica depensatoria no es aparente con lo cual la sobreexplotación de una especie puede ser reversible (Myers *et al*., 1995). Sin embargo, la mayoría de las poblaciones de gádidos y peces no clupeidos han experimentado una mínima, si acaso alguna, recuperación después de 15 años de reducción en un 45–99% de la biomasa reproductiva. Así que, el tiempo requerido para que una población se recupere parece ser considerablemente más largo de lo que previamente se creía (Hutchings, 2000), y no es suficiente con reducir la mortalidad por pesca, sino que aparecen numerosos factores asociados a los colapsos que impiden dicha recuperación (Hutchings y Reynolds, 2004).

(Walsh *et al*., 2006); son procesos como que la maduración se produzca cada vez a edades más tempranas, como sucede con el bacalao (Olsen *et al*., 2004).

Dentro de la aproximación a una estrategia de gestión holística uno de los parámetros a conocer, con el objetivo de ser considerado como una variable más, es la influencia que ejerce el ambiente sobre un recurso. Pero discriminar los factores físicos –tanto a nivel local como a escala global asociados a cambios climáticos– que puedan provocar variaciones naturales en poblaciones, que en ocasiones están sometidas a fuerte explotación, no está exento de controversia científica (Hsieh *et al*., 2006). De nuevo el ejemplo más recurrente por el número de estudios al respecto es el bacalao (Beaugrand *et al*., 2003; Worm y Myers, 2004). No obstante, aunque el ambiente pueda producir variaciones interanuales, las grandes tendencias de declive no se explican por la influencia del mismo (Ward y Myers, 2005). En cualquier caso, las variaciones naturales en las poblaciones inducidas por cambios en el clima, es decir de abajo–arriba en la cadena trófica, están ampliamente demostradas (Baumgartner *et al*., 1992; Alheit y Hagen, 1997; Klyashtorin, 1998; Chávez *et al*., 2003; Ware y Thomson, 2005), siendo esta influencia aún mayor cuando una población se encuentra a bajos niveles de explotación (Brander, 2005). Por otra parte, la propia explotación pesquera induce también alteraciones indirectas en otros componentes del ecosistema, dando lugar a modulaciones de arriba–abajo en la pirámide trófica (Reid *et al*., 2000; Worm y Myers, 2003), las cuales pueden conducir incluso a efectos cascada (Frank *et al*., 2005; Halpern *et al*., 2006; Mumby *et al*., 2006).

Los ecosistemas costeros proporcionan unas 11.000 Mt C a^{-1} (Wollast, 1998) y sostienen tres cuartas partes de las pesquerías mundiales (Pauly y Christensen, 1995). La producción primaria es la base de la cadena trófica de un ecosistema e influye en la supervivencia larvaria, y, por ende, en el reclutamiento de nuevos individuos a los *stocks*. Los cambios, a veces de forma abrupta, que naturalmente ocurren modifican el funcionamiento y estructura de los ecosistemas. Estas variaciones suelen ser no lineales, y a veces son difíciles de detectar (Ciannelli *et al*., 2004). Afectan tanto de forma directa a través de la fisiología, metabolismo o

procesos reproductivos, como de forma indirecta a través de numerosos componentes del propio ecosistema, relaciones tróficas, enfermedades, interacciones entre las poblaciones, etc. (Cury y Shannon, 2004; Hsieh *et al*., 2005). Conocer la influencia natural del ambiente sobre los recursos se presenta como una tarea fundamental en el contexto de alteración del clima que la especie humana está induciendo y que tiene gran impacto tanto en el medio marino como el terrestre (Walther *et al*., 2002; Stenseth *et al*., 2004). La constatación del efecto antropogénico sobre el océano es indiscutible (Feely *et al*., 2004; Sabine *et al*., 2004; Meehl *et al*., 2005), y su acción sobre las primeras etapas de las cadenas tróficas son ya perceptibles (Beaugrand y Reid, 2003; Atkinson *et al*., 2004; Edwards y Richardson, 2004; Richardson y Schoeman, 2004; Schmittner, 2005). Sin embargo, aunque múltiples, los mecanismos subyacentes al efecto sobre las pesquerías no están, todavía, del todo claros (Roessig *et al*., 2004), si bien se empiezan a detectar pequeños cambios como las alteraciones en la distribución de determinadas especies de peces (Perry *et al*., 2005).

1.4. Los cefalópodos

Si la comprensión de las variaciones ambientales sobre las poblaciones de peces aumenta día a día, en los cefalópodos es un campo incipiente, más aún si consideramos una especie bentónica, como es el caso de esta memoria, y el tema se aborda desde un punto de vista multidisciplinar. Sin embargo, los cefalópodos son un grupo de animales que por sus características –ciclos de vida cortos, crecimiento rápido y ecológicamente oportunistas– son susceptibles a cualquier cambio ambiental, por lo que se podrían considerar como modelos para tratar de entender dichas relaciones. No obstante, la información es reducida y, de forma general, podemos decir que se circunscribe a grandes áreas donde habitan especies pelágicas ligadas a grandes sistemas de corrientes, sobre todo en el margen oeste de los océanos y zonas de afloramiento costero. Tradicionalmente, estos estudios han tratado de resolver patrones de reclutamiento y variaciones en las capturas con el

fin de asignar cuotas para estos grandes stocks, principalmente en aguas japonesas y alrededor de las islas Malvinas (Bostanci, 2002). Aunque más tardío, el estudio de fases larvarias también está circunscrito a estas mismas áreas y especies. Sin embargo, el interés sobre este campo aumenta paulatinamente asociado a especies de interés para la acuicultura.

Por lo tanto, este trabajo pretende ahondar en las materias anteriormente expuestas y en un sentido cronológico desde la reproducción a la pesquería, siempre con el ambiente como factor determinante en el ciclo de vida de la especie. El autor de esta memoria toma los factores ambientales como materia de trabajo. Esto no significa, sin embargo, que dé mayor importancia a una de las dos partes presentes en el debate puramente científico anteriormente expuesto, aunque a veces utilizado torticeramente por sectores implicados e interesados en mantener el *statu quo*; discusiones como la señalada podrían recordar al inagotable debate entre naturaleza vs. crianza. La intención subyacente del autor, pareciéndole ésta una controversia estéril pues no es menos importante el efecto del ambiente que el de la sobrepesca, es que ambos puntos de vista se complementen, como ya han señalado otros autores (por ej., Hjermann *et al*., 2004; Pomeroy, 2004; Worm *et al*., 2005).

Octopus vulgaris es una de las especies más estudiadas dentro del conjunto de los cefalópodos, ya sea desde enfoques biológicos, fisiológicos, bioquímicos o pesqueros. No obstante, a pesar de la importancia socioeconómica de esta especie en la costa gallega los estudios son inexistentes. Este trabajo pretende llenar parte de ese hueco.

Previa descripción del contexto ecológico en términos de las condiciones atmosférico–oceánicas que imperan en el área de estudio y que da sentido al conjunto del trabajo (capítulo 2), se ha optado por un orden cronológico que comienza por describir el ciclo reproductor de la especie en aguas gallegas y todos los parámetros que lo definen, como maduración, talla de primera madurez, época de puesta, fecundidad potencial, condición, etc., bajo la hipótesis de que esta especie se ha acoplado al ciclo estacional de afloramiento costero característico de esta área (capítulo 3).

El siguiente paso aborda el estudio de la fase larvaria (capítulo 4). Se determinará la época de eclosión y distribución de las larvas en torno al caladero de las islas Cíes. Cómo se acoplan con el ciclo estacional del afloramiento y qué factores físico–químicos a corta escala determinan su abundancia así como sus migraciones verticales y horizontales.

Por último está la pesquería, que se divide en dos capítulos: el capítulo 5, donde, con afán porque todos los sectores implicados tomen parte, se describe un modelo de estimación de capturas basado en datos proporcionados por profesionales del sector extractivo que utilizan la nasa como método de pesca. Asimismo, se comprueba la fiabilidad del modelo comparando los resultados obtenidos con datos procedentes de fuentes oficiales. Ésto, junto con lo descrito en los capítulos anteriores, nos permite sentar las bases teóricas para abordar el capítulo 6, donde se describen los efectos del clima local sobre las capturas de origen artesanal procedentes de fuentes oficiales.

Al final se presentan las conclusiones, la bibliografía consultada y los anexos complementarios.

CAPÍTULO 2: OCEANOGRAFÍA DE LAS COSTAS GALLEGAS

La inclusión de este capítulo es fundamental para tener presente, ya desde el comienzo de esta memoria, el ecosistema en el que habita la especie objeto de este estudio y ante la posibilidad de ser reiterativo en el resto de sus capítulos. Las condiciones oceanográficas que gobiernan esta área, y que planean sobre el conjunto de este trabajo, son bien conocidas y han sido ampliamente descritas en un buen número de publicaciones y tesis doctorales (ver revisiones de Arístegui *et al*., 2006; Varela *et al*., 2005 y Álvarez–Salgado *et al*., 2006a). Por lo tanto, se tratarán aquí haciendo hincapié en los puntos que sean de mayor importancia para la comprensión de esta memoria.

Las áreas de afloramiento costero son las más productivas del planeta, contribuyendo con una producción primaria de 640 g C m^{-2} a^{-1} (Walsh, 1988). El afloramiento costero es consecuencia del efecto de Coriolis; cuando vientos de componente norte soplan paralelos a una costa orientada meridionalmente, como la de las Rías Bajas, arrastran la capa superficial de agua en dirección hacia la derecha con un ángulo de 45º respecto a la dirección del propio viento en el hemisferio norte. Este desplazamiento se debe a la conjunción del arrastre del viento, la fuerza inercial de Coriolis y la viscosidad de la capa de agua inferior. A su vez, la capa de agua superficial arrastra por viscosidad a la capa inmediatamente inferior, con menos celeridad y más desviada hacia la derecha. Y así sucesivamente, hasta la capa donde la celeridad es prácticamente nula, conformando lo que se denomina capa –o espiral– de Ekman (Fig. 2.1). El transporte integrado de agua en esta capa se denomina transporte de Ekman y es perpendicular a la dirección del viento. El transporte de Ekman se puede estimar usando el método de Bakun (1973) adaptado por Lavín *et al*. (1991):

$$-Qx = -\frac{\rho_{aire} \times C_D \times |W| \times Wy}{\rho_{agua} \times f} \qquad (2.1)$$

donde ρ_{aire} = 1,22 kg m^{-3} a 15 ºC, ρ_{agua} = 1.025 kg m^{-3}, C_D = coeficiente de rozamiento ($1{,}4 \times 10^{-3}$), f = factor de Coriolis para la latitud 43º N ($9{,}946 \times 10^{-5}$ s^{-1}) y $|W|$ y Wy son el módulo y la componente norte del viento.

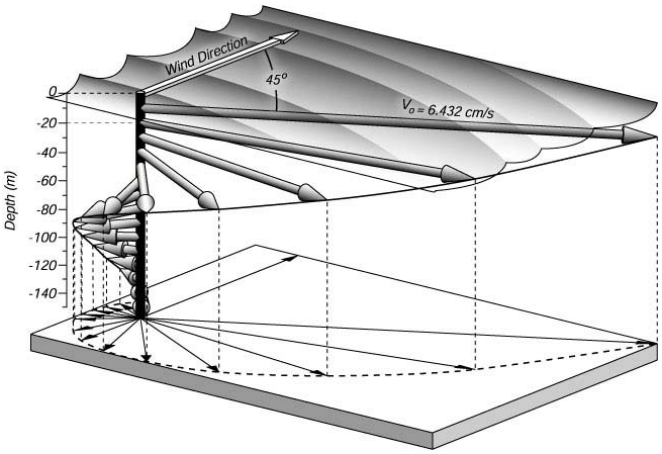


Fig. 2.1 Esquema de la espiral de Ekman en función de la profundidad y la dirección del viento. Corriente generada por un viento de 10 m s^{-1} a 35º N. Tomada de www.oceanworld.tamu.edu/

Por tanto el transporte de Ekman depende de la latitud y de la velocidad y dirección del viento que sopla sobre la superficie del mar. La deflexión de la capa de Ekman hacia mar abierto crea una divergencia en la costa y la consiguiente elevación –afloramiento– de agua subsuperficial oceánica, que compensa el agua evacuada hacia el océano. Cuando el viento sopla del sur arrastra la capa superficial hacia el norte y la capa de Ekman se deflecta hacia la costa, favoreciendo el hundimiento de las aguas superficiales costeras (Fig. 2.2).

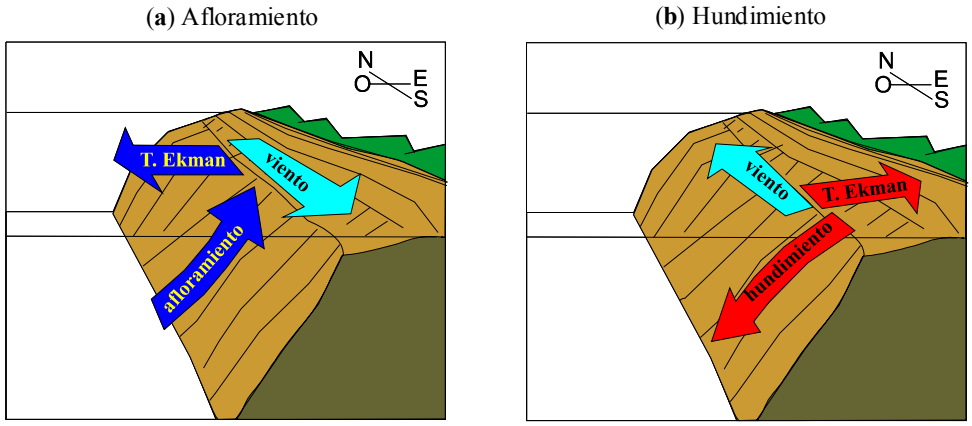


Fig. 2.2 Representación de dos situaciones características generadas por el viento del norte dando lugar al afloramiento (a), o al hundimiento cuando sopla del sur (b) en el borde oriental de los océanos en el hemisferio norte. Tomada de Álvarez–Salgado y Fraga (2006).

2.1. El ciclo estacional del viento costero en las costas gallegas

La costa noroeste de la península Ibérica constituye el límite septentrional del sistema de afloramiento del noroeste de África, asociado al sistema de corrientes de Canarias y Portugal, el cual se extiende desde 10º N hasta 44º N (Fig. 2.3).

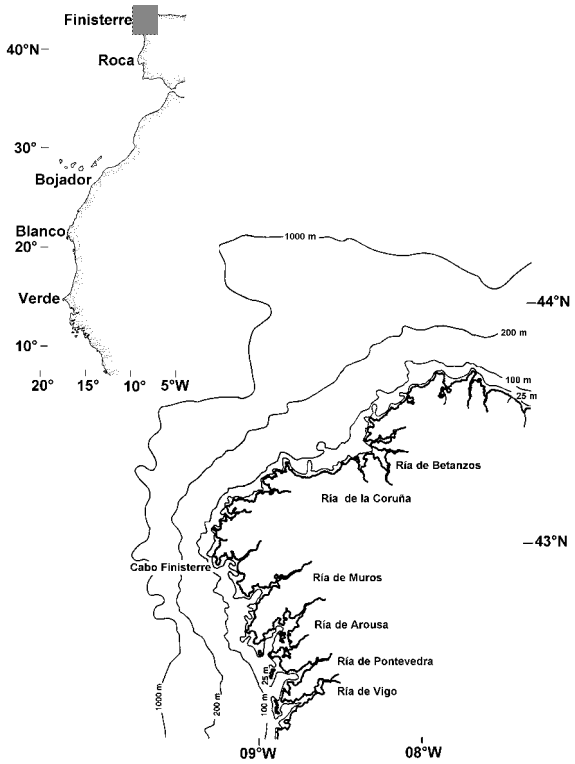


Fig. 2.3 Mapa del borde oriental del océano Atlántico mostrando la zona de afloramiento costero del NO de África y en detalle las costas del NO de la península Ibérica.

La meteorología en esta región está muy condicionada por la evolución estacional del dipolo atmosférico formado por las altas presiones subtropicales (anticiclón de las Azores) y las bajas presiones subpolares (borrasca de Islandia) (Fig. 2.4). De forma general, en primavera–verano el anticiclón de las Azores está bien establecido sobre el centro del Atlántico norte al tiempo que la borrasca de Islandia se debilita. La subida de temperaturas en la península Ibérica ayuda a crear un gradiente de presión atmosférica entre el continente y el anticiclón haciendo que los vientos predominantes sean del norte. Por el contrario, durante el resto del año se refuerza la borrasca de Islandia mientras que el anticiclón de las Azores se

desplaza a su posición más al sur y los vientos del sur se hacen dominantes (Wooster *et al*., 1976). De esta forma, se puede decir que esta área sufre afloramiento desde marzo–abril a septiembre–octubre y hundimiento el resto del año.

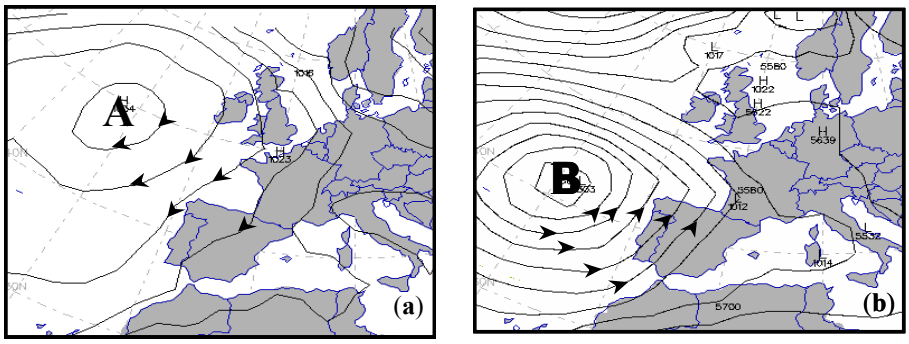


Fig. 2.4 Mapa de la presión atmosférica típica del verano (a) y del invierno (b). El 'A' corresponde al anticiclón de las Azores y el 'B' a la borrasca de Islandia. Tomada de Álvarez–Salgado y Fraga (2006).

El transporte de Ekman medio durante el período de afloramiento en las rías es de unos 270 m^3 s^{-1} km^{-1}, mientras que durante los meses de hundimiento es de –330 m^3 s^{-1} km^{-1} (Álvarez–Salgado *et al*., 2003). No obstante, el ciclo estacional medio del viento sólo explica <15% de la variabilidad total observada en el régimen de vientos (Fig. 2.5a), mientras que hasta un porcentaje superior al 70% de esa variabilidad se concentra en períodos inferiores a 30 días (Álvarez–Salgado *et al*., 2003). Ello da lugar a una sucesión de episodios de afloramiento o hundimiento, así como a períodos intermedios de preparación y relajación, que completan ciclos cuya periodicidad varía entre 10 y 20 días (Álvarez–Salgado *et al*., 1993) (Fig. 2.5b). Esta alta frecuencia en los ciclos provoca complejas variaciones hidrográficas y de circulación tanto en la plataforma como en las rías.

La interacción con la topografía puede dar lugar a estructuras complejas como el centro de afloramiento del cabo Finisterre (Castro *et al*., 2000) o el filamento de afloramiento de las Rías Bajas (Joint *et al*., 2001) (Fig. 2.6).

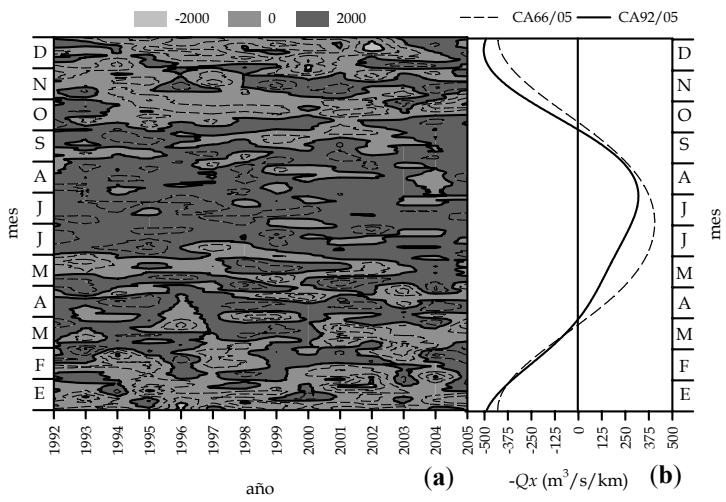


Fig. 2.5 Variabilidad interanual de la media móvil mensual de la componente este–oeste del transporte de Ekman desde 1992 a 2005 (a). Ciclo estacional medio para los períodos 1992–2005 y 1966–2005 (b).

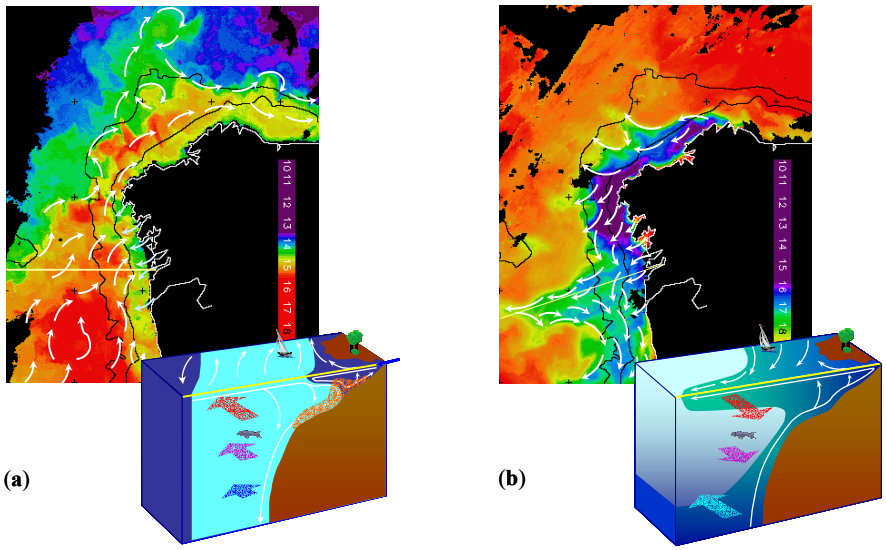


Fig. 2.6 Imágenes de satélite que muestran la temperatura superficial del agua y los patrones de circulación costera típicos del otoño–invierno (a) y de la primavera–verano (b). Tomada de Álvarez–Salgado *et al*. (2006a).

Además de una alta variabilidad intranual existe una elevada variabilidad interanual del ciclo estacional de afloramiento o hundimiento. El clima del

Atlántico norte es muy variable (Marshall *et al*., 2001) y responsable de los cambios decadales que se dan en las características termohalinas de las masas de agua atlánticas (Pérez *et al*., 1995; 2000a), así como en todo el sistema de afloramiento del nordeste Atlántico (Santos *et al*., 2005). Esta variabilidad hidroclimática puede cuantificarse a partir de diferencias en las variables atmosféricas. En el caso del Atlántico Norte el índice de la Oscilación del Atlántico Norte, NAO, es el más representativo. Se construye a partir de la diferencia mensual normalizada entre las presiones atmosféricas a nivel del mar entre Lisboa y Stykkishólmur/Reykiavik. Este índice muestra una cierta periodicidad decadal, observándose que la media de los meses invernales (diciembre–marzo) se relaciona con la variabilidad hidroclimática anual en cuanto a viento, precipitación y temperatura sobre Europa Occidental y América del Norte se refiere. En el sur de Europa, caso de Galicia, cuando el índice NAO invernal es alto (fase positiva) los inviernos son fríos y con menos precipitación de la normal. Con NAO baja, los vientos del oeste se intensifican, los inviernos son más templados y se corresponden con años donde la precipitación es superior a la normal (Hurrell *et al*., 2003). Asimismo, los cambios interanuales observados en el afloramiento gallego (Fig. 2.5a) se relacionan con la variación del largo término del índice NAO (Álvarez–Salgado *et al*., 2003; Pérez *et al*., 2000a) (Fig. 2.7). La Fig. 2.8 muestra todos los cambios que tienen lugar bajo condiciones de NAO positiva y negativa.

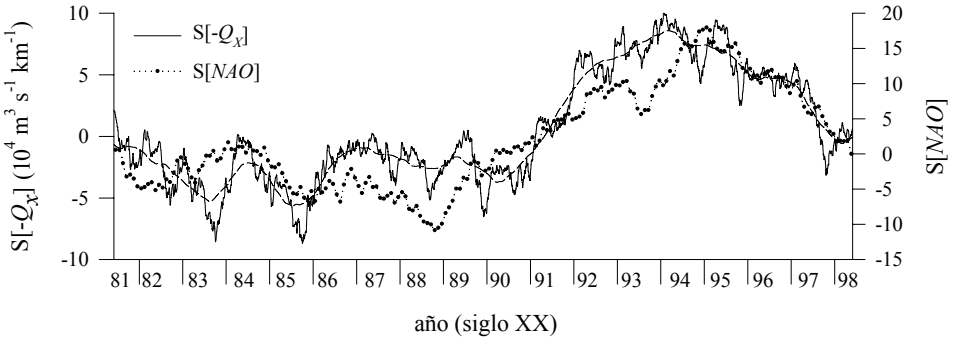


Fig. 2.7 Relación entre el índice de afloramiento ($-Q_X$) y la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) a lo largo del período 1981–1998. Adaptado de Álvarez–Salgado *et al*. (2003).

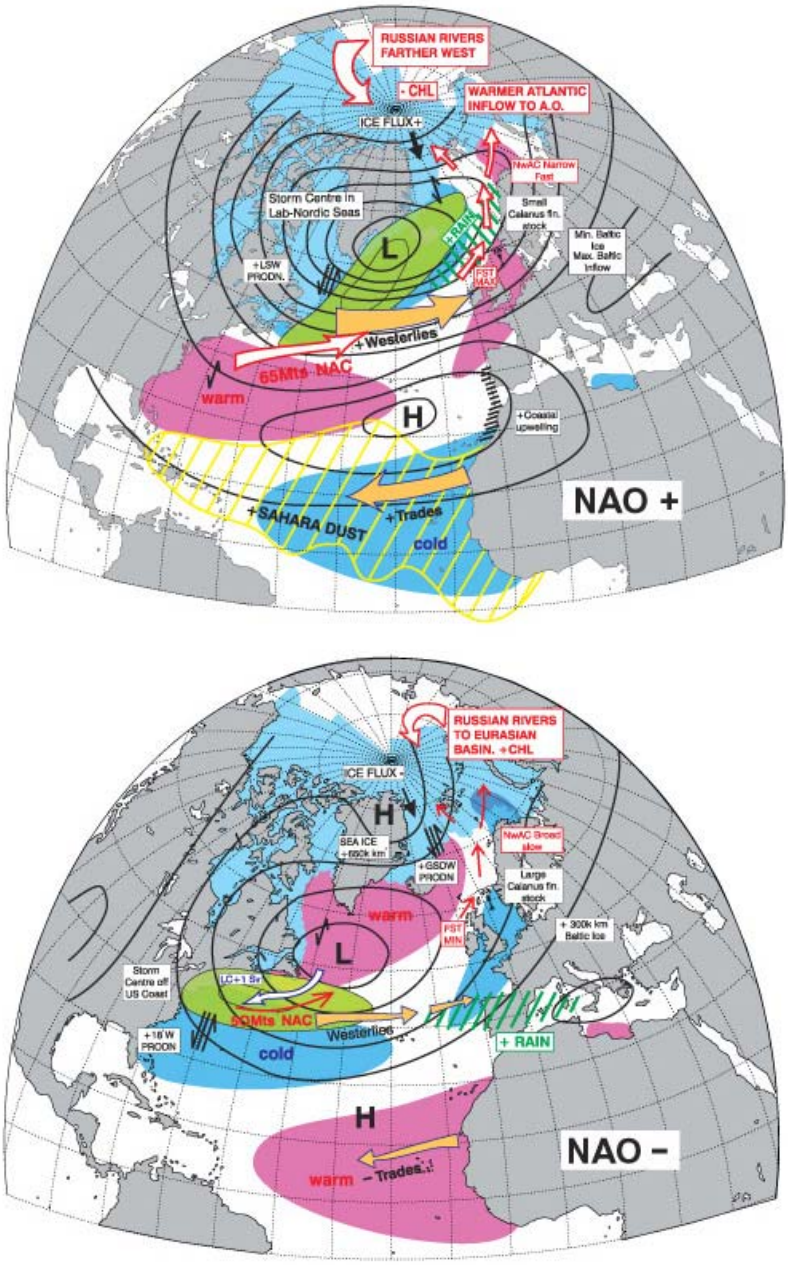


Fig. 2.8 Esquema del sector Atlántico–Ártico bajo condiciones de NAO positiva y NAO negativa. La 'L' corresponde a la borrasca de Islandia, y la 'H' al anticiclón de las Azores; si interesasen, el resto de abreviaturas y símbolos pueden consultarse en Stenseth *et al.* (2004), págs. 18 y 19. Tomada de www.clivar.org por cortesía de CEFAS, UK.

2.2. Masas de agua que afloran en las costas gallegas

La circulación superficial en la cuenca Ibérica se caracteriza por un flujo débil hacia el sur, conocido como corriente Ibérica (CI) o de Portugal (CP), que transporta aguas subpolares frías, poco salinas y ricas en sales nutrientes (Peliz *et al*., 2005; Arístegui *et al*., 2006). Al este de 10º 30' O, considerado el límite oriental de esta corriente (Mazé *et al*., 1997), y al norte de los 40º N, fluye una corriente hacia el polo que transporta aguas subtropicales cálidas, saladas y pobres en sales nutrientes a lo largo del talud atlántico y cantábrico. Durante la época de afloramiento, los vientos de componente norte producen una corriente superficial hacia el suroeste sobre la plataforma continental, mientras que el flujo de agua hacia el polo se desplaza hacia el océano o aparece como una contracorriente subsuperficial (Torres *et al*., 2003; Peliz *et al*., 2005). En los meses de hundimiento, el flujo hacia el polo se hace superficial en respuesta a los vientos del sur predominantes, denominándose Corriente Ibérica hacia el Polo, CIP (Peliz *et al*., 2003) o Contra corriente Costera de Portugal, CCP (Álvarez–Salgado *et al*., 2003) (Fig. 2.9).

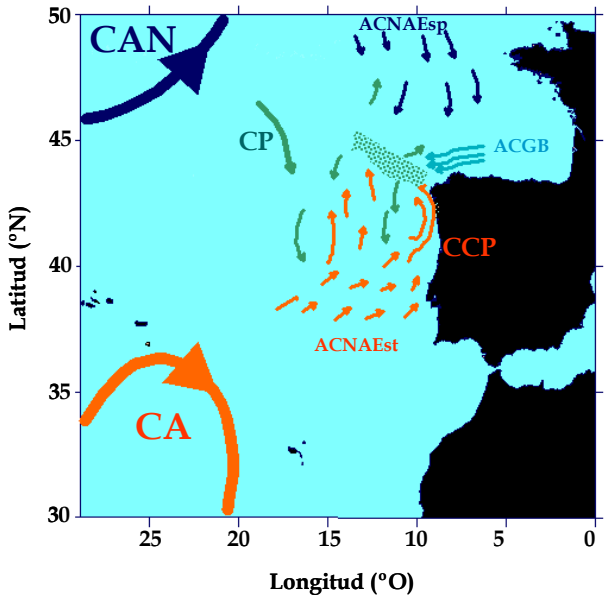


Fig. 2.9 Circulación del ACNAE en la cuenca Ibérica definida por la Corriente de Atlántico Norte (CAN) y la Corriente de las Azores (CA). Otras corrientes presentes en la zona son la Corriente de Portugal (CP), que desplaza hacia el sur el $ACNAE_{sp}$, y la Contra corriente Costera de Portugal (CCP), que desplaza hacia el norte el $ACNAE_{st}$. Tomada de Álvarez–Salgado y Fraga (2006).

El agua que ocupa las rías y la plataforma adyacente es Agua Central del Nordeste Atlántico (ACNAE), modificada en la capa superficial por el intercambio atmósfera–océano y la escorrentía. En esta área se observan dos ramas del ACNAE: una menos densa, más cálida y salina, de origen subtropical ($ACNAE_{st}$), formada al sur de los 40º N en capas de mezcla invernal de <150 m y que fluye hacia el norte transportada por la CIP. Y otra más fría y menos salina, de origen subpolar ($ACNAE_{sp}$), formada al norte de 45º N en capas de mezcla invernal de >400 m y que fluye hacia el sur transportada por la CI (Ríos *et al*., 1992). El ACNAE se caracteriza por una relación casi lineal entre salinidad y temperatura, variando entre 35,6 a 36 y desde 11 a 15º C, respectivamente. Los perfiles de salinidad se caracterizan por un máximo subsuperficial entre 50–100 m de profundidad, el cual alcanza la superficie durante el período de mezcla invernal, y un mínimo profundo a 450–500 m. Por otra parte, la isoterma de 13º C separa la rama cálida subtropical de la rama fría subpolar del ACNAE (Fig. 2.10a). Asimismo, existe una relación lineal inversa entre temperatura y nutrientes, de forma que las frías aguas subpolares son más ricas en nutrientes que las cálidas aguas subtropicales (Fig. 2.10b).

Tanto el $ACNAE_{st}$ como el $ACNAE_{sp}$ pueden aflorar en la plataforma e interior de las rías. En esta área se observa un frente subsuperficial entre las aguas $ACNAE_{st}$ y $ACNAE_{sp}$ que migra estacionalmente desde latitudes al sur del 42º N en abril–mayo hacia el norte del 43º N en septiembre–octubre. Además, durante los intensos pulsos de afloramiento de julio–agosto penetran aguas frías, por debajo de 13º, en las rías, lo cual indica que el $ACNAE_{sp}$, que se encuentra por debajo del $ACNAE_{st}$, entra en el sistema (ver revisiones de Álvarez–Salgado *et al*., 2006a; Varela *et al*., 2005).

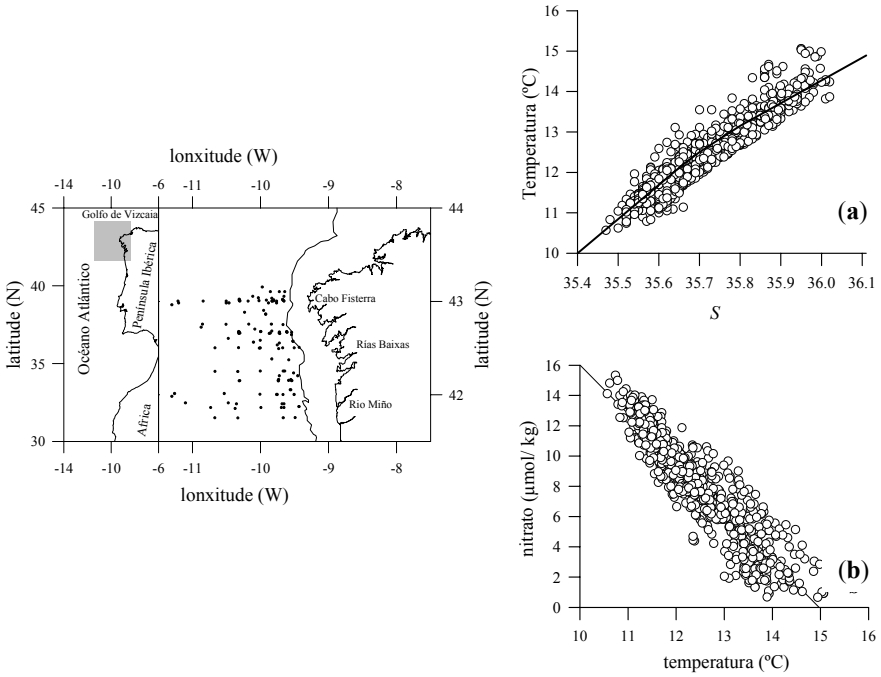


Fig. 2.10 Características termohalinas y químicas del ACNAE durante numerosos muestreos en el NO de la península Ibérica. Relación entre la temperatura y la salinidad (a); y el nitrato y la temperatura (b). Tomada de Álvarez–Salgado *et al*. (2002).

2.3. Hidrografía de las rías gallegas

La estructura espacial de los patrones de viento en la costa occidental de Galicia permite dividir esta región en tres subdominios –mar abierto, plataforma y rías– con diferentes características causadas por la presencia de masa terrestre (Herrera *et al*., 2005), y genera los mayores efectos relacionados con el afloramiento (Torres *et al*., 2003). Los ciclos de vientos persistentes en esta región gobiernan el intercambio de materiales entre la costa y el océano, y la circulación residual de las rías, determinando la evolución temporal de las propiedades termohalinas (Nogueira *et al*., 1997). La temperatura superficial sigue un ciclo estacional, con mínimos en febrero y máximos en julio, íntimamente relacionando con la temperatura del aire. Mientras, la temperatura de fondo muestra valores mínimos en verano y máximos en invierno relacionado con la dirección e intensidad del viento

que sopla en la plataforma (Fig. 2.11a). Asimismo, la salinidad superficial también sigue un ciclo estacional, con mínimos en enero y máximos en agosto, relacionado con el caudal de las aguas continentales (Fig. 2.11b). Mientras, la salinidad de fondo también es mínima en enero, por la mezcla con el agua superficial, y máxima en agosto debido a la dominancia de los vientos de componente norte que van trayendo ACNAE cada vez más salada según avanza la estación de afloramiento (Álvarez–Salgado *et al*., 1993).

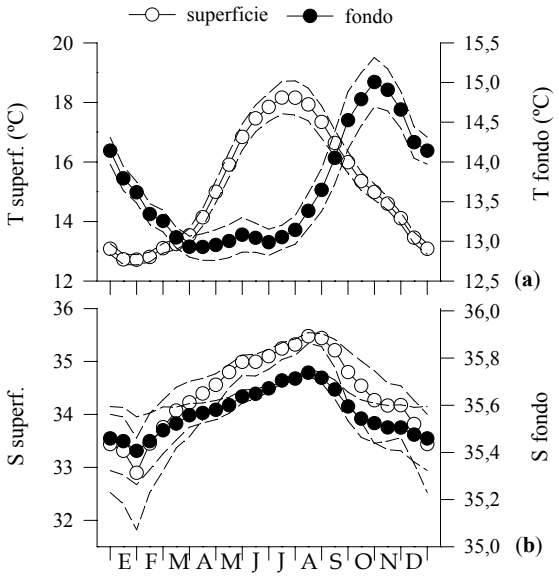


Fig. 2.11 Valores medios quincenales de la temperatura (a) y salinidad (b) en superficie y fondo en el segmento central de la ría de Vigo de 1987 a 1996. Tomada de Nogueira *et al*. (1997).

Por otra parte, el ciclo de viento también determina la evolución estacional de las sales nutrientes (nitrito, amonio y nitrato) que muestran una tendencia anual similar tanto en superficie con en fondo. En la superficie, las concentraciones son mínimas en primavera y verano y máximas en otoño e invierno en relación con el ciclo estacional de consumo de nutrientes por el fitoplancton típico de ecosistemas templados. Cabe destacar que los máximos superficiales de amonio, nitrito y nitrato ocurren con un mes de diferencia, debido a que en los procesos de mineralización, el amonio es la primera forma de nitrógeno que se libera en el tiempo oxidándose a

nitrito y éste a nitrato en un proceso conocido como nitrificación (Álvarez–Salgado y Fraga, 2006) (Fig. 2.12). En el fondo, las máximas concentraciones de sales nutrientes ocurren en verano como consecuencia de la entrada de ACNAE en las rías por la dominancia de los vientos del norte en la plataforma, y debido a la mineralización.

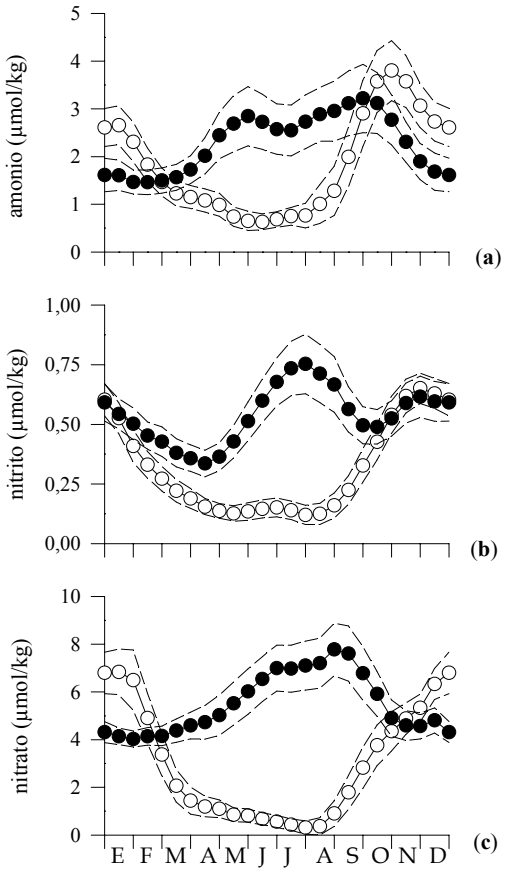


Fig. 2.12 Valores medios quincenales ± D.S. del amonio (NH_4^+) (a), nitrito (NO_2^-) (b) y nitrato (NO_3^-) (c) en superficie (círculos abiertos) y en fondo (círculos cerrados) en el segmento central de la ría de Vigo de 1987 a 1996. Adaptado de Nogueira *et al*. (1997).

El agua aflorada en la costa, procedente de 150–200 m de profundidad, es fría y rica en nutrientes que fertilizarán intermitentemente la plataforma y las rías dando lugar a un ciclo estacional de concentración de clorofila con valores superficiales

mínimos en invierno y máximos en primavera y otoño. Sin embargo, la concentración en verano es mayor de lo esperado para un ecosistema de latitudes templadas, debido, precisamente, a la entrada de intermitente de sales nutrientes a consecuencia de los episodios de afloramiento (Fig. 2.13). Cabe resaltar que las proliferaciones de primavera y otoño coinciden con los períodos de transición de la época de afloramiento a la de hundimiento y viceversa. Estos períodos de transición se caracterizan por una gran inestabilidad atmosférica, de forma que vientos de componente norte pueden rolar a sur y viceversa en días. Según la dirección del viento dominante (del norte o del sur) se favorece la exportación hacia el océano o la acumulación en las rías del material biogénico producido por el fitoplancton durante las proliferaciones primaverales y otoñales (Álvarez–Salgado y Fraga, 2006). Esta situación permite alcanzar valores medios de producción nueva (producción a partir de nutrientes aflorados) de 0,5 g C m^{-2} d^{-1}, pero que variará de forma interanual. El 83% de dicha variabilidad la explica el propio transporte de Ekman (Álvarez–Salgado *et al*., 2002). Usando la ría de Arosa como modelo, Pérez *et al*. (2000b) concluyeron que el 70% de la variabilidad a corta escala temporal (3–4 días) que existe en la producción neta media del ecosistema (producción primaria menos respiración) durante la estación de afloramiento se explica en función de tres factores físicos: el transporte de Ekman, el intercambio de calor con la atmósfera y la estabilidad de la columna de agua.

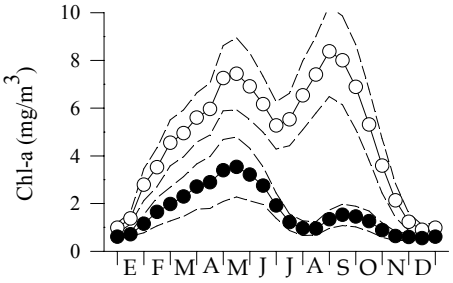


Fig. 2.13 Valores medios quincenales ± D.S. de clorofila en superficie (círculos abiertos) y en fondo (círculos cerrados) en el segmento central de la ría de Vigo de 1987 a 1996. Adaptado de Nogueira *et al*. (1997).

2.4. Dinámica de las rías gallegas

El patrón de circulación de las rías gallegas está determinado por factores tales como el viento local y remoto, las mareas y las variaciones de densidad causadas por los aportes continentales, la precipitación o el intercambio de calor con la atmósfera, además del forzamiento inducido por el propio contorno de la costa y la topografía del fondo. Aunque en términos de energía la marea es una de las principales fuerzas que afectan a las rías, el forzamiento producido por el viento es el elemento más importante en la circulación residual o submareal. Esto significa que, en períodos de minutos a pocas horas, la circulación dominante en la ría es la causada por la marea, mientras que, en períodos mayores, los caudales de entrada y salida de agua debido a la marea tienden a compensarse, dominando entonces la circulación residual. Gilcoto *et al*. (2001) demostraron la dependencia de la circulación del agua en la ría de Vigo con el patrón de vientos de la plataforma, de tal manera que la temperatura en el interior de la ría responde al viento con un retraso de 3 días. En un trabajo más reciente, y con muestreos de menor escala, Piedracoba *et al*. (2005) demostraron que dicha respuesta puede variar entre pocas horas y dos días. Asimismo, estos autores concluyeron que los vientos remotos en la plataforma explican hasta un 65% de la variabilidad de la circulación submareal, mientras que el viento local no contribuye a la dinámica submareal de las rías. La contribución de los otros factores es proporcionalmente mucho menor que la debida al viento.

Lo habitual en las rías es que se establezca una circulación en dos capas, una corriente superficial y otra de fondo, separadas por su diferente densidad. Excepto en el período de inversión térmica (noviembre a febrero, Fig. 2.11a) cuando la temperatura superficial es menor que la de fondo, la densidad en la capa superior es menor, debido a los aportes de agua dulce y el calentamiento, mientras que la capa inferior tiene una densidad más elevada debido a la mayor salinidad y menor temperatura del agua oceánica que se introduce en la ría. Cuando el agua oceánica penetra por la capa inferior y el agua de menor densidad circula por la capa

superior hacia la plataforma se habla de circulación residual positiva, mientras que en ciertos casos, a consecuencia de un cambio en la dirección de los vientos dominantes, este esquema se invierte dando lugar a una circulación residual negativa. La circulación positiva se produce habitualmente debido a las diferencias de densidad entre las aguas continentales y oceánicas, pero se ve reforzada cuando el viento norte sopla en la plataforma, retirando agua de la costa en virtud del transporte de Ekman (Fig. 2.14a). La circulación negativa se genera únicamente como consecuencia de un viento proveniente del sur que produce un efecto inverso, apilando agua sobre la costa e invirtiendo el patrón habitual de circulación (Fig. 2.14b).

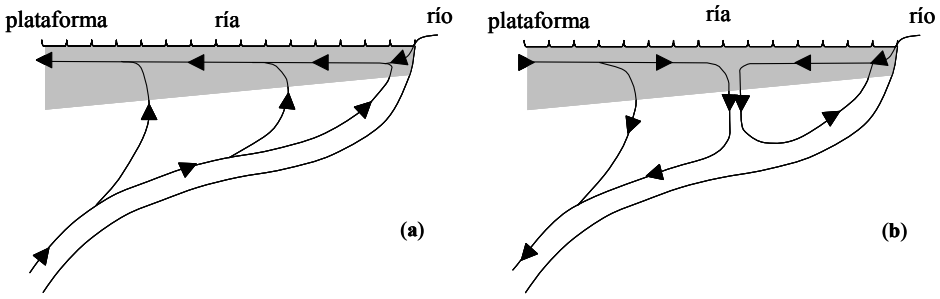


Fig. 2.14 Esquema de circulación típica de las rías gallegas, en respuesta al viento en plataforma del nordeste (a) y del sudoeste (b).

La reciente utilización de modelos numéricos ha permitido estudiar la circulación residual, resolviendo patrones de circulación en la ría de Vigo. En el caso de una situación de afloramiento, el agua más fría y salada penetra en la ría de Vigo por su parte inferior, saliendo por la superficie aguas más cálidas y progresivamente más saladas a medida que nos alejamos del aporte del río. Para una situación de hundimiento por vientos del sur, se produce la situación inversa: una entrada de agua por la capa superior, con velocidades mayores en la salida de la ría, y una salida de agua en una capa inferior que se extiende en una mayor proporción de la columna de agua. Este patrón típico de circulación en dos dimensiones se solapa en la parte externa de la ría con una circulación lateral, resultando en una dinámica de tres dimensiones inducida por la interacción entre el viento y la topografía de la ría. De tal manera que cuando se produce el

afloramiento (hundimiento) la corriente costera se desplaza hacia el sur (norte) pudiendo penetrar en la ría, cruzándola de norte (sur) a sur (norte) (Souto *et al*., 2003) (Fig. 2.15).

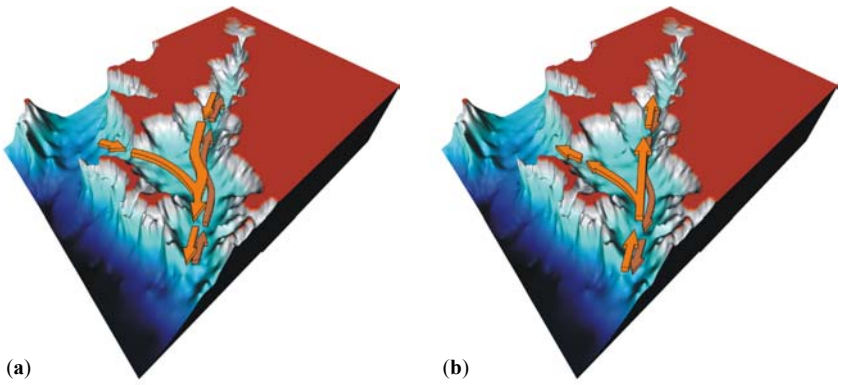


Fig. 2.15 Circulación del agua en la parte externa de la ría de Vigo en situaciones de afloramiento (a) y hundimiento (b). Tomada de Gilcoto (2004).

2.5. Efectos sobre diferentes niveles tróficos

Todo este escenario ejerce una influencia sobre diferentes componentes de este ecosistema, como ocurre en otros sistemas de afloramiento costero donde el viento desplaza sus efectos a lo largo de toda la cadena trófica (Croll *et al*., 2005). Así, las diferentes condiciones hidrográficas prevalecientes en esta área modifican la composición del fitoplancton, la fotosíntesis y la producción primaria (Tilstone *et al*., 2003; Lorenzo *et al*., 2005). El afloramiento se relaciona con la dinámica de la comunidad microplanctónica (Moncoiffé *et al*., 2000) y con la distribución horizontal del zooplancton (Valdés *et al*., 1990), así como también con la dinámica de distribución de larvas tanto de invertebrados (Fusté y Gili; 1991; Rocha *et al*., 1999) como de vertebrados (Riveiro *et al*., 2004). En niveles más altos de la pirámide trófica, el afloramiento determina la 'calidad' del mejillón cultivado en el interior de las rías (Blanton *et al*., 1987; Figueiras *et al*., 2002) y, asociado a otras variables modula el reclutamiento y la pesquería de especies pelágicas como la sardina, *Sardina pilchardus*, (Guisande *et al*., 2000; Guisande *et al*., 2004).

Capítulo 3: Ciclo Reproductivo

3.1. Introducción

El pulpo común, *Octopus vulgaris*, es una especie cuyos límites biogeográficos no están suficientemente definidos. Durante muchos años se pensó que estaba ampliamente distribuida por aguas templadas, tropicales y subtropicales de todos los océanos, algo que fue puesto en duda por Guerra (1982) y Mangold (1998). Algunos autores asumieron una suerte de "complejo de especies de *O. vulgaris*" (Norman, 2000), englobando un grupo de octópodos muy similares de aguas tropicales y templadas por todo el mundo y tratadas generalmente como *O. vulgaris*. Sin embargo, las relaciones entre estos octópodos están por determinar. La utilización de técnicas genéticas ha permitido separar especies crípticas, como en las zonas litorales de Chile y Perú, donde la especie allí considerada como *O. vulgaris*, es realmente *Octopus mimus* Gould 1852 (Guerra *et al*., 1999; Söller *et al*., 2000); y datos genéticos más recientes han permitido mostrar que *O. vulgaris* está presente, no sólo en aguas del Mediterráneo y el Atlántico este y oeste, sino también, en aguas de Taiwán y Japón en el Pacífico noroeste (Warnke *et al*., 2004). En cualquier caso, el pulpo común es una de las especies de cefalópodos de mayor interés comercial a nivel mundial –de esta especie se capturaron en 2003 unas 46.000 t de las cuales unas 13.000 t pertenecieron a España[3]–, y a su vez posee un gran potencial para el cultivo[4], siendo, también, una de las más intensamente estudiadas, tanto en multitud de regiones como desde múltiples puntos de vista (ver las revisiones de Mangold, 1983; Gonçalves, 1993 y Vaz–Pires *et al*., 2004). Así, muchos trabajos relativamente recientes han aportado abundante información sobre su biología (Quetglas *et al*., 1998; Domain *et al*., 2000; Hernández–García *et al*., 2002; Sakaguchi *et al*., 2003; Silva *et al*., 2002; Smith y Griffiths, 2002; Oosthuizen y Smale, 2003; Rodríguez–Rúa *et al*., 2005; Katsanevakis y

[3] Estos datos se refieren a lo que clasifica FAO como *Octopus vulgaris*. En dicho apartado no aparecen países como Japón u otros donde se distribuye la especie y que se colocan en el apartado de pulpos en general (*Octopodidae*), por lo tanto los datos pueden ser incluso superiores (FAO, 2005).

[4] El cultivo integral de pulpo a nivel industrial es, de momento, inviable debido a la alta mortalidad larvaria, verdadero cuello de botella en esta especie (Iglesias *et al*., 2004). No obstante, sí tienen éxito los procesos de engorde a partir de juveniles, procedentes de la pesquería, en jaulas o bateas (Chapela *et al*., 2006; Rodríguez *et al*., 2006).

Verriopoulos, 2006), ecología (Faure *et al*., 2000; Sobrino *et al*., 2002), o pesquerías (Hernández–García *et al*., 1998; Quetglas *et al*., 1998; Belcari *et al*., 2002; Tsangridis *et al*., 2002). Sin embargo, a pesar de su importancia, hasta la fecha no se ha abordado ningún estudio elemental de su biología o ecología en aguas gallegas.

Como consecuencia de toda la investigación realizada, la biología básica de esta especie es bien conocida, comprendiendo principalmente: i) la presencia de un estado larvario planctónico; ii) maduración anual de los machos; iii) maduración estacional de las hembras a un tamaño mayor que el de los machos; iv) un ciclo de vida corto de no más de ~2 años; v) es una especie semélpara, con ovulación sincrónica y freza simultánea terminal que puede acontecer durante todo el año o en uno o dos picos estacionales; y vi) un rápido crecimiento (Guerra, 1975; Guerra, 1979; Hatanaka, 1979; Gonçalves, 1993; Sánchez y Obarti, 1993; Quetglas *et al*., 1998; Domain *et al*., 2000; Rocha *et al*., 2001; Caverivière *et al*., 2002; Hernández–García *et al*., 2002; Silva *et al*., 2002; Oosthuizen y Smale, 2003; Semmens *et al*., 2004).

La fuente de energía para la reproducción (i.e. exógena vs. endógena) difiere tanto entre especies como dentro de la misma especie de cefalópodos. Por ejemplo: en especies como *Photololigo* sp. se han encontrado pocas evidencias en lo referente al almacenamiento y transferencia de energía para la reproducción desde la glándula digestiva (Moltschaniwskyj y Semmens, 2000), mientras que en *Nototodarus gouldi* parece que existe transferencia energética desde los tejidos somáticos a los reproductivos, al menos en las hembras maduras (McGrath Steer y Jackson, 2004). En otras especies, como *Sepioteuthis australis*, el nivel de inversión reproductiva puede estar relacionado con la temperatura (Pecl *et al*., 2004). Los primeros trabajos sobre la fisiología reproductiva de *O. vulgaris* sugirieron que la energía para la maduración procedía principalmente de reservas endógenas (O'Dor y Wells, 1978; Tait, 1986). Sin embargo, estudios más recientes señalan la importancia de fuentes exógenas (por ej. la dieta; Rosa *et al*., 2002; 2004).

Usualmente, se sugiere que son los factores ambientales los que ejercen un mayor efecto sobre las poblaciones de cefalópodos dados su ciclo biológico breve y altas tasas de crecimiento, lo cual da lugar a un ciclo de vida muy lábil, aunque las relaciones causales entre dichos factores no se conocen bien (Rodhouse, 2001). Como ya se ha comentado, las aguas gallegas constituyen el límite septentrional del sistema de afloramiento costero del NO de África que sigue un ciclo estacional con épocas de afloramiento (vientos del norte que predominan de marzo–abril a septiembre–octubre), hundimiento (vientos del sur que predominan el resto del año) y episodios de transición (capítulo 2). Datos preliminares sobre la abundancia de larvas sugieren que el pico principal de eclosión de *O. vulgaris* en las aguas gallegas está centrado al final del verano y principios del otoño (González *et al*., 2005), evitando, así, la época más intensamente dispersiva y aconteciendo cuando se encuentran en la columna de agua altas concentraciones de biomasa zooplanctónica (Blanco–Bercial *et al*., 2006). Esto también ocurre con otras especies en esta área, como *Sardina pilchardus* que eclosiona antes de los meses de afloramiento (Riveiro *et al*., 2004). Sin embargo, variaciones en el momento en que ocurre la eclosión o el afloramiento comprometen este proceso dando lugar a cambios en el reclutamiento (Faure *et al*., 2000).

Será objeto de este capítulo de la tesis el estudio del ciclo reproductivo, el período de puesta y la condición de los individuos, así como la inversión reproductiva del pulpo común procedente de la pesquería artesanal gallega, determinando cómo esta especie ha acoplado su ciclo vital al afloramiento costero estacional que caracteriza esta área.

3.2. Material y métodos

3.2.1. Recolección de los datos

Se estudiaron ejemplares de *Octopus vulgaris* procedentes de la pesquería artesanal con nasa de aguas gallegas (Fig. 3.1), recolectados de forma intermitente entre mayo de 2000 y diciembre de 2005 (Tabla 3.1). Para los análisis morfométricos se

utilizó un total de 1418 ejemplares (754 hembras y 664 machos) seleccionados aleatoriamente. Se midieron la longitud total (*LT*), la longitud dorsal del manto (*LDM*), el peso total (*PT*) y el peso eviscerado (*PE*) aproximando hasta 0,5 cm y 0,1 g, respectivamente. Para el estudio detallado de la biología reproductiva se utilizó una submuestra de 975 especímenes (508 hembras y 467 machos) de los que se midieron las siguientes variables: peso del testículo y del ovario (*PTe* y *PO*, respectivamente), peso del saco de Needham (*PSN*), peso del complejo oviductal (*PCO*) y longitud del órgano terminal o pene (*LP*). También se obtuvo el peso de la glándula digestiva (*PGD*). Los pesos de los órganos reproductivos y de la glándula, y las medidas de longitud fueron tomados hasta 0,001 g y 0,1 mm, respectivamente.

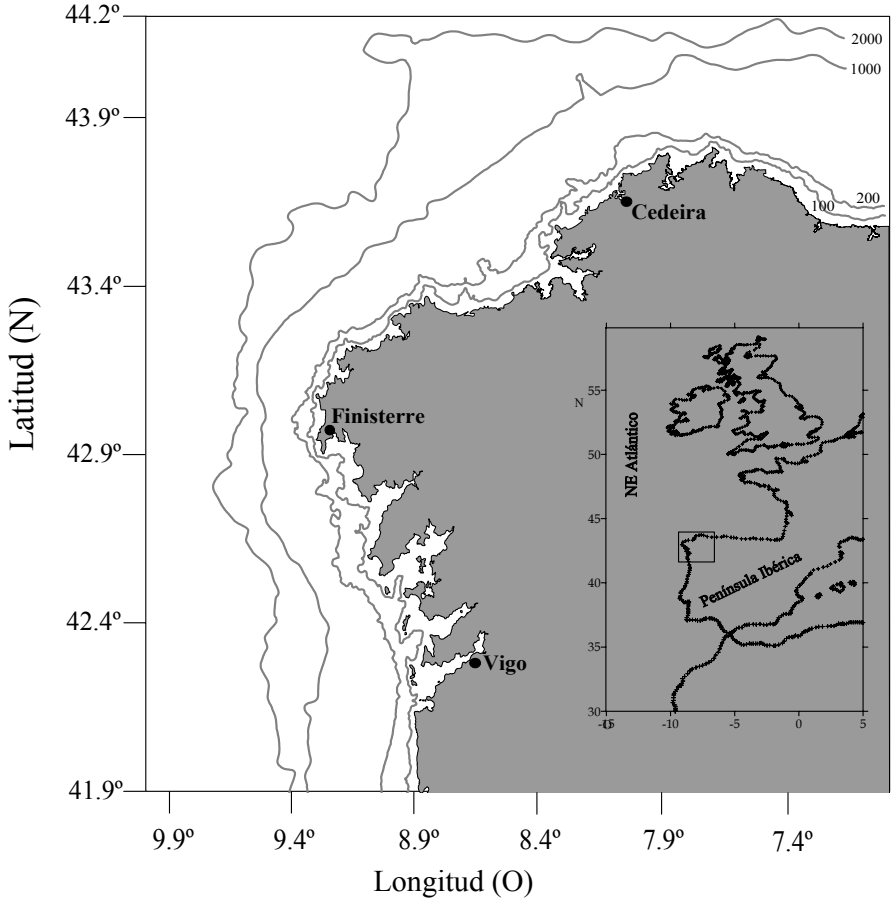


Fig. 3.1 Mapa del área de estudio donde se indican los puertos de donde se obtuvieron las muestras.

La maduración y período de reproducción de la especie se definieron usando una escala de madurez sexual y dos índices. Se usó una escala de cuatro estados (I: inmaduro, II: madurando, III: pre–puesta, con algunos espermatóforos presentes en el saco de Needham, IV: maduro, espermatóforos completamente desarrollados) para machos y cinco estados (I: inmadura, II: madurando, III: pre–puesta, con algunos ovocitos presentes, IV: completamente madura, V: post–puesta) para hembras, de acuerdo con Inejih (2000).

Los índices incluyeron: índice gonadosomático (*IGS*):

$$IGS_m = (PSN / PT - PSN) \times 100 \quad (3.1)$$

$$IGS_h = (PO / PT - PO) \times 100 \quad (3.2)$$

y el índice de Hayashi (*IH*) modificado por Guerra (1975):

$$IH_m = PSN / (PSN + PTe) \quad (3.3)$$

$$IH_h = PCO / (PCO + PO) \quad (3.4)$$

El ciclo reproductivo se definió en base a la frecuencia mensual de cada estado de madurez y las variaciones de la media mensual de ambos índices.

La condición en todos los individuos se evaluó usando el índice de la glándula digestiva (*IGD*) según Cortez *et al*. (1995):

$$IGD = (PGD / PT - PGD) \times 100 \quad (3.5)$$

La fecundidad potencial de los machos fue estimada contando el número de espermatóforos de 312 individuos en estado IV. La longitud media de los espermatóforos se calculó midiendo 25 espermatóforos completamente desarrollados en cada individuo hasta el 0,001 mm más cercano. La fecundidad de las hembras (n = 200) se estimó contando el número de ovocitos en una masa de ovario conocida para luego extrapolarlos a todo el peso del ovario. De cada hembra madura se midieron un total de 25 ovocitos hasta 0,001 mm para estimar la longitud media de los mismos.

Tabla 3.1 Distribución de los meses y del número de individuos muestreados en los tres puertos durante los diferentes años (M, machos; H, hembras).

Año	Meses de muestreo	Nº ind. (M+H)	Puertos
2000	Mayo, Oct	32 + 28	Vigo
2001	Feb, Mayo, Jun, Oct, Nov	250 + 289	Vigo
2003	Abr a Dic	128 + 133	Vigo
2004	En, Feb, Mar, Mayo, Sep, Oct, Nov, Dic	123 + 139	Vigo, Finisterre, Cedeira
2005	En, Feb, Abr, Mayo, Jun, Ag, Sep, Dic	131 + 165	Vigo, Finisterre, Cedeira

3.2.2. Análisis de los datos

Para evaluar la covariación entre pares de variables se usó la correlación de Pearson (*r*) o la de Spearman (*Sr*) cuando los datos no se ajustaban a la normalidad. En los casos en que fue necesario, los datos se transformaron con logaritmos decimales. La proporción de sexos fue calculada anual y estacionalmente, y las desviaciones significativas de la proporción 1:1 se evaluaron usando un test χ^2.

Las relaciones talla–peso para toda la muestra y por sexo fueron ajustadas a la ecuación:

$$PT = \alpha \times LDM^{\beta} \qquad (3.6)$$

La bondad del ajuste se expresó por *r*, usándose el análisis de la covarianza (ANCOVA) para comprobar la homogeneidad de las pendientes entre los sexos después de transformar logarítmicamente los datos originales.

El tamaño de primera madurez ($PT_{50\%}$) fue estimado ajustando la distribución de frecuencias de pesos de la proporción (P_i) de individuos en estado IV agrupados en clases de 250 g al modelo logístico:

$$P_i = 1/1 + \exp\left[-(\alpha + \beta \times LDM_i)\right] \qquad (3.7)$$

donde $PT_{50\%} = -\alpha / \beta$

Las variables se evaluaron entre grupos empleando el test no paramétrico de Kruskal–Wallis para comparaciones múltiples, y el test de Mann–Whitney para comparaciones sucesivas ya que las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas no se cumplieron.

Con objeto de determinar si existía alguna transferencia de energía desde el cuerpo o la glándula digestiva hacia los órganos reproductores durante la maduración sexual, se generaron los residuos estandarizados de las regresiones *PT–PO* y *PGD–PO* para las hembras, y *PT–*(*PTe+PSN*) y *PGD–*(*PTe+PSN*) para los machos, después de una transformación $\log_{10}$. Dichos residuos se compararon usando un análisis de la correlación (McGrath Steer y Jackson, 2004)[5]. Todos los datos fueron tratados con el programa STATISTICA 6.0.

3.3. Resultados

3.3.1. Relaciones talla–peso

Las hembras variaron entre 8 y 30 cm *LDM* y entre 206 y 6303 g *PT*. La *LDM* de los machos varió desde 8,5 a 35 cm y el *PT* desde 136 a 6000 g. Las relaciones talla–peso fueron las siguientes:

Ambos sexos combinados: $PT = 4{,}44\,(\pm 0{,}48) \times LDM^{\,2{,}05\,(\pm 0{,}04)}$ (n = 1418; r = 0,85; $P < 0{,}0001$).

Machos: $PT = 5{,}3\,(\pm 0{,}85) \times LDM^{\,2{,}00\,(\pm 0{,}05)}$ (n = 664; r = 0,84; $P < 0{,}0001$).

Hembras: $PT = 3{,}6\,(\pm 0{,}52) \times LDM^{\,2{,}11\,(\pm 0{,}05)}$ (n = 754; r = 0,87; $P < 0{,}0001$).

El resultado del ANCOVA indicó homogeneidad de las pendientes por sexo ($P > 0{,}05$).

3.3.2. Proporción de sexos

La ratio sexual hembras–machos para todos los años fue 1:0,882. La primavera fue la única estación significativamente distinta de la unidad ($P < 0{,}05$).

[5] Los residuos de una regresión son la diferencia entre el valor observado y el valor predicho por el modelo. Por ejemplo, generando los residuos de las regresiones *PO–PGD* y *PO–PT* obtenemos una medida relativa del peso del ovario independientemente del peso de la glándula digestiva o el peso del cuerpo; comparando ambos residuos, usando una correlación, podemos determinar si hay alguna transferencia energética del cuerpo o glándula digestiva hacia los órganos reproductivos (McGrath Steer y Jackson, 2004).

3.3.3. Maduración y tamaño de primera madurez

Las hembras completamente maduras (estado IV) estuvieron presentes desde diciembre a septiembre con un máximo en los meses primaverales. Los individuos inmaduros y en proceso de maduración se capturaron principalmente en verano y otoño. No se encontraron hembras post–puesta (Fig. 3.2a). Respecto a los machos, los especímenes maduros se capturaron a lo largo de todo el año, con una mayor presencia de ejemplares completamente maduros en los meses de primavera. Los ejemplares inmaduros (estado I) o en estado II aparecieron mayormente en verano (Fig. 3.2b). Los ejemplares maduros más pequeños muestreados fueron de 12 cm *LDM* y 394 g *PT* en las hembras, y 10 cm *LDM* y 323 g *PT* en los machos. El $PT_{50\%}$ obtenido fue de 1788,3 g y de 903,4 g para las hembras y los machos respectivamente (Anexo 1).

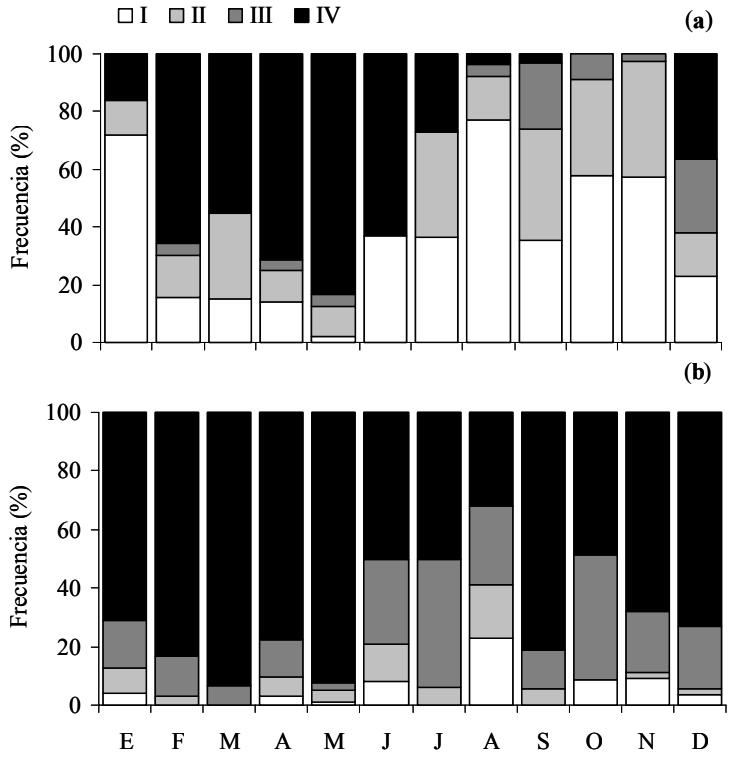


Fig. 3.2 Frecuencia mensual (%) de los estados de madurez en hembras (a) y machos (b).

3.3.4. Época de puesta

El índice gonadosomático (*IGS*) y el de Hayashi (*IH*) mostraron una fuerte correlación negativa en las hembras (Sr = –0.89, n = 507; P < 0,0001) –bajos valores de *IH* corresponden con alta madurez y viceversa. Un fuerte incremento del *IGS* y un descenso del *IH* en las hembras desde abril a julio implica una freza primaveral (Fig. 3.3a). A esto sigue una meseta durante el verano y el otoño, con un incremento del desarrollo al final del invierno. La tendencia estacional de ambos índices fue significativamente mayor (*IGS*) y menor (*IH*) en los meses de primavera (P < 0,05). Respecto a los machos, la actividad reproductora también fue alta en los meses de primavera. Sin embargo, la recuperación del desarrollo fue más breve (Fig. 3.3b). Ambos índices también se correlacionaron significativamente (Sr = 0,657; n = 465; P < 0,0001).

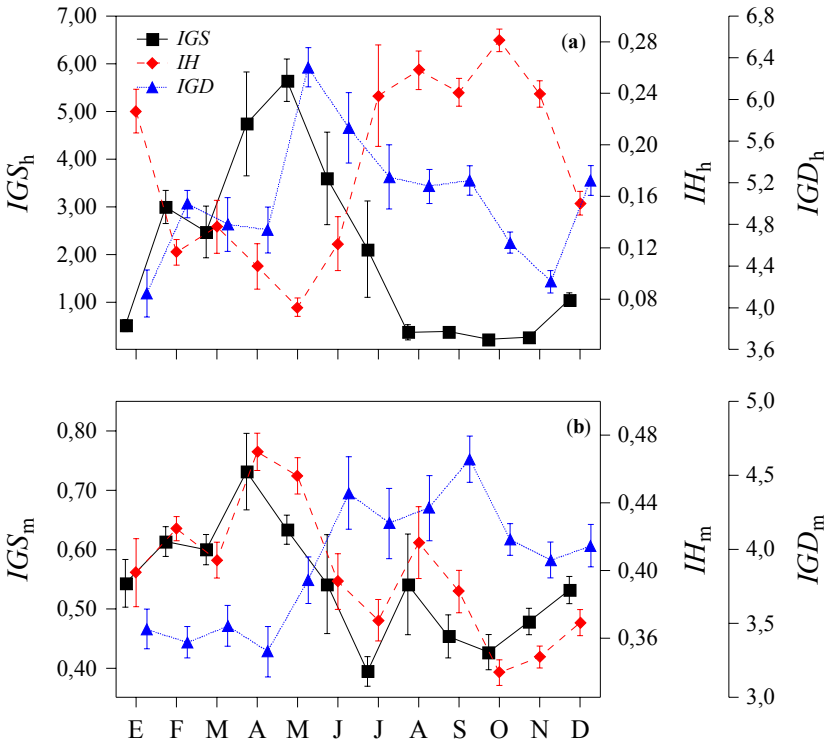


Fig. 3.3 Tendencia mensual de los valores medios (±E.S.) del índice gonadosomático (*IGS*), del índice de Hayashi (*IH*) y del índice de la glándula digestiva (*IGD*) en las hembras (a) y en los machos (b).

3.3.5. Fecundidad potencial

La fecundidad potencial en las hembras varió desde 12.861 a 634.445 (221.447 ±116.031) ovocitos. Su longitud media fue de 3,0 ±0,8 mm, variando entre 1,54 y 5 mm. El número de espermatóforos completamente desarrollados varió desde 39 a 633 (182 ±88), con una longitud media de 48,8 ±10,6 mm (rango desde 20,3 a 96,2 mm). Tanto el número de ovocitos (Fig. 3.4a) como el de espermatóforos estimados dependieron de la longitud y del peso del animal [r = 0,73; r = 0,78 ($y = 0{,}0009\,(\pm 0{,}00005)x + 0{,}16(\pm 0{,}13)$); r = 0,18; r = 0,32; P < 0,001]. Sin embargo, la longitud media de los ovocitos no se relacionó ni con el peso ni con la longitud de los individuos (P > 0,05); mientras, los espermatóforos (Fig. 3.4b) sí fueron dependientes de la longitud (r = 0,64; P < 0,001) y el peso de los ejemplares ($y = 4{,}5\,(\pm 0{,}48)x^{0{,}32\,(\pm 0{,}014)}$; r = 0,75; P < 0,001).

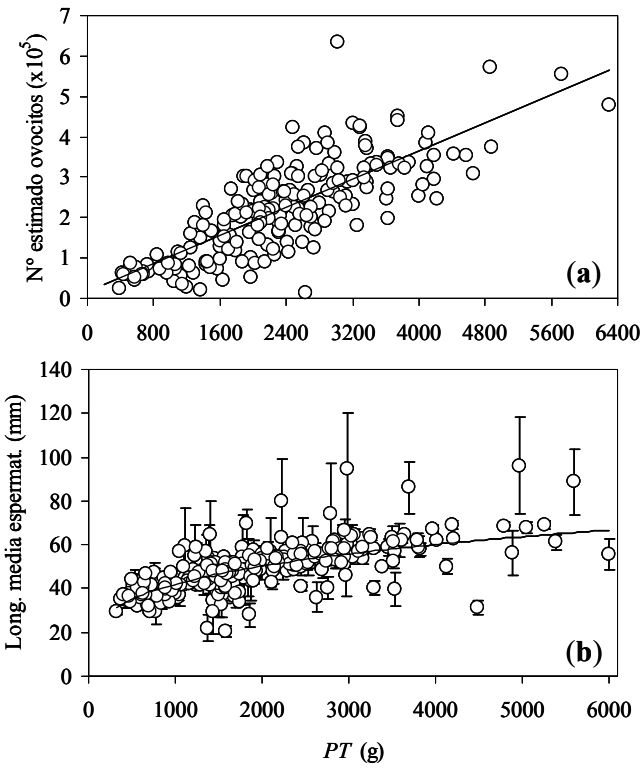


Fig. 3.4 Relaciones entre el peso total y la fecundidad potencial en las hembras (a); y la longitud media de los espermatóforos (±D.S.) en los machos (b).

3.3.6. Índice de condición, inversión reproductiva y localización de la energía

Tanto el *PGD* como el *IGD* en las hembras incrementó con los estados de madurez ($P < 0,05$) (Anexo 1). La condición alcanzó un pico en mayo–junio y diciembre (Fig. 3.3a) y se correlacionó significativamente con los índices de madurez (*IGS*: $Sr = 0,33$; $n = 506$; $P < 0,0001$ y *IH*: $Sr = –0,324$; $P < 0,0001$). Las correlaciones entre *PT–PO* y *PGD–PO* mostraron que los individuos maduros tenían gónadas más pesadas para su *PT* o *PGD* que los predichos usando las ecuaciones de regresión. Los residuos estandarizados obtenidos de las regresiones anteriores mostraron una relación significativamente positiva, con la mayoría de los individuos maduros situados en la parte positiva del modelo y las hembras en proceso de maduración ocupando el lado negativo (Fig. 3.5). En otras palabras, el alto incremento en peso del ovario no fue patente hasta el final de la maduración y éste no se alcanza a expensas ni del peso corporal ni de la glándula digestiva. Por otra parte, los recursos implicados en el crecimiento gonadal se dedican principalmente al incremento del tamaño de los ovocitos en vez de a incrementar su número ($r = 0,62$; $P < 0,0001$) (Anexo 1). De hecho, el *PO* de las hembras en estado IV es significativamente modelado usando una regresión múltiple donde la longitud media de los ovocitos es la variable con la correlación parcial más alta ($r_{parcial} = 0,82$; $P < 0,0001$; Anexo 1). No se encontraron diferencias significativas en el nivel de inversión reproductiva entre años ($P > 0,05$).

En cuanto a los machos, el *IGD* decreció significativamente con los estados de madurez ($P < 0,05$) (Anexo 1), y mostró un patrón contrario al de los índices reproductivos a lo largo de todo el año (Fig. 3.3b) correlacionando de forma negativa (*IGS*: $Sr = –0,494$; $n = 466$; $P < 0,0001$ y *IH*: $Sr = –0,477$; $n = 465$; $P < 0,0001$). Los machos con gónadas más grandes para su tamaño o su glándula digestiva mostraron una correlación negativa con la condición ($r = –0,25$; $r = –0,7$; $P < 0,0001$).

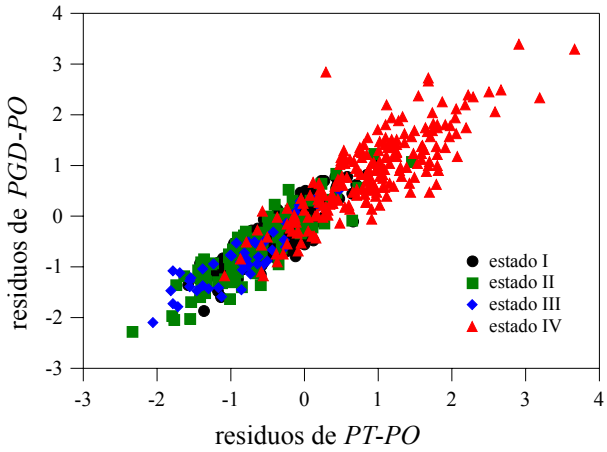


Fig. 3.5 Inversión repro–somática. Relación entre los valores residuales estandarizados de cada hembra obtenidos de las relaciones peso total (*PT*)–peso del ovario (*PO*) y peso de la glándula digestiva (*PGD*)–peso del ovario (*PO*), agrupados según los distintos estados de madurez.

3.4. Discusión

La biología reproductiva de *Octopus vulgaris* en Galicia parece similar a la de otras zonas, como se ha descrito para diferentes áreas Atlánticas (Hatanaka, 1979; Gonçalves, 1993; Caverivière *et al*., 2002; Hernández–García *et al*., 2002; Silva *et al*., 2002; Oosthuizen y Smale, 2003) o del mar Mediterráneo (Guerra, 1975; Sánchez y Obarti, 1993; Quetglas *et al*., 1998).

La proporción de sexos estuvo sesgada hacia las hembras en los meses de primavera. Aunque es habitual que no existan desviaciones de la proporción 1:1 en aguas vecinas (ver revisiones de Mangold, 1983 y Gonçalves, 1993), otros estudios proponen la migración de hembras en proceso de maduración hacia aguas más profundas como el principal factor para explicar dinámicas diferentes de 1:1 (Oosthuizen y Smale, 2003). Nuestros resultados sugieren que esa migración podría producirse en dirección a la costa, haciendo a las hembras más accesibles a la pesquería. Las relaciones morfométricas encontradas son similares a las de otros estudios de esta especie; y no se encontraron diferencias en las relaciones talla–peso como en otras áreas (Hernández–García *et al*., 2002; Silva *et al*., 2002).

Las hembras maduras se capturaron desde diciembre a septiembre, con un claro pico en mayo–junio, mientras que los individuos inmaduros y en procesos de maduración aparecieron principalmente en verano y otoño. De forma similar a lo

que ocurre en otras áreas del rango de distribución de esta especie, no se encontraron hembras post–puesta. Sin embargo, en otros octópodos, las hembras post–puesta se encuentran durante todo el año (Cortez *et al*., 1995). En las aguas gallegas, los machos maduros estuvieron presentes a lo largo de todo el año, mientras que los individuos inmaduros y en proceso de maduración se encontraron mayormente en los meses de verano, algo similar a lo que ocurre en el Golfo de Cádiz (Silva *et al*., 2002). La primavera parece ser la estación más importante en cuanto a la freza de esta especie en aguas gallegas, lo cual coincide con lo observado en la mayoría de los estudios previos en otras áreas de Atlántico (Di Cosmo *et al*., 2001; Hernández–García *et al*., 2002; Silva *et al*., 2002). De los resultados obtenidos cabe destacar la aparición manifiesta de un pico de puesta en los meses de primavera y la no aparición de otro pico otoñal descrito en otras áreas Atlánticas relativamente lejanas (Hatanaka, 1979; Hernández–García *et al*., 2002); o incluso en zonas más cercanas, donde este pico otoñal se adelanta al final del verano (Silva *et al*., 2002; Rodríguez–Rúa *et al*., 2005). El período más importante de eclosión de las larvas acontece al final del verano y el otoño, lo que confirmaría que la puesta tiene lugar durante la primavera anterior (González *et al*., 2005; ver capítulo 4). Considerando estos resultados se sugiere que el desarrollo embrionario para las aguas de Galicia sería de unos 3–4 meses. La duración del desarrollo embrionario en *O. vulgaris* es inversamente proporcional a la temperatura (Caverivière *et al*., 1999; Sakaguchi *et al*., 1999). La presencia del afloramiento costero en las aguas gallegas (Fig. 2.5) y las bajas temperaturas del fondo (Nogueira *et al*., 1997) parece determinar la actividad reproductiva de esta especie evitando el período más advectivo que tiene lugar de mayo a septiembre e incrementando la duración de la fase embrionaria. En Sudáfrica, el evitar los meses veraniegos de afloramiento (Schumann *et al*., 1982) también es patente (Oosthuizen y Smale, 2003). Realizar la puesta o la eclosión fuera de los meses de afloramiento más intenso es una estrategia reproductiva común en otros ecosistemas de afloramiento costero (Shanks y Eckert, 2005).

De forma similar a la mayoría de trabajos sobre esta especie (por ej. Mangold, 1983; Gonçalves, 1993; Silva *et al*., 2002; Oosthuizen y Smale, 2003), los machos alcanzan la madurez sexual antes que las hembras. El tamaño de primera madurez estimada para la hembras fue similar a la de individuos muestreados en el Golfo de Cádiz o en Sudáfrica, mientras que los machos son ligeramente más pesados (Silva *et al*., 2002; Oosthuizen y Smale, 2003).

La estimación de la fecundidad potencial de las hembras no difiere de la encontrada en el Mediterráneo y otras aguas del Atlántico noreste (Mangold, 1983; Gonçalves, 1993), pero es menor que en Sudáfrica (Oosthuizen y Smale, 2003) y el Golfo de Cádiz (Silva *et al*., 2002). Esto puede estar relacionado con la ausencia de individuos de gran tamaño en el presente estudio. Como ocurre en otras áreas (Gonçalves, 1993; Silva *et al*., 2002; Oosthuizen y Smale, 2003), el número de ovocitos estaba positivamente correlacionado con el tamaño de los individuos. Por otra parte, la estimación del número y longitud media de los espermatóforos están dentro de los rangos obtenidos en otros estudios (Gonçalves, 1993; Silva *et al*., 2002).

Tanto el peso de la glándula digestiva (*PGD*) como la condición (*IGD*) en las hembras aumentaron significativamente con la madurez. Así, la ausencia de ejemplares post–puesta en la muestra puede explicar la no aparición de deterioro en la condición encontrada en esta especie (Tait, 1986) y en *Octopus mimus* (Cortez *et al*., 1995). Es la falta de animales senescentes lo que no ha permitido comprobar el esperado descenso en el peso de la glándula digestiva y el peso total asociados con el ayuno y el cuidado parental (Tait, 1986; Pollero y Iribarne, 1988; Castro *et al*., 1992). Trabajos previos sobre la fisiología reproductiva de *O. vulgaris* sugirieron la movilización de recursos desde los tejidos somáticos a los gaméticos, de tal manera que la maduración final se alcanzaría parcialmente a expensas de los músculos del cuerpo y la glándula digestiva (O'Dor y Wells, 1978; Tait, 1986). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que la maduración final se alcanza directamente a través de recursos alimenticios en vez de usando productos de reserva, y que la energía invertida en el desarrollo gonadal se canaliza principalmente hacia el

crecimiento ovocitario. Estos resultados se asemejan a los obtenidos por Rosa *et al*. (2004) en *Octopus vulgaris* y *Octopus defilippi* usando análisis bioquímicos. La adquisición directa de energía para la reproducción se ha propuesto para otras especies de cefalópodos (Guerra y Castro, 1994; Moltschaniwskyj y Semmens, 2000; Smith *et al*., 2005), aunque también se han descrito estrategias que canalizan productos almacenados para la reproducción (McGrath Steer y Jackson, 2004). Las hembras de *O. vulgaris* parecen dirigir la mayoría de sus adquisiciones energéticas al crecimiento somático hasta que alcanzan un tamaño crítico, presumiblemente cercano al tamaño de primera madurez. Este fenómeno parece controlado por factores internos sexo–dependientes; Wells y Clarke (1996) postularon que el crecimiento gonadal de *Octopus* está enlazado con un incremento en la concentración de muchos aminoácidos y proteínas en la urea. Esta ruta metabólica se dispara cuando la energía se dirige al crecimiento gonadal, como es típico en la mayoría de los ciclos de vida de los calamares (Rodhouse, 1998). Al contrario que en las hembras, en los machos de *O. vulgaris* las relaciones entre variables somáticas y reproductivas parecen más lineales, lo cual indicaría que el crecimiento y la maduración proceden de forma simultánea a lo largo de todo su ciclo vital. De hecho, esta especie comienza a producir espermatóforos en torno a los 250 g de peso, proceso que continúa hasta su muerte (Mangold, 1983). Sin embargo, la condición de los machos decrece proporcionalmente con los estados de madurez, y los individuos con mayor inversión reproductiva tienen también peor condición. Esto sugiere que, o bien la maduración final puede alcanzarse parcialmente a expensas de la glándula digestiva, o que la propia glándula pierde peso antes que los tejidos musculares debido al cese de la alimentación que acontece durante las últimas semanas de vida, como ocurre en los machos de otras especies (van Heukelem 1973). Rosa *et al*. (2004), también detectaron una disminución en el *IGD* de los machos asociada a un descenso en el contenido de proteínas y glucógeno en la glándula digestiva. Asimismo, Castro *et al*. (1992) mostraron que un decrecimiento en el *IGD* durante el ayuno está relacionado con el catabolismo lipídico y proteínico en la glándula digestiva.

Para concluir, el patrón reproductivo de *O. vulgaris* depende del fenómeno oceanográfico principal que impera en las rías gallegas. El acoplamiento del ciclo de vida de esta especie con el ciclo estacional de afloramiento costero se basa en realizar la freza antes y eclosionar después de los meses en los que el viento del norte es más intenso, evitando así los momentos más dispersivos pero asegurándose la presencia de paralarvas en la columna de agua cuando el sistema es todavía muy productivo.

CAPÍTULO 4:
DISTRIBUCIÓN LARVARIA

4.1. Introducción

Aunque la mayoría de los organismos marinos bentónicos son sésiles o sedentarios, con poca capacidad de movimientos como adultos, la dispersión es patente durante la fase de larva planctónica, previa al asentamiento, que la mayoría de estos organismos también poseen. La dispersión larvaria puede alcanzar largas distancias, aunque evidencias recientes ponen de manifiesto que el transporte es limitado, haciendo que las poblaciones sean menos 'abiertas' de lo que se pensaba (Sponaugle *et al*., 2002)[6]. Este fenómeno es esencial a la hora de modular la dinámica de las poblaciones, sus estructuras genéticas o su biogeografía (Cowen *et al*., 2006). Estos organismos meroplanctónicos con 'ciclos de vida complejos' (*sensu* Roughgarden *et al*., 1988) presentan una mortalidad generalmente muy elevada durante la fase larvaria (Rumrill, 1990). Esta mortalidad es debida, fundamentalmente, al tipo de huevo, a estar sometidas a una alta presión predadora, a las corrientes imperantes en la zona, a la idoneidad del alimento o a la habilidad para moverse activamente en el medio pelágico para, finalmente, asentarse en un hábitat adecuado. Así, las fluctuaciones que acontecen en el reclutamiento[7] a corto plazo, se han relacionado tradicionalmente con las variaciones en la abundancia y abastecimiento larvario a las poblaciones provocadas por cambios en los procesos

[6] La mayoría de las poblaciones de organismos bentónicos están constituidas por un número de subpoblaciones de adultos distribuidas a lo largo de la costa y unidas por la dispersión de sus fases larvarias. Esto se denomina metapoblaciones meroplanctónicas (Botsford *et al*., 1994). Dadas las escalas espaciales y temporales de las corrientes, la dispersión de estas fases sería muy extensa haciendo de las poblaciones sistemas 'abiertos' sometidos a grandes fluctuaciones. No obstante, estudios de flujo génico, que sugieren que muchas poblaciones marinas son homogéneas incluso a escalas espaciales grandes, circulaciones de mesoescala, que minimizan la dispersión a larga distancia favoreciendo la retención, o la existencia de especies endémicas alrededor de islas aisladas, denotan que dichas poblaciones pueden ser sistemas más 'cerrados' de lo que se creía (Cowen *et al*., 2000). De hecho, no parece que un organismo que tenga fase planctónica –independientemente de su duración– dé lugar a mayores fluctuaciones en su población comparado con organismos que no posean dicha fase (Eckert, 2003). El estudio del transporte larvario en metapoblaciones tiene importancia por sus implicaciones a la hora de gestionar los recursos (Hanski, 1998).

[7] En realidad, las relaciones entre el desove y el reclutamiento o *stock*–reclutamiento no se comprenden bien en muchas especies, lo que hace que muchos modelos de manejo de pesquerías fallen. La fase larvaria de estas especies es el punto clave, de manera que las fluctuaciones en el abastecimiento larvario parece que se originan no sólo por procesos determinísticos, lineales o estocásticos; sino que intervienen componentes no lineales que amplifican sus efectos oscureciendo las relaciones freza–reclutamiento (Larrañeta, 1996; Dixon *et al*., 1999).

físicos. Gran parte de esta investigación se ha realizado en áreas de afloramiento costero concluyendo que, debido a que las larvas tienen generalmente una capacidad natatoria inferior a la velocidad horizontal de las corrientes, las fases planctónicas son transportadas hacia océano abierto en la capa de Ekman durante los períodos de afloramiento, mermando el asentamiento o reclutamiento. Por otra parte, cuando se dan las condiciones contrarias, las larvas son transportadas hacia la costa favoreciendo el reclutamiento (Roughgarden *et al*., 1988; Farrell *et al*., 1991; Connolly *et al*., 2001), aunque no está muy claro que el asentamiento final se incremente en estas condiciones (Narváez *et al*., 2006). En cualquier caso, el patrón general anterior es discutible y mucho más complejo. Así, los sistemas de afloramiento parecen ser no tanto zonas de dispersión como de retención, en las que el transporte depende de la capacidad de migración vertical y del comportamiento de las larvas (Wing *et al*., 1998; Poulin *et al*., 2002; Almeida y Queiroga, 2003; Santos *et al*., 2004; Shanks y Brink, 2005; Marta–Almeida *et al*., 2006). Se ha sugerido que la combinación del conjunto de rasgos que caracterizan la fase larvaria (estado de desarrollo en el momento de la eclosión, duración de dicha fase, capacidad de migración, habilidad natatoria, etc.) con los rasgos de su fase bentónica adulta (fecundidad, patrón espacial y temporal de la puesta, inversión reproductiva, etc.) han evolucionado para adaptarse a las condiciones de estos ecosistemas, incrementando las posibilidades de reclutarse en las poblaciones parentales (Sponaugle *et al*., 2002; Shanks y Eckert, 2005).

Los estudios enfocados a las paralarvas[8] de cefalópodos y su respuesta a variaciones ambientales son escasos en comparación con los de otras larvas de invertebrados o peces (Boletzky, 2003; referencias anteriores) o los que se realizan en laboratorio tratando aspectos relacionados con su cultivo. La captura de paralarvas de cefalópodos es, generalmente, baja y muy dispersa (Piatkowski,

[8] Young y Harman, (1988) introdujeron el término 'paralarva', al menos para cefalópodos teutoideos y octópodos, definido como "cefalópodo en estado de crecimiento post–eclosión que es pelágico en aguas cercanas a la superficie durante el día y tiene un modo de vida diferente del de sus congéneres de mayor edad". 'Paralarva' introduce algunos criterios ecológicos y, en algunos casos, morfológicos, en contraste con el término 'larva' más estricto y adecuado para, por ejemplo peces, que sufren modificaciones morfológicas en su desarrollo no aplicables a los cefalópodos.

1998). No obstante, se han realizado esfuerzos por estudiar esta fase en el medio natural. De manera más exhaustiva, se han estudiado las fases tempranas de especies pelágicas ligadas a grandes sistemas de corrientes. Los estudios más completos de las primeras fases de cefalópodos provienen de aguas japonesas, sobre todo de especies de potas pelágicas como *Todarodes pacificus* ligada a la corriente de Kuroshio (Bower *et al*., 1999), sobre la que los cambios ambientales inducen variaciones relacionadas con las áreas de puesta, dando lugar a fluctuaciones en las capturas (Sakurai *et al*., 2000). Estos estudios, que se remontan a la década de 1950, muestran la posibilidad de gestionar el recurso pudiéndose predecir las capturas de un año con los datos de abundancia de larvas del año anterior (Okutani y Watanabe, 1983). En otras áreas, como el Atlántico noroeste, se ha hecho hincapié en el estudio de paralarvas asociadas a la corriente del Golfo (Vecchione *et al*., 2001). En el Atlántico suroeste, los estudios se concentran en la plataforma Patagónica y el océano adyacente, sobre todo en las áreas de conservación alrededor de las islas Malvinas (Brunetti *et al*., 1992; Rodhouse *et al*., 1992; Hatfield *et al*., 1994), donde las variaciones interanuales en el medio físico pueden tener profundos efectos en la fuerza del reclutamiento de la clase anual (González *et al*., 1997; Agnew *et al*., 2002). En el Pacífico oriental, las paralarvas de otros cefalópodos pelágicos como *Loligo opalescens* están muy ligadas al sistema de corrientes de California e incrementan su abundancia siguiendo episodios de El Niño (Vecchione, 1999; Zeidberg y Hamner, 2002), pudiendo incluso utilizarse como un índice predictivo de la clase anual reproductora (Zeidberg *et al*., 2006). En otras áreas, como el mar de Arabia, la estructura vertical de la columna de agua, especialmente el desarrollo de la picnoclina y la variabilidad en la profundidad de la capa de mezcla, tiene un impacto importante en los patrones de distribución de paralarvas de cefalópodos (Röpke *et al*., 1993). En el mar de los Sargazos, la mayor abundancia y diversidad de paralarvas se da al norte del frente subtropical (Diekmann y Piatkowski, 2002). Por último, en el archipiélago de Hawai las paralarvas están ligadas al sistema de circulación de esas aguas (Bower, 1996).

En lo concerniente a la costa oeste de la península Ibérica sólo ha habido dos estudios sobre paralarvas de cefalópodos. Estos trabajos sugieren que su abundancia y distribución está relacionadas con el afloramiento costero (Rocha *et al*., 1999), y que, siguiendo el patrón de circulación residual del agua aflorada, las paralarvas se quedan retenidas en el área (González *et al*., 2005). La captura de primeras fases de cefalópodos es, como se ya se ha comentado, baja y dispersa. En este sentido, las paralarvas de *O. vulgaris* no escapan a dicho patrón general y los estudios son también muy escasos. Rees y Lumby (1954) describieron su abundancia en el Canal de la Mancha, y Takeda (1990) y Sakaguchi *et al*. (1999) estudiaron su distribución en aguas de Japón. Sin embargo, hasta la fecha no existe ningún trabajo que describa los factores físico–químicos que afectan a la distribución, abundancia y comportamiento de las paralarvas de *O. vulgaris* de forma pormenorizada.

Como ya se ha indicado (ver capítulo 2), Galicia constituye el límite norte del sistema de afloramiento de la corriente de Canarias. Los vientos costeros en estas latitudes son estacionales. Desde marzo–abril a septiembre–octubre soplan del norte produciendo afloramiento, mientras que el resto del año lo hacen del sur y producen hundimiento. Sin embargo, más del 70% de la variabilidad del viento costero se concentra en períodos inferiores a 1 mes, dando lugar a una estación de afloramiento que consiste de una sucesión de ciclos de viento intenso y relajación que acontecen cada 10–20 días.

Los objetivos de este capítulo son: i) describir el ciclo anual de paralarvas de *O. vulgaris* y su acoplamiento con los ciclos meteorológicos e hidrográficos en el área de las islas Cíes (ría de Vigo); ii) obtener un modelo que explique los cambios en la abundancia en función de las condiciones físico–químicas imperantes en los distintos períodos de muestreo; iii) estudiar la distribución espacial de dichas paralarvas a corta escala temporal, así como las migraciones verticales que lleva a cabo esta especie durante dicha fase temprana de su ciclo vital, y iv) relacionar la hidrodinámica de la ría de Vigo con la distribución paralarvaria.

4.2. Material y métodos

Se realizaron un total de 47 muestreos biológicos e hidrográficos a bordo del B/O *Mytilus* entre 2003 y 2005, que variaron en cuanto a su frecuencia pero no en metodología en los distintos años. En 2003 se hicieron muestreos mensuales; en 2004, semanales entre junio y octubre, época de mayor abundancia, y durante 2005 dos veces por semana en julio, septiembre y octubre. Adicionalmente, tanto en 2004 como en 2005, se efectuaron 2 muestreos de 24 horas (Anexo 2).

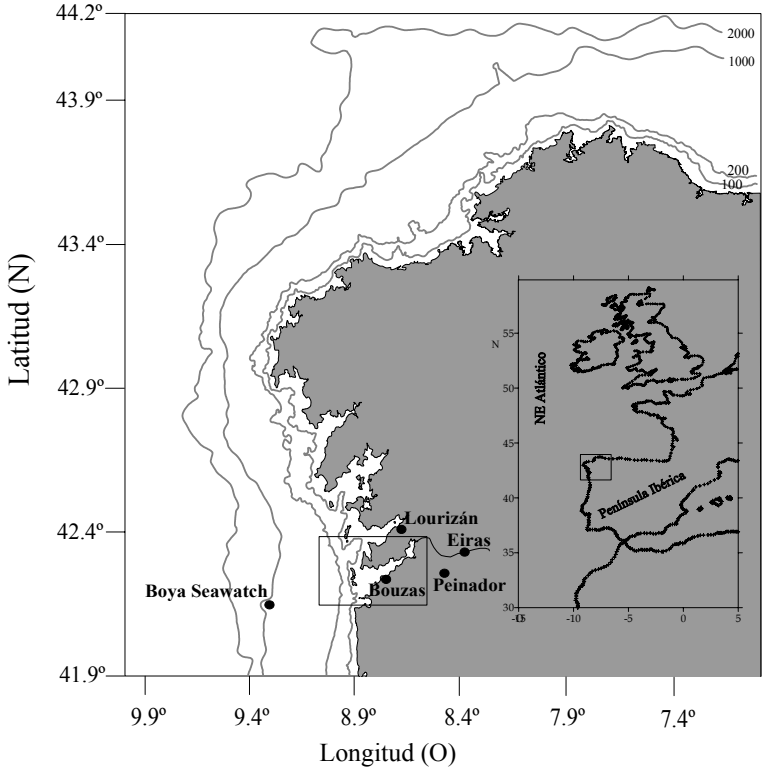


Fig. 4.1 Mapa de la zona de estudio indicando la posición de la estación del Instituto Nacional de Meteorología en el aeropuerto de Peinador, de MeteoGalicia en Lourizán, de Puertos del Estado frente a cabo Silleiro (boya *Seawatch*) y la estación de aforos de la presa de Eiras. El recuadro resalta el área detallada en la Fig. 4.2.

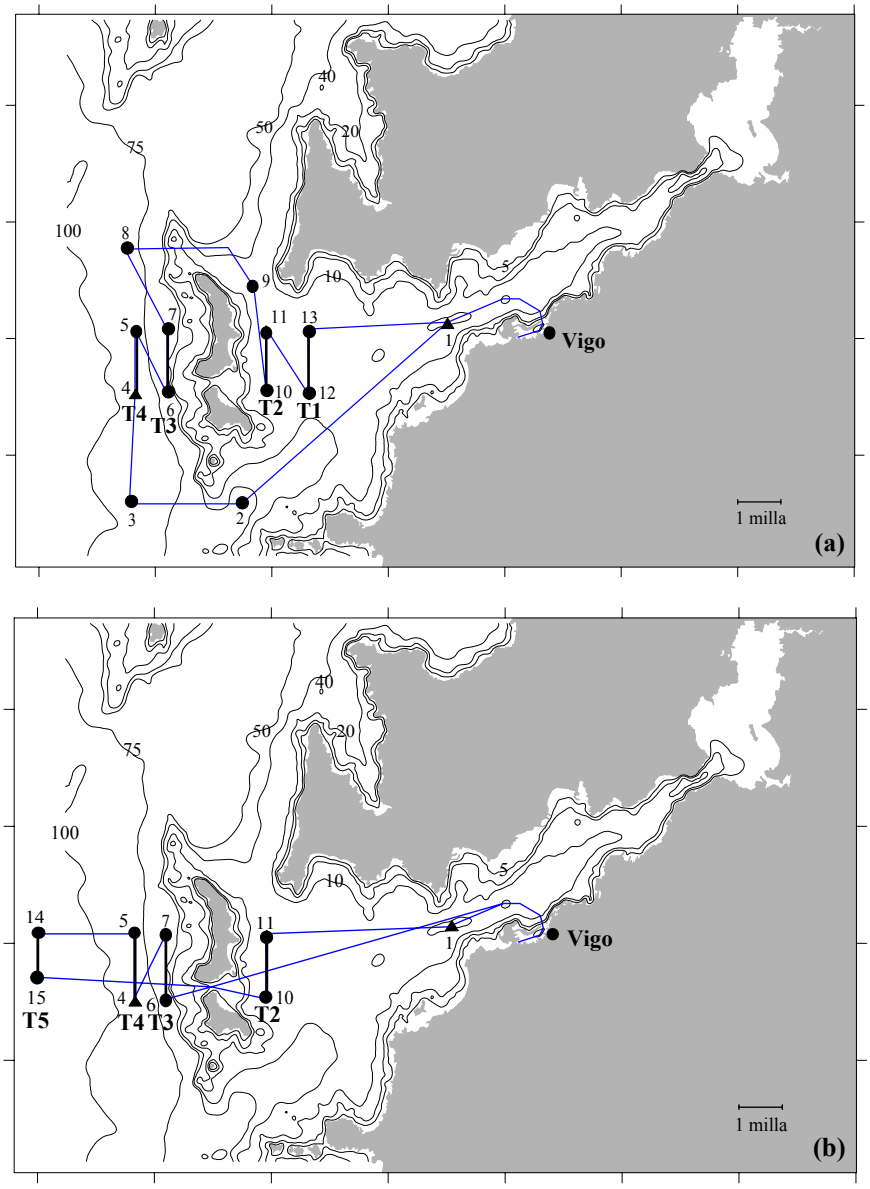


Fig. 4.2 Estaciones de muestreo biológico e hidrográfico visitadas con el B/O *Mytilus* durante los años 2003 (a) y 2004 y 2005 (b) en el caladero de las islas Cíes. En las estaciones marcadas con un triángulo se recogieron muestras en la columna de agua con una roseta de botellas oceanográficas, mientras que en las señaladas con un punto se hicieron lances de CTD. T: transecto de muestreo biológico.

Tabla 4.1 Plan de campaña para el año 2003. Se muestreó una vez al mes excepto en abril, mayo, julio, septiembre y octubre cuando se hicieron dos muestreos. Ver fechas en Anexo 2 y Fig. 4.2a para la posición de las estaciones.

Estación	Latitud	Longitud	Tipo de muestreo
1	42º 13,95' N	08º 47,23' O	CTD–Roseta
2	42º 09,75' N	08º 53,68' O	CTD
3	42º 09,75' N	08º 57,18' O	CTD
4	42º 12,30' N	08º 57,00' O	CTD–Roseta. Inicio T4
5	42º 13,80' N	08º 57,00' O	CTD. Fin T4
6	42º 12,30' N	08º 56,00' O	CTD. Inicio T3
7	42º 13,80' N	08º 56,00' O	CTD. Fin T3
8	42º 15,66' N	08º 57,31' O	CTD
9	42º 14,78' N	08º 53,29' O	CTD
10	42º 12,30' N	08º 52,90' O	CTD. Inicio T2
11	42º 13,80' N	08º 52,90' O	CTD. Fin T2
12	42º 12,30' N	08º 51,60' O	CTD. Inicio T1
13	42º 13,80' N	08º 51,60' O	CTD. Fin T1

Tabla 4.2 Plan de campaña para los años 2004 y 2005. En 2004 se hizo un muestro de 24 h en septiembre y otro en octubre. En 2005 los muestreos de 24 h fueron en julio y septiembre. Ver fechas en Anexo 2 y Fig. 4.2b para la posición de las estaciones.

Estación	Latitud	Longitud	Tipo de muestreo
1	42º 13,95' N	08º 47,23' O	CTD–Roseta
6	42º 12,30' N	08º 56,00' O	CTD. Inicio T3
7	42º 13,80' N	08º 56,00' O	CTD. Fin T3
4	42º 12,30' N	08º 57,00' O	CTD–Roseta. Inicio T4
5	42º 13,80' N	08º 57,00' O	CTD. Fin T4
14	42º 13,80' N	08º 60,00' O	CTD. Inicio T5
15	42º 12,80' N	08º 60,00' O	CTD. Fin T5
10	42º 12,30' N	08º 52,90' O	CTD. Inicio T2
11	42º 13,80' N	08º 52,90' O	CTD. Fin T2

4.2.1. Muestreo hidrográfico

4.2.1.1. Variables meteorológicas

Los datos de nubosidad (oktas) y precipitación (P, mm d^{-1}) se tomaron de la estación del Instituto Nacional de Meteorología (INM) en el aeropuerto de Peinador, y los de radiación total incidente (Q_S, w m^{-2}) de la estación de de MeteoGalicia en Lourizán (Pontevedra) (Fig. 4.1).

Se utilizaron los datos procedentes de la estación de aforos del Río Oitabén en la presa de Eiras (Fornelos de Montes, Pontevedra), para el cálculo de los aportes

continentales a la ría de Vigo (Q_R, m^3 s^{-1}) cuyo principal tributario es el río Oitabén–Verdugo. Los datos fueron suministrados por SERAGUAS, empresa al cargo de la explotación de la presa (Fig. 4.1). La presa de Eiras regula el 42 ±6% del caudal del río Oitabén–Verdugo (Gago *et al*., 2005). El resto fluye de forma natural y se calcula mediante la fórmula empírica de Ríos *et al*. (1992) basada en la precipitación, $P(n)$, sobre la superficie de la cuenca que no está aforada (datos del INM en el aeropuerto de Peinador), y el área de la cuenca hidrográfica (A en km^2):

$$\frac{Q_R}{A} = \frac{1-k}{k-k^{30+1}} \sum_{n=1}^{30} P(n)k^n \qquad (4.1)$$

Esta ecuación tiene en cuenta la influencia de la precipitación durante los 30 días anteriores a la fecha de muestreo. La constante de retención k tiene un valor de 0,75 para las cuencas no aforadas de la ría de Vigo (Ríos *et al*., 1992). Se presentan como valores diarios medios.

Los datos de velocidad del viento costero (Wx, Wy; m s^{-1}) se obtuvieron de la boya *Seawatch* de Puertos del Estado en la plataforma continental frente a cabo Silleiro (Fig. 4.1), que son representativos para la plataforma continental frente al caladero de islas Cíes (Herrera *et al*., 2005). Estos datos también se usaron para calcular el transporte de Ekman con la ec. 2.1 según Lavín *et al*. (1991). De la misma boya se obtuvo la velocidad de la corriente (Vx, Vy; cm s^{-1}) superficial (a 3 m de profundidad). Tanto a las series de viento como a las de corriente se les aplicó un filtro ${A^2}_{24}A_{25}$ con un período de corte de 30 horas para eliminar la variabilidad debida a la marea (Piedracoba *et al*., 2005).

El *Remote Sensing Data Analysis Service* del *Plymouth Marine Laboratory* puso a nuestra disposición imágenes calibradas de la temperatura superficial del mar en las costas gallegas obtenidas por satélites equipados con AVHRR. Estas imágenes proporcionan una visión sinóptica de las condiciones oceanográficas imperantes en las costas gallegas durante cada muestreo, así como en los episodios previos.

Por último, se utilizó el modelo HAMSOM (*HAMburg Shelf Ocean Model*), desarrollado por el Grupo de Oceanografía Física de la Universidad de Vigo a

partir del código fuente del *Institut für Meereskunden* (Hamburgo), para simular los campos de corrientes residuales, tanto en la superficie como cerca del fondo, en el caladero de las islas Cíes durante cada uno de los muestreos. El modelo HAMSOM es un modelo 3D, *z*–coordinado, baroclínico y de diferencias finitas que ha sido recientemente adaptado y validado para la ría de Vigo (Souto *et al*., 2003). El modelo permite introducir valores de temperatura y salinidad en cualquier punto, así como el intercambio de calor con la atmósfera (Q_S) y el balance evaporación–precipitación (*P–E*). El viento de la boya *Seawatch* (*Wx*, *Wy*) y la escorrentía (Q_R), descritos anteriormente, se usaron como forzamientos principales. Todos los detalles del modelo pueden consultarse en Souto *et al*. (2003).

4.2.1.2. Variables termohalinas

En cada estación hidrográfica (Fig. 4.2; Tablas 4.1 y 4.2) se realizaron perfiles con una sonda CTD *Seabird* 25, provista, además, de fluorómetro y transmisómetro *Seatech*. Las medidas de conductividad se convirtieron en unidades de salinidad práctica con la ecuación de UNESCO (1986). Con los datos de los lances de CTD se calculó la estabilidad de la columna de agua en base a la frecuencia de Brunt–Väisälä (N^2, min^{-2}):

$$N^2 = -\frac{g}{\rho}\frac{d\rho}{dz} = -\frac{g}{\rho}\left[\left(\frac{\partial\rho}{\partial t}\right)\frac{dt}{dz} + \left(\frac{\partial\rho}{\partial S}\right)\frac{ds}{dz}\right] \tag{4.2}$$

así como, la estabilidad debida a la temperatura (N_t^2):

$$N_t^2 = -\frac{g}{\rho}\left(\frac{\partial\rho}{\partial t}\right)\frac{dt}{dz} \tag{4.3}$$

y a la salinidad (N_s^2):

$$N_S^2 = -\frac{g}{\rho}\left(\frac{\partial\rho}{\partial S}\right)\frac{ds}{dz} \tag{4.4}$$

donde *g* es la aceleración de la gravedad, *t* es la temperatura (ºC), *s* es la salinidad, ρ es la densidad (kg m^{-3}) y *z* es la profundidad (m) (Millard *et al*., 1990).

4.2.1.3. Variables químicas

En las estaciones 1 y 4, situadas en el segmento central de la ría con una profundidad de 45 m y en la cara externa de las islas Cíes con una profundidad de 85 m respectivamente, se tomaron muestras de agua con una roseta equipada con 12 botellas Niskin de PVC de 10 L con muelles internos de acero inoxidables. La roseta contaba con una sonda CTD *Seabird* 9/11 con fluorómetro *WetLabs ECO FL* y transmisómetro *Seatech*. Las muestras se tomaron a 5, 10, 20 y 40 m de profundidad en la estación 1, y a 5, 15, 30, 50, 70 y 80 m en la estación 4.

El oxígeno disuelto (O_2) se recogió directamente en frascos de vidrio de 110 mL y, después de fijarlo, se guardó en oscuridad hasta su análisis en el laboratorio 24 h después. Se determinó por el método Winkler a punto final potenciométrico usando un analizador Titrino 720 (Metrohm) con una precisión de ±0,5 μmol kg^{-1}. La utilización aparente de oxígeno, $UAO = O_2sat - O_2$, se calculó utilizando el algoritmo propuesto por Benson y Krause (UNESCO, 1986) para la saturación de oxígeno (O_2sat).

Las muestras para el análisis de sales nutrientes se recogieron en botes de polietileno de 50 mL, que se congelaron a –20 ºC hasta el momento de su análisis en el laboratorio. Nitrito (NO_2^-), nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+), fosfato (HPO_4^{2-}) y silicato (SiO_4H_4) se determinaron por flujo continuo segmentado con una precisión de ±0,02 μmol kg^{-1} para el nitrito, ±0,1 μmol kg^{-1} para el nitrato, ±0,05 μmol kg^{-1} para el amonio, ±0,02 μmol kg^{-1} para el fosfato y ±0,05 μmol kg^{-1} para el silicato (Álvarez–Salgado *et al*., 2006b).

Para el análisis de clorofila (Chl–*a*) se filtraron entre 100 y 200 mL de muestra de agua a través de filtros GF/F, que fueron inmediatamente congelados a –20 ºC hasta su posterior análisis. La clorofila se determinó usando un fluorómetro Turner Designs 10000R después de una extracción en acetona al 90% (Yentsch y Menzel, 1963). La precisión fue de ±0,05 μg L^{-1}.

4.2.2. Muestreo biológico

Se realizaron cuatro transectos de muestreo planctónico: T1, T2, T3 y T4 donde la profundidad media de la columna de agua era de 36, 26, 68 y 85 m, respectivamente (Fig. 4.2). Durante 2003 no se capturó ninguna paralarva en T1, el más interior (Fig. 4.2a), por lo que se excluyó de los muestreos en 2004 y 2005 y se reemplazó por un transecto más exterior, el T5 con 110 m de profundidad (Fig. 4.2b).

Los transectos de zooplancton se realizaron arrastrando una red de bongo de 750 mm de diámetro y 375 μm de luz de malla en dos estratos, uno cercano al fondo y otro a la superficie. La velocidad de arrastre fue de 2 nudos. El bongo se estabilizaba primero en el fondo durante un período de 15 min y, seguidamente, se izaba a una velocidad de 0,5 m s^{-1}. Una vez limpio, se volvía a echar para proceder al arrastre de superficie durante otros 15 min a 2 nudos. Dado que el bongo no poseía un sistema de apertura y cierre, se asume que la captura de paralarvas durante el ascenso desde el estrato profundo es nula o despreciable[9]. El bongo estaba equipado con un flujómetro mecánico para medir el flujo de agua a través de la red. Las paralarvas de ambas redes se juntaron y estandarizaron al número de paralarvas por 1000 m^3. Las muestras del zooplancton se fijaron a bordo en formol tamponado al 4% durante 24 horas, conservándose posteriormente en alcohol al 70%. Las paralarvas fueron separadas y clasificadas de acuerdo con Sweeney *et al*. (1992) y respecto a una colección de paralarvas de referencia obtenidas en el laboratorio a partir de individuos cultivados[10]. Cada una de las paralarvas (Lámina 4.1) se pesó usando una balanza de precisión Sartorius MC–210–P hasta el 0,01 mg más cercano. Previamente a ser pesadas, cada paralarva se secaba en papel de filtro

[9] Se asume que esto es así por dos razones: en primer lugar porque la subida de la red desde el fondo es rápida y con el barco casi parado; y en segundo término, porque al ver los resultados de capturas en profundidad y superficie en un mismo transecto ocurren procesos muy diferenciados. Mayoritariamente, la abundancia en superficie es nula mientras que es alta en profundidad, por lo tanto las paralarvas capturadas en profundidad no pueden provenir de la superficie, y al contrario, sobre todo de noche, cuando la abundancia en superficie es muy alta y despreciable en fondo, por lo que éstas no pueden provenir de la superficie.

[10] Las paralarvas de pulpo son fácilmente identificables. Las claves y colección de referencia se utilizaron para clasificar otras paralarvas de cefalópodos que se obtuvieron en los muestreos, principalmente de loligínidos y sepiólidos, así como *rhynchoteuthion* de omastréfidos.

para extraer el líquido de la cavidad del manto. Usando un analizador de imágenes (Lupa Nikon SMZ800 conectada a un PC con el programa Eclipsenet 1.20), se midieron la longitud total (*LT*), la longitud dorsal (*LDM*) y ventral del manto (*LVM*), la longitud del primer brazo derecho (*LB*), el diámetro del ojo (*DO*) y el ancho del manto (*AM*) hasta el 0,001 μm más cercano según Villanueva (1995). El tamaño de los ejemplares se evaluó también usando el área del manto ($ArM = LDM \times AM$ en mm^2) según Sakaguchi *et al*. (2002). Asimismo, se contó el número de ventosas en los brazos (*NVB*, normalmente del primer brazo derecho). Las paralarvas que aparecieron deformadas debido al muestreo (por ej. aquellos ejemplares dañados o con mantos invertidos) no fueron medidas ni pesadas.

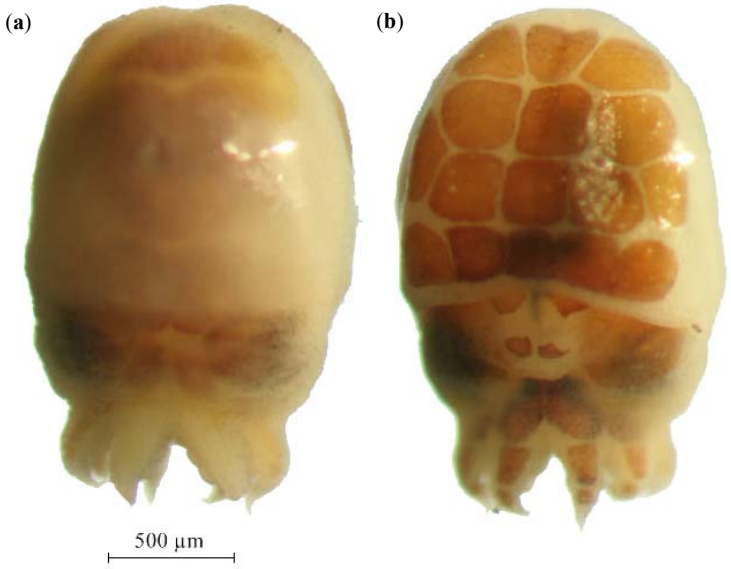


Lámina 4.1 Visión dorsal (**a**) y ventral (**b**) de una paralarva recién eclosionada.

4.2.3. Análisis estadístico

Como en muchas de las muestras la abundancia de paralarvas fue nula, ésta se transformó logarítmicamente ($\log x + 1$).

Para evaluar diferencias significativas en la abundancia o tamaño de las paralarvas entre factores (i.e. distribución horizontal y vertical y migración diurna) se usó un análisis multifactorial de la varianza (ANOVA) con comparaciones *a*

posteriori de Tukey HSD. Cuando los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza en el test anterior no se cumplieron, se usó un test de Kruskal–Wallis para comparaciones múltiples y un test de Mann–Whitney para comparaciones sucesivas.

Como ya se ha indicado, el 70% de la variabilidad del régimen de vientos se concentra en períodos inferiores a 30 días, lo cual causa pulsos sucesivos de afloramiento o hundimiento que da lugar a una compleja variabilidad hidrográfica y de circulación tanto en la plataforma como en las rías (ver capítulo 2). En cada episodio de afloramiento o hundimiento tienen lugar períodos intermedios de preparación y relajación provocando cambios hidrográficos, dinámicos y biogeoquímicos que pueden variar desde unas pocas horas hasta una semana dependiendo de la intensidad de los forzamientos externos (Piedracoba *et al*., 2005). El objetivo final de este capítulo es modelar la abundancia de paralarvas en función de la variación de corta escala en las condiciones físico–químicas del agua. Esto se ha abordado en dos pasos. Dado que se midieron muchas variables, surgía la posibilidad de que los modelos obtenidos fueran redundantes (i.e. tuvieran problemas de tolerancia). Para evitar esta situación e identificar las variables que mejor caracterizan los procesos físico–químicos en la ría de Vigo, se ha usado un análisis de componentes principales (ACP) sobre el conjunto de variables hidrográficas analizadas a partir de las muestras de agua recogidas en la estación 4.

Para evaluar la influencia de los cambios en la composición físico–química del agua sobre la abundancia, se ha usado como variable dependiente la variación de la abundancia entre muestreos consecutivos $\left(\frac{\Delta Y}{\Delta t}\right)$ y como variables independientes los cambios en las variables físico–químicas $\left(\frac{\Delta x_i}{\Delta t}\right)$ seleccionadas, también entre muestreos consecutivos. Dicha tasa de cambio se ha modelado usando regresiones múltiples.

La relación entre las variables meteorológicas y físico–químicas se ha evaluado usando la correlación de Pearson (r) en función de varios retardos temporales (τ, días).

Todos los cálculos se hicieron con el programa STATISTICA 6 y siguiendo Quinn y Keough (2002).

4.3. Resultados

4.3.1. Variabilidad temporal de la abundancia de paralarvas en relación a las condiciones ambientales

4.3.1.1. Ciclo estacional de la abundancia de paralarvas

La Fig. 4.3 muestra el ciclo anual medio de abundancia de paralarvas capturadas durante el día en el caladero de las islas Cíes. La abundancia de paralarvas recién eclosionadas es prácticamente nula en invierno, incrementándose a finales de la primavera y alcanzando un máximo al final del verano y principios del otoño, para, posteriormente, descender con la llegada del invierno.

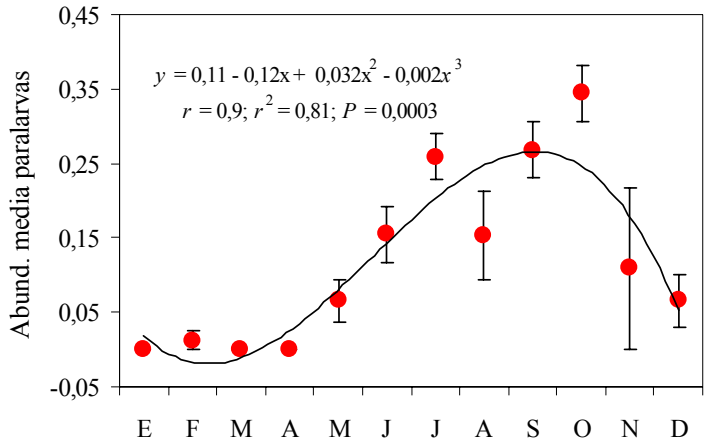


Fig. 4.3 Ciclo anual medio de abundancia de paralarvas (log x+1) ±E.S. recién eclosionadas desde 2000 a 2005 con un ajuste polinomial de 3er orden. Los datos de 2000 y 2001 fueron tomados de González *et al*. (2005); los correspondientes a 2003, 2004 y 2005 pertenecen al presente estudio.

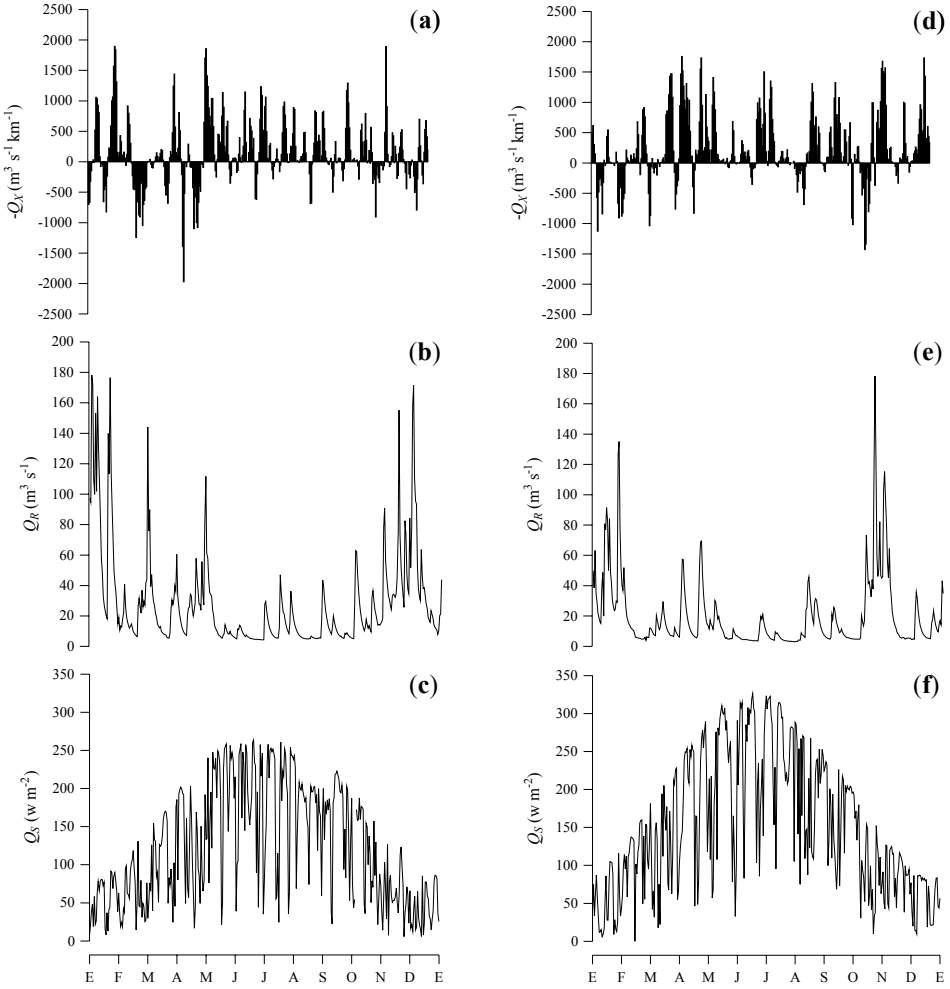
En cuanto al tamaño se refiere, no se encontró un ciclo anual significativo similar al de abundancia (ver sección 4.3.2.2.).

4.3.1.2. Ciclo estacional de las condiciones meteorológicas e hidrográficas

Las variables meteorológicas clave para entender el funcionamiento hidrodinámico y biogeoquímico de la ría de Vigo y la plataforma continental adyacente son, por orden de importancia: 1) el viento que sopla sobre la plataforma; 2) los aportes continentales; y 3) el intercambio de calor con la atmósfera (Rosón *et al*., 1997; Piedracoba *et al*., 2005) (Fig. 4.4). A partir de la componente sur–norte (*Wy*) de la velocidad del viento en la boya *Seawatch* se obtiene el transporte de Ekman perpendicular al caladero de las islas Cíes, $-Q_X$, (Fig. 4.4a, d, g). Valores positivos de $-Q_X$ indican afloramiento y valores negativos hundimiento. A lo largo de los años 2003 a 2005 puede apreciarse la sucesión de episodios de afloramiento (que ocurren preferentemente durante la primavera y verano, aunque en 2005 tuvo lugar un episodio prolongado de afloramiento invernal) y de hundimiento (que acontecen sobre todo en otoño e invierno). En general, estos años pueden considerarse favorables al afloramiento, ya que el $-Q_X$ medio ± D.E. anual fue de 134 ±520 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2003, 226 ±540 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2004 y 208 ±546 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2005, todos ellos superiores a la media de $-Q_X$ entre 1966 y 2005 obtenida con el viento calculado en la celda geostrófica centrada en 43º N 11º O que fue de –6 ±1.228 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ (Lavín *et al*. 1991, J.M. Cabanas com. pers.). Además, el $-Q_X$ medio ± D.E. del período típicamente favorable al afloramiento fue de 263 ±446 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2003, 258 ±423 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2004, y 285 ±438 $m^3 s^{-1} km^{-1}$ en 2005. Estos valores son comparables al valor medio para el período 1966–2005 obtenido con el viento geostrófico calculado en la celda ya mencionada: 293 ±871 $m^3 s^{-1} km^{-1}$.

En la Fig. 4.4b, e, h se muestra la evolución temporal de los aportes continentales a la ría de Vigo durante los años 2003 a 2005. El caudal promedio fue de 29 $m^3 s^{-1}$ en 2003, 20 $m^3 s^{-1}$ en 2004 y 16 $m^3 s^{-1}$ en 2005. Cabe destacar el poco caudal a principios del año 2005 en comparación con los años anteriores, lo que se relaciona con la preponderancia de un clima anticiclónico caracterizado por vientos

intensos del norte que dan lugar a afloramiento, algo inusual en esta época del año. Los caudales extremos se registraron en otoño e invierno (máximos) y verano (mínimos). En la Fig. 4.4c, f, i se puede observar el ciclo estacional de radiación solar incidente. La radiación aumentó de 2003 a 2005, con valores medios de 121 ±76 w m^{-2} en 2003, 149 ±89 w m^{-2} en 2004 y 151 ±89 w m^{-2} en 2005.



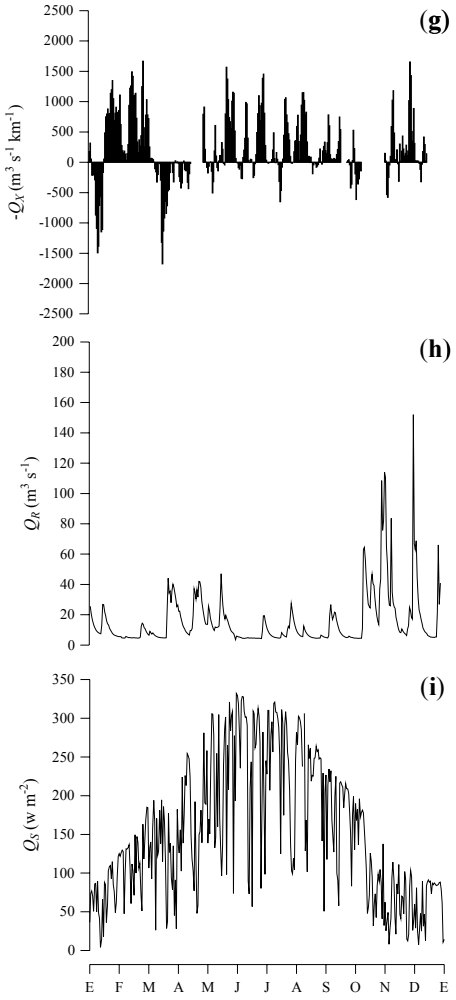


Fig. 4.4 Evolución temporal de la media diaria del transporte de Ekman ($-Q_X$) en el borde exterior de la plataforma (a, d, g); la escorrentía (Q_R) a la ría de Vigo (b, e, h); y la radiación total incidente (Q_S) (c, f, i) durante los años 2003 (a–c), 2004 (d–f) y 2005 (g–i).

En la Fig. 4.5 se muestra la temperatura superficial del agua tomada de las imágenes medias mensuales correspondientes al año 2003 (único año que se muestreó completo, el resto de imágenes pueden consultarse en el Anexo 2), donde puede observarse claramente el ciclo estacional de calentamiento/enfriamiento asociado a la radiación solar incidente (Fig. 4.4c, f, i) distorsionado por el régimen de vientos costeros (Fig. 4.4a, d, g), capaz de provocar un marcado descenso de la temperatura en la plataforma durante los meses de verano en virtud del afloramiento del Agua Central del Noreste Atlántico (ACNAE) desde una profundidad de 150–200 m en el océano adyacente (ver capítulo 2).

La estructura termohalina de la columna de agua se caracterizó a partir de los lances de CTD. En la Fig. 4.6a–c se muestran los diagramas de temperatura/salinidad correspondientes a los muestreos de los años 2003 a 2005 en la cara externa de las islas Cíes (estación 4; Fig. 4.2). A modo de referencia, se dibuja la línea que define las características termohalinas del ACNAE, masa de agua responsable de la fertilización de la plataforma frente a las Rías Bajas durante los episodios de afloramiento (ver capítulo 2). La línea del ACNAE la definieron Fiúza (1984) y Ríos *et al*. (1992) a partir de una serie de campañas oceanográficas realizadas en la zona durante la década de 1980. En la Fig. 4.6a se puede apreciar la evolución temporal de las características termohalinas de la columna de agua a lo largo del año 2003, destacando la presencia de ACNAE de origen subpolar (temperatura <13ºC) en las aguas de fondo de la plataforma durante los meses de primavera y verano, que se mezcla con las aguas superficiales, cuya temperatura y salinidad vienen condicionada por el ciclo anual de radiación total incidente, el balance precipitación–evaporación y la escorrentía (Fig. 4.4.). Los muestreos en los años 2004 (Fig. 4.6b) y 2005 (Fig. 4.6c) se realizaron en los meses favorables al afloramiento. Es notable la mayor presencia de ACNAE de origen subtropical (temperatura >13ºC) en ambos años en comparación con el año 2003, así como una marcada salinización del ACNAE en 2005 respecto a 2004. Este brusco aumento de salinidad también lo detectaron Pérez *et al*. (1995; 2000a) entre 1990 y 1991, relacionándolo con el impacto que la oscilación del atlántico norte (*North Atlantic Oscillation*, NAO) tiene sobre las características termohalinas en los lugares de formación de las aguas centrales del Atlántico Norte.

Por lo tanto, el pico de eclosión otoñal (Fig. 4.3) tiene lugar cuando la intensidad del afloramiento costero decae y, aproximadamente, cuatro meses después del pico máximo de puesta en primavera (capítulo 3).

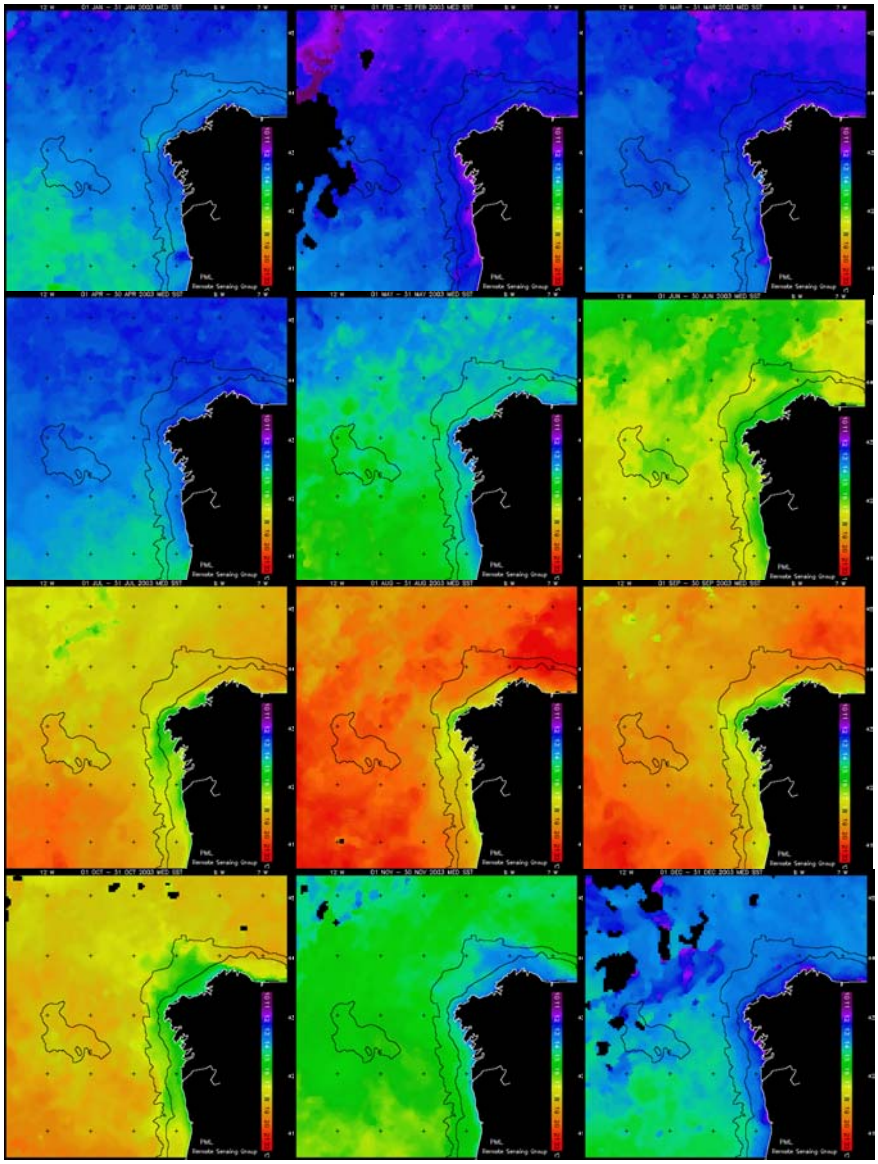


Fig. 4.5 Distribución media mensual de la temperatura superficial del mar en aguas costeras y oceánicas de Galicia durante 2003. Imágenes cedidas por cortesía de Steve Groom del *Remote Sensing Group* del *Plymouth Marine Laboratory*.

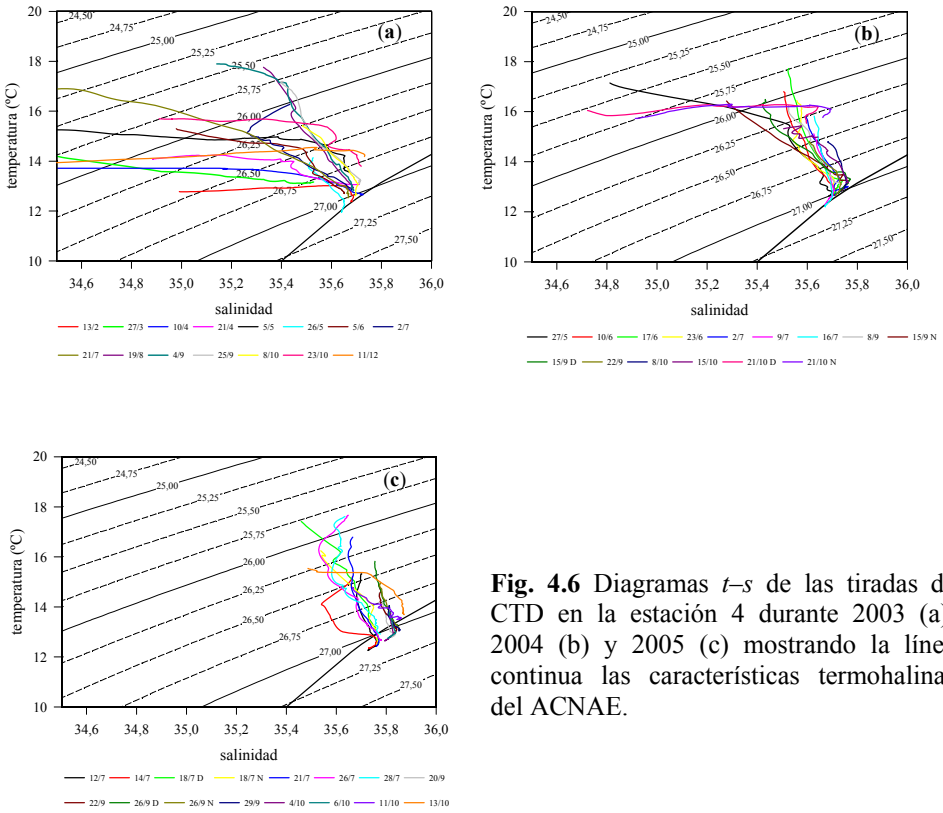


Fig. 4.6 Diagramas *t–s* de las tiradas de CTD en la estación 4 durante 2003 (a), 2004 (b) y 2005 (c) mostrando la línea continua las características termohalinas del ACNAE.

4.3.1.3. Acoplamiento entre la hidrografía y la abundancia de paralarvas a corta escala temporal

La dinámica de la ría de Vigo y su entorno responde rápidamente a los forzamientos externos (Piedracoba *et al*., 2005), lo cual sugiere que todos los procesos biogeoquímicos que tienen lugar en la columna de agua responden, igualmente, de forma inmediata o con pequeños retrasos. ¿De qué manera influirá esta situación en la distribución de paralarvas?

Los valores observados de las variables hidrográficas determinadas en este estudio (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, sales nutrientes y clorofila) se encuentran dentro de los rangos característicos de la ría de Vigo y su plataforma adyacente y no se muestran dado que sus distribuciones son conocidas y han sido profundamente descritas en la bibliografía (ver capítulo 2).

Las variables que se introdujeron en el análisis de componentes principales (ACP) fueron: salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, amonio, nitrato, nitrito, fosfato, silicato y clorofila. El ACP extrajo tres componentes fácilmente interpretables desde el punto de vista hidrográfico (Fig. 4.7a): CP 1, que explica el 53,6% de la varianza total y define el eje afloramiento–hundimiento; CP 2, que explica el 13,2% de la varianza y define el eje producción–regeneración de nutrientes *in situ*; y CP 3, que explica el 11,5% de la varianza y define el eje acumulación–pérdida de biomasa fitoplanctónica. En concreto, la concentración de nitrato + nitrito (a partir de ahora nitrato) es la variable que mejor define el CP 1 (r = –0,97), la concentración de amonio el CP 2 (r = 0,87) y la concentración de clorofila el CP 3 (r = –0,79) (Fig. 4.7b–d, Anexo 2).

En base a los resultados del ACP y con la intención de capturar la variabilidad de nitrato, amonio y clorofila en la columna de agua, en los modelos de esta sección se decidió usar la siguiente combinación de variables: en primer lugar i) concentración de nitrato en fondo, ii) concentración media de nitrato en la columna de agua, y iii) diferencia entre las dos variables anteriores, que puede usarse como indicador de la producción a partir de nutrientes alóctonos (i.e. los nutrientes transportados por afloramiento); en segundo lugar, iv) concentración de amonio en fondo, v) concentración media de amonio en la columna de agua, y vi) diferencia entre las dos variables anteriores, que puede usarse como indicador a la producción a partir de nutrientes autóctonos; en tercer lugar, vii) la concentración media integrada de clorofila en la columna de agua, que puede usarse como indicador de la acumulación o pérdida de biomasa fitoplanctónica en toda la columna de agua; y por último, a las variables anteriores se añadió la frecuencia de Brunt Väisälä tanto viii) total como debida a ix) salinidad y x) temperatura para introducir la estratificación de la columna de agua entre las variables explicativas (Anexo 2).

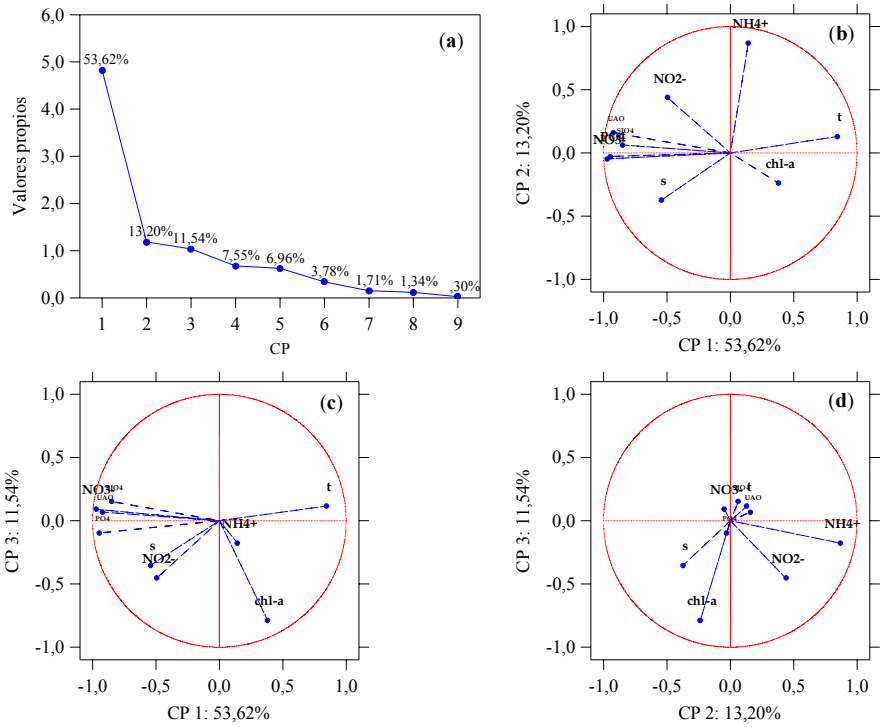


Fig. 4.7 Análisis de Componentes Principales (ACP) de las nueve variables termohalinas y químicas tomadas en la estación 4. (a) Gráfico de los valores propios y porcentaje de explicación de cada componente. (b) CP 1 frente a CP 2. (c) CP 1 frente a CP 3. (d) CP 2 frente a CP 3.

La variación en la abundancia total media de paralarvas durante el día entre dos muestreos consecutivos se modeló significativamente en función de los cambios de concentración de nitrato en fondo (N_f), y de amonio (N_4) y clorofila (Chl) integrados en la columna de agua (Tabla 4.3)[11].

[11] Se probaron múltiples modelos con todas las variables señaladas en la página 67 y Anexo 2, pero sólo se muestra aquí el modelo construido con el menor número de variables que explican la mayor variabilidad de la variable respuesta y con los coeficientes de regresión parametrizados de forma precisa.

Tabla 4.3 Datos de las tres variables escogidas en el ACP utilizadas para modelar la abundancia de paralarvas según las variaciones entre un muestreo y el anterior desde 2003 a 2005. No se muestran los datos pertenecientes a muestreos con una separación mayor a 16 días.

Caso	Fecha	N_f	N_4	Chl	Y	$\Delta N_f/\Delta t$	$\Delta N_4/\Delta t$	$\Delta Chl/\Delta t$	$\Delta Y/\Delta t$
6	26/5/03	11,4	0,33	1,21	0,064				
7	5/6/03	9,3	0,81	2,3	0,066	–0,217	0,048	0,109	0,004
12	25/9/03	11,7	0,46	0,57	0,374				
13	8/10/03	10,8	0,54	0,27	0,298	–0,071	0,006	–0,023	–0,018
14	23/10/03	10,2	0,36	1,61	0,26	–0,043	–0,012	0,089	–0,009
16	27/5/04	9,1	0,52	2,52	0,084				
17	10/6/04	11,4	0,65	2,12	0,049	0,163	0,009	–0,028	–0,0393
18	17/6/04	11,1	0,37	0,78	0,205	–0,044	–0,040	–0,192	0,2056
19	23/6/04	11,9	0,34	2,12	0,399	0,131	–0,004	0,225	0,1108
20	2/7/04	11,4	0,38	1,73	0,42	–0,048	0,005	–0,044	0,0055
21	9/7/04	13,1	0,21	1,31	0,285	0,244	–0,025	–0,059	–0,0554
22	16/7/04	12,9	0,24	2,05	0,133	–0,035	0,004	0,105	–0,1083
23	8/9/04	11,3	1,25	3,5	0,328				
25	15/9/04	10,6	0,81	0,77	0,327	–0,106	–0,062	–0,391	–0,0002
26	22/9/04	13,0	0,22	1,37	0,16	0,350	–0,085	0,087	–0,1024
27	8/10/04	12,2	0,1	0,89	0,528	–0,050	–0,007	–0,030	0,0747
28	15/10/04	10,7	1	0,45	0,267	–0,220	0,129	–0,064	–0,0972
29	21/10/04	3,5	1,22	1,31	0,501	–1,201	0,037	0,144	0,1047
31	12/7/05	6,7	0,25	9,45	0,197				
32	14/7/05	11,8	0,21	4,76	0,188	2,539	–0,019	–2,342	–0,0242
33	18/7/05	12,1	0,26	1,76	0,283	0,094	0,012	–0,749	0,1024
35	21/7/05	12,0	0,31	3,32	0,185	–0,056	0,016	0,519	–0,1412
36	26/7/05	11,9	0,75	1,86	0,162	–0,025	0,088	–0,293	–0,0274
37	28/7/05	9,0	1,68	2,31	0,138	–1,413	0,467	0,227	–0,0794
38	20/9/05	11,8	0,3	3,38	0,157				
39	22/9/05	10,4	0,66	2,63	0,165	–0,700	0,179	–0,377	0,0256
40	26/9/05	8,5	0,44	2,19	0,323	–0,487	–0,055	–0,111	0,1676
42	29/9/05	9,9	0,51	1,11	0,39	0,458	0,023	–0,359	0,0623
43	4/10/05	12,7	0,61	2,02	0,291	0,561	0,021	0,182	–0,0584
44	6/10/05	11,1	0,3	0,54	0,477	–0,785	–0,157	–0,740	0,2469
45	11/10/05	12,5	0,43	1,88	0,13	0,273	0,025	0,268	–0,2597
46	13/10/05	7,0	0,64	1,94	0,344	–2,750	0,106	0,030	0,4865

Se construyeron dos modelos: Y_1, que incluía muestreos con una separación de hasta 16 días (los tres años de muestreo):

$$\frac{\Delta Y_1}{\Delta t} = -0{,}17(\pm 0{,}02)\frac{\Delta N_f}{\Delta t} - 0{,}55(\pm 0{,}16)\frac{\Delta N_4}{\Delta t} - 0{,}17(\pm 0{,}04)\frac{\Delta Chl}{\Delta t} - 0{,}01(\pm 0{,}02) \quad (4.5)$$

$$n = 26;\ r = 0{,}84;\ r^2 = 0{,}71;\ r^2{}_{adj} = 0{,}67;\ F_{(3,\,22)} = 18{,}16;\ P = 0{,}000004$$

e Y_2, que sólo incluyó al año 2005 (separación entre muestreos nunca superior a 5 días):

$$\frac{\Delta Y_2}{\Delta t} = -0{,}18(\pm 0{,}03)\frac{\Delta N_f}{\Delta t} - 0{,}54(\pm 0{,}19)\frac{\Delta N_4}{\Delta t} - 0{,}18(\pm 0{,}04)\frac{\Delta Chl}{\Delta t} - 0{,}018(\pm 0{,}03) \quad (4.6)$$

$$n = 12;\ r = 0{,}92;\ r^2 = 0{,}85;\ r^2{}_{adj} = 0{,}8;\ F_{(3,\,8)} = 15{,}43;\ P = 0{,}001$$

Ambos modelos cumplen las condiciones del análisis de regresión múltiple y no parece que quede ninguna estructura en los residuos, lo cual sugiere que las variables incluidas en el modelo generan conjuntamente la dinámica observada en este sistema (Anexo 2). Por otra parte, no se encontraron problemas de multicolinealidad ni en Y_1 (tolerancias ~0,64–0,73) ni en Y_2 (tolerancias ~0,60–0,84). En la Fig. 4.8 se muestran las relaciones entre los valores observados y esperados por los modelos anteriores.

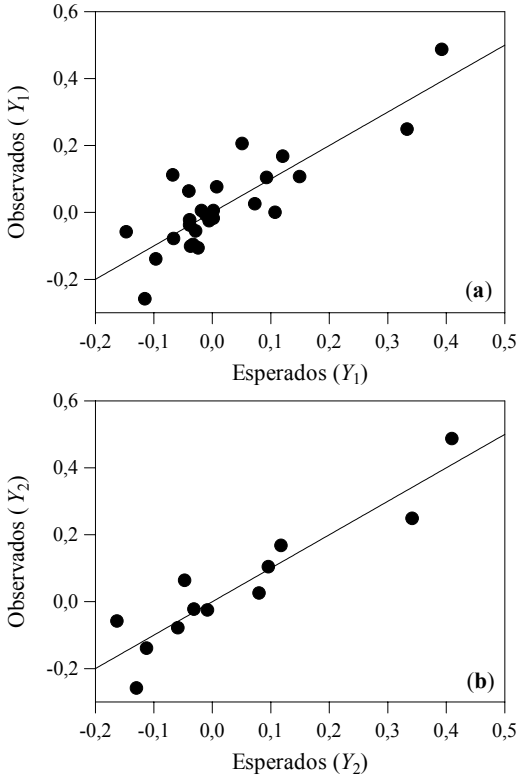


Fig. 4.8 Relación entre los cambios de abundancia de paralarvas observados y esperados según los modelos Y_1 (a) e Y_2 (b).

Por otra parte, si no se considera a las paralarvas como meras partículas y se tiene en cuenta sus dimensiones medias, i.e. lo que cambian dichas partículas entre dos muestreos consecutivos, $\left(\frac{\Delta ArM \times Y}{\Delta t}\right)$ siendo Y la abundancia, el porcentaje de variabilidad explicada incrementa un 5% en ambos modelos.

De nuevo se construyeron dos modelos: Y_3, que incluía muestreos con una separación de hasta 16 días (años 2003 a 2005):

$$\frac{\Delta Y_3}{\Delta \mathrm{t}} = -0{,}1(\pm 0{,}01)\frac{\Delta N_f}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}35(\pm 0{,}09)\frac{\Delta \mathrm{N}_4}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}1(\pm 0{,}02)\frac{\Delta \mathrm{Chl}}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}005(\pm 0{,}01) \quad (4.7)$$

$$n = 26;\ r = 0{,}87;\ r^2 = 0{,}76;\ r^2{}_{adj} = 0{,}73;\ F_{(3,\,22)} = 23{,}3;\ P = 0{,}000001$$

e Y_4, que sólo incluyó al año 2005 (separación entre muestreos nunca superior a 5 días):

$$\frac{\Delta Y_4}{\Delta \mathrm{t}} = -0{,}1(\pm 0{,}01)\frac{\Delta N_f}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}35(\pm 0{,}09)\frac{\Delta \mathrm{N}_4}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}1(\pm 0{,}02)\frac{\Delta \mathrm{Chl}}{\Delta \mathrm{t}} - 0{,}007(\pm 0{,}02) \quad (4.8)$$

$$n = 12;\ r = 0{,}95;\ r^2 = 0{,}9;\ r^2{}_{adj} = 0{,}86;\ F_{(3,\,8)} = 24{,}3;\ P = 0{,}0002$$

Ambos modelos cumplen las condiciones del análisis de regresión múltiple y no hubo problemas de multicolinealidad (diagnósticos no mostrados). Este resultado, hace que los modelos conceptuales de cambio en la abundancia de paralarvas en función de los cambios en las variables químicas que acontecen en la columna de agua sean más robustos. No se encontraron diferencias significativas entre los coeficientes de regresión de los modelos Y_1 e Y_2 ni de los modelos Y_3 e Y_4.

Un buen ejemplo de los cambios en la abundancia de paralarvas a corta escala temporal lo tenemos en los casos 40 al 46 (del 26/9/05 a 13/10/05, Tabla 4.3, Fig. 4.18). Durante los días 26 y 29/9/05 la abundancia es media/alta (0,323 y 0,39 ind./1000 m^3) en respuesta a una situación de calma que induce incrementos, posteriormente, el 4/10/05, apreciamos un ligero descenso en la abundancia (5,84% ind./1000 m^3) asociado con vientos del norte; al que le sucede otro incremento

(24,69%) sólo dos días después (6/10/05) asociado a una relajación del afloramiento. Inmediatamente, del 6 al 11/10/05 los vientos soplan fuerte del sur (Fig. 4.18) y el hundimiento que producen da lugar a una pérdida del 26%. A continuación (13/10/05) tiene lugar otro incremento de biomasa (48,65%) en respuesta a la relajación del afloramiento.

4.3.1.4. Acoplamiento entre la hidrografía y la meteorología a corta escala temporal

La ría de Vigo es un sistema muy dinámico, que responde a los forzamientos externos con un retraso que va de unas horas a dos días y en el cual hasta un 65% de la variabilidad de la circulación residual la explica el viento que sopla en la plataforma (Piedracoba *et al*., 2005). En concordancia con este resultado, la respuesta de las variables químicas utilizadas en los modelos anteriores a los forzamientos físicos presenta retardos que van desde un día hasta una semana. En la Tabla 4.4 se muestran las correlaciones entre las variables químicas utilizadas en los modelos anteriores con el transporte de Ekman ($-Q_X$) calculado con los vientos de la boya *Seawatch*. El nitrato de fondo y la clorofila media aumentan significativamente al incrementarse $-Q_X$ mientras que el amonio medio disminuye.

Tabla 4.4 Correlación (r) entre las tres variables químicas y el transporte de Ekman ($-Q_X$) calculado con los vientos de la boya *Seawatch* en función de varios retardos (τ, días). Todos los muestreos juntos.

Retardos (τ)	N_f	N_4	Chl
0	0,13	–0,11	–0,17
1	0,23	–0,37*	–0,25
2	0,37*	–0,54**	–0,13
3	0,34*	–0,41*	0,06
4	0,19	–0,32	0,38*
5	0,04	–0,19	0,62**
6	–0,06	–0,2	0,61**
7	–0,01	–0,36*	0,42*

*$P < 0,05$; **$P < 0,001$

La respuesta, tanto del nitrato como del amonio, tiene lugar entre uno y tres días de retraso, mientras que la clorofila tarda hasta cinco o seis días en aumentar. Por otro lado, mientras que la naturaleza de la relación entre el nitrato y el afloramiento parece ser lineal, tanto el amonio como la clorofila aparentan seguir un patrón no lineal (Fig. 4.9 y Tabla 4.4).

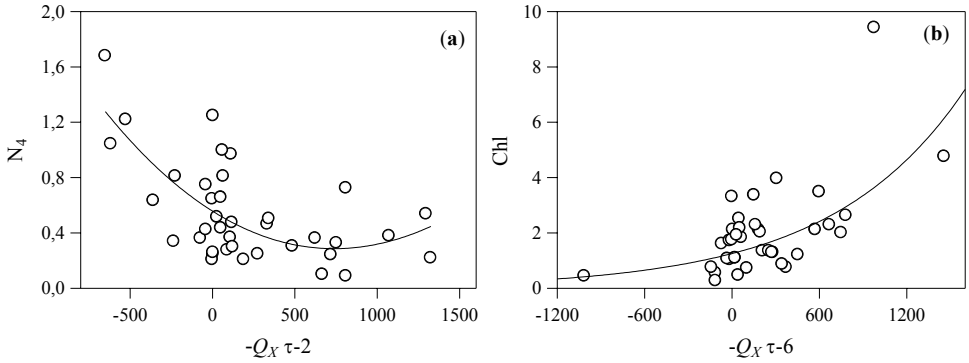


Fig. 4.9 Relación entre N_4 y $-Q_X$ a $\tau-2$ días (a); y Chl y $-Q_X$ a $\tau-6$ días (b).

4.3.2. Variabilidad espacial de la abundancia de paralarvas en relación a las condiciones ambientales

Las condiciones ambientales anteriormente descritas se han mostrado determinantes para dictar los cambios a corta escala temporal de las paralarvas, ¿serán también determinantes para explicar su variabilidad espacial?

4.3.2.1. Variabilidad espacial de la abundancia de paralarvas

La abundancia nocturna de paralarvas fue significativamente mayor que la diurna, concentrándose en profundidad durante el día y cerca de la superficie durante la noche ($P < 0{,}0001$; Fig. 4.10a). No obstante, los aumentos o descensos de abundancia durante el día siguen una tendencia similar a los que acontecen durante la noche (Fig. 4.10b).

Asimismo, el gradiente ría–plataforma varió según el estrato considerado (manteniéndose el patrón general anterior de mayor abundancia en el fondo excepto, en T3; $P > 0{,}05$), siendo más abundantes en T4 en profundidad y en T3 en

superficie. Sin embargo, las diferencias entre transectos no fueron significativamente distintas ni en el estrato profundo ni en el cercano a la superficie ($P > 0{,}05$; Fig. 4.11).

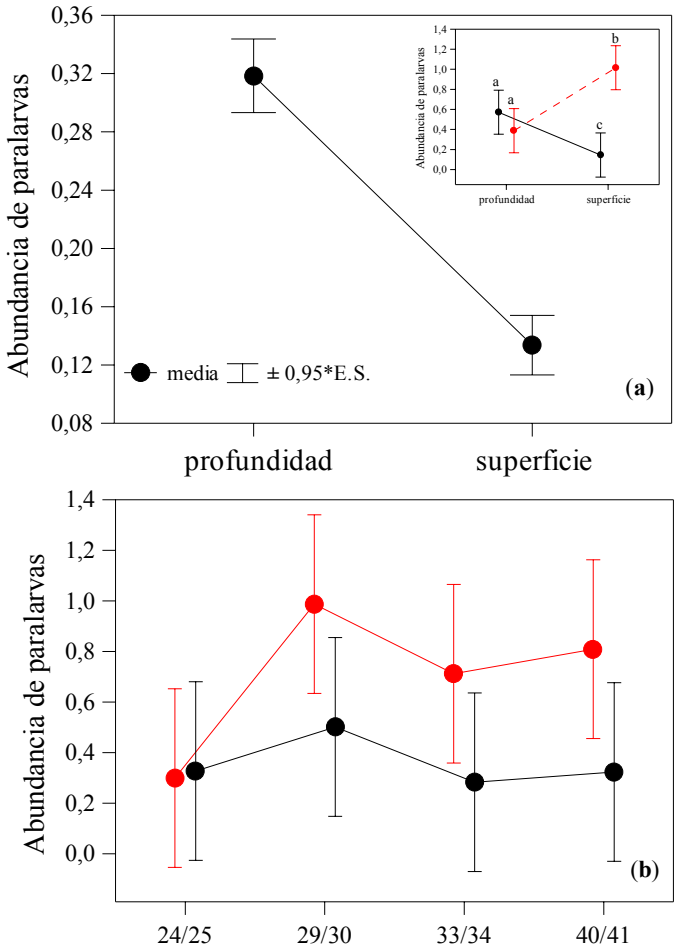


Fig. 4.10 (a) Abundancia de paralarvas en función del estrato en el que se capturaron durante todos los muestreos diurnos de 2003 a 2005 (Mann–Whitney: $P < 0{,}0001$). El inserto muestra las diferencias entre estratos durante el día (•) y la noche (•) considerando sólo los muestreos de 24 h (Kruskal–Wallis: $P = 0{,}0002$). Letras distintas indican diferencias significativas según comparaciones sucesivas de Mann–Whitney. (b) Abundancia media de paralarvas durante el día (•) y la noche (•) en los cuatro casos con muestreos de 24 h (Anexo 2).

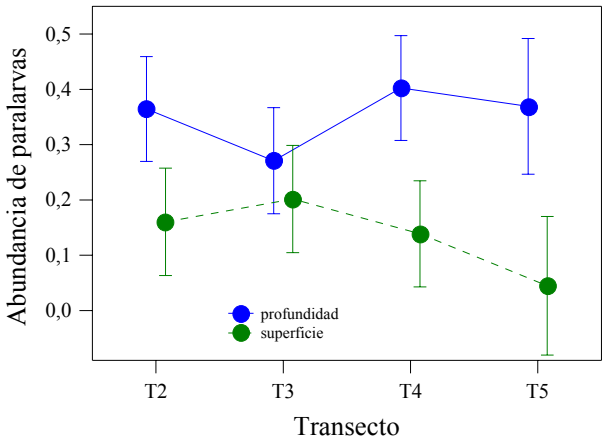


Fig. 4.11 Abundancia de paralarvas (media ±0,95 I.C.) en función del transecto en el que se capturaron durante todos los muestreos diurnos de 2003 a 2005 (Kruskal–Wallis$_{prof}$: P = 0,254; Kruskal–Wallis$_{sup}$: P = 0,124). Sólo en T3 la abundancia en ambos estratos no fue significativamente diferente (Mann–Whitney: P = 0,26).

Por último, considerando sólo los muestreos de 24 h, el gradiente ría–plataforma varió según fuera de día o de noche, aunque las diferencias entre estaciones tampoco fueron significativamente distintas ni durante el día ni durante la noche tanto en el estrato profundo como en el cercano a la superficie (P > 0,05; Fig. 4.12).

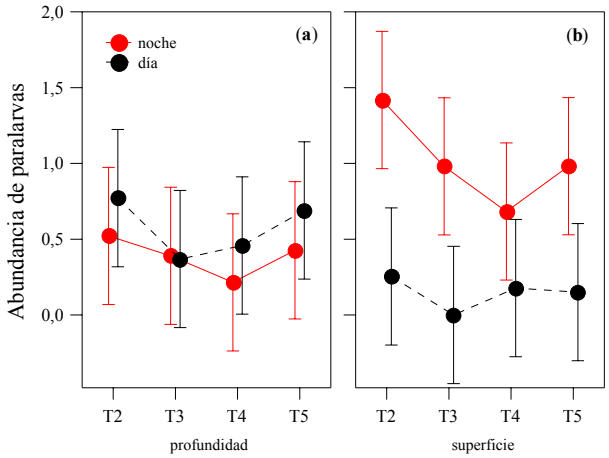


Fig. 4.12 Abundancia de paralarvas (media ±0,95 I.C.) en función del transecto (T) en el que se capturaron y el momento del día (M), considerando sólo los muestreos de 24 h, para el estrato cercano al fondo (a) [ANOVA: P (T × M) = 0,84] y en la superficie (b) [ANOVA: P (T × M) = 0,64]

4.3.2.2. Morfometría y distribución de tamaños

En las Tablas 4.5 y 4.6 se muestran las características morfológicas de las paralarvas, así como la matriz de correlaciones entre las variables. El tamaño (*ArM*, mm^2) durante el día fue mayor en profundidad que cerca de la superficie ($P < 0,05$), pero similar en ambos estratos durante la noche ($P > 0,05$; Fig. 4.13).

Tabla 4.5 Características morfológicas de las paralarvas de *O. vulgaris* capturadas desde 2003 a 2005.

Variable	*n*	Media ± DS	Rango
LT (μm)	584	2.314,4 ±233,2	3.141,3–1.648,6
LDM (μm)	584	1.707,6 ±191,1	2.480,3–964,1
LVM (μm)	581	1.375,2 ±200	1.929,9–724,6
AM (μm)	584	1.301,8 ±123,4	1.598,2–898,4
LB (μm)	553	448,8 ±72,9	716,2–274,1
DO (μm)	582	378,5 ±41,3	546,4–266,6
ArM (mm^2)	584	2,23 ±0,36	3,63–0,9
PT (mg)	584	1,38 ±0,36	2,44–0,16
NVB	565	3 ±0	3–3

Tabla 4.6 Matriz de correlaciones (*r*) y probabilidades asociadas entre variables morfométricas de las paralarvas de *O. vulgaris* capturadas desde 2003 a 2005. $n = 552$.

	LT	***LDM***	***LVM***	***AM***	***PT***	***LB***	***DO***	***ArM***
LT	1	0,9	0,64	0,3	0,3	0,46	0,42	0,77
LDM	*	1	0,7	0,3	0,3	0,4	0,43	0,8
LVM	*	*	1	0,46	0,3	0,3	0,3	0,7
AM	*	*	*	1	0,55	0,3	0,24	0,78
PT	*	*	*	*	1	0,16	0,1	0,52
LB	*	*	*	*	**	1	0,3	0,43
DO	*	*	*	*	***	*	1	0,4
ArM	*	*	*	*	*	*	*	1

*$P < 0,00001$; **$P < 0,001$; ***$P < 0,05$

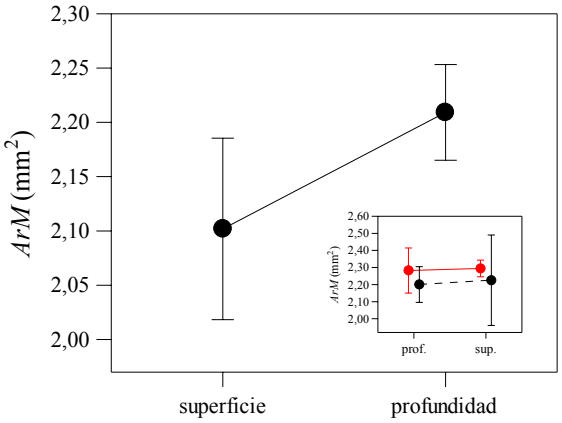


Fig. 4.13 Tamaño (*ArM*) de las paralarvas (media ±0,95 I.C.) en función del estrato en el que se capturaron durante todos los muestreos diurnos de 2003 a 2005 (ANOVA: $P = 0{,}026$). El inserto muestra las diferencias entre estratos (E) durante el día (•) y la noche (•) considerando sólo los muestreos de 24 h (M) [ANOVA: P (E × M) = 0,93].

Por otra parte, el gradiente de tamaños ría–plataforma fue significativamente distinto tanto cerca del fondo como en el estrato de superficie ($P < 0{,}001$), encontrándose las paralarvas más grandes en el transecto interior (Fig. 4.14).

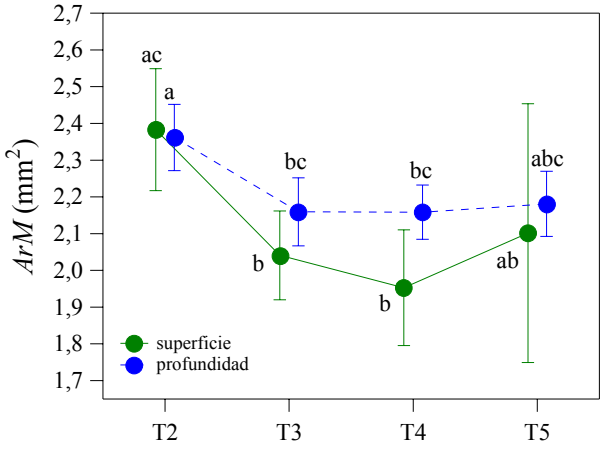


Fig. 4.14 Tamaño de las paralarvas (media ±0,95 I.C.) en función del transecto en el que se capturaron durante todos los muestreos diurnos de 2003 a 2005 (ANOVA: $P < 0{,}001$). Letras distintas indican diferencias significativas según comparaciones *a posteriori* Tukey HSD para tamaños muestrales diferentes, $P < 0{,}05$.

Por último, considerando sólo los muestreos de 24 h, la distribución de tamaños en el eje ría–plataforma varió según fuera de día o de noche, aunque las diferencias entre transectos no fueron significativamente distintas en todos los casos ni durante el día ni durante la noche, tanto en el estrato profundo como en el cercano a la superficie (Fig. 4.15).

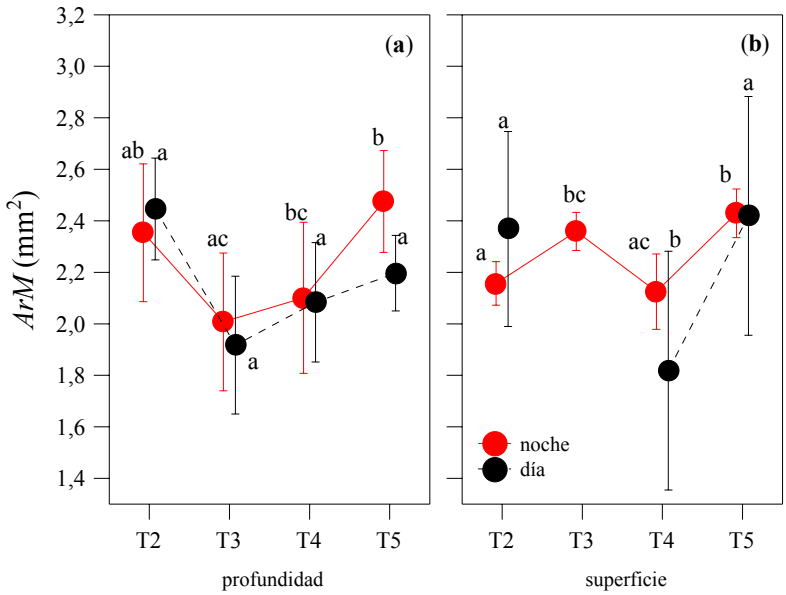


Fig. 4.15 Tamaño de las paralarvas (media ±0,95 I.C.) en función del transecto en el que se capturaron y el momento del día, considerando sólo los muestreos de 24 h, para el estrato cercano al fondo (a) y a la superficie (b). Letras distintas indican diferencias significativas según comparaciones sucesivas de Mann–Whitney ($P < 0,05$) dentro de cada estrato y momento de la captura.

4.3.2.3. Circulación residual en el caladero de las islas Cíes en respuesta al viento costero

Combinando el transporte de Ekman, $-Q_X$ (Fig. 4.4a–c), con los aportes continentales a la ría de Vigo, Q_R (Fig. 4.4d–f), se estimó la velocidad media diaria de la corriente residual (no mareal) en la estación hidrográfica 1 ($Vx_{\text{ría}}$ en cm s^{-1}) (Fig. 4.2) haciendo uso de la fórmula empírica propuesta por Piedracoba *et al.* (2005): $Vx_{\text{ría}} = 13(\pm 4)10^{-3}\overline{Q}_R - 2{,}2(\pm 0{,}2)10^{-3}\overline{Q}_X$. La Fig. 4.16 ilustra la evolución temporal de la velocidad de la corriente residual en superficie del segmento central de la ría de Vigo durante los tres años muestreados. Valores negativos indican corriente saliente (i.e. de la ría hacia la parte interna de la plataforma) y valores positivos corriente entrante (i.e. de la parte interna de la plataforma hacia la ría). El valor promedio de la corriente residual para los tres años fue de –2,7 ±4,7 cm s^{-1}, indicando, como cabría esperar en respuesta al predominio de afloramiento, una corriente residual de la ría hacia el caladero de las islas Cíes, de forma que ésta se

beneficia netamente de la producción primaria que ocurre en las rías al ser ésta transportada hacia la plataforma por la corriente residual.

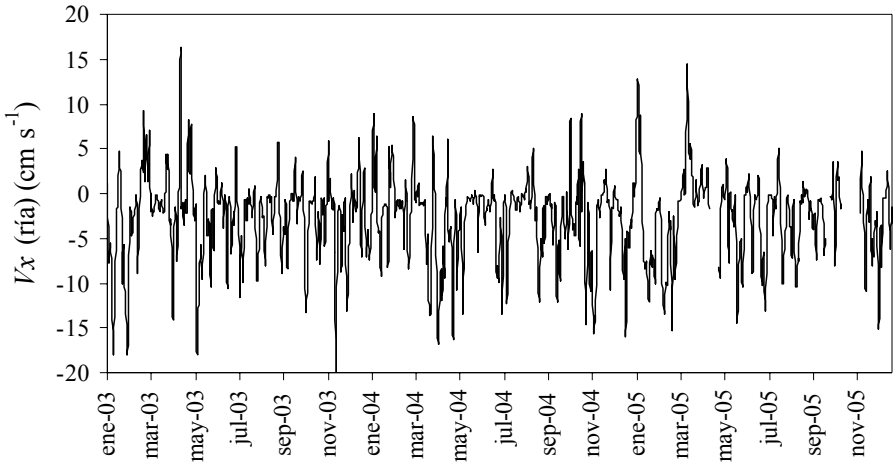


Fig. 4.16 Evolución temporal de la corriente residual de entrada (valores positivos) o salida (valores negativos) media diaria al segmento central de la ría de Vigo durante los años 2003 a 2005.

La Fig. 4.17 muestra la relación existente entre la corriente residual saliente de la ría de Vigo y la componente perpendicular de la corriente medida por el correntímetro superficial de la boya *Seawatch*. Como puede observarse, existe una correlación positiva muy significativa ($P < 0{,}0001$) entre ambas corrientes, lo cual sugiere un claro acoplamiento entre la circulación de la ría y la circulación zonal de la plataforma, de manera que: i) cuando hay transporte de la ría hacia la plataforma se produce un transporte aproximadamente de igual magnitud (la pendiente de la regresión es 1,25) desde la plataforma hacia el océano abierto; y ii) cuando hay transporte desde el océano abierto hacia la plataforma, se produce un transporte aproximadamente de igual magnitud desde ésta hacia el interior de la ría. Sin embargo, mientras que en el segmento central de la ría, debido a las constricciones geométricas de su característica forma en V, únicamente es relevante la componente zonal de la corriente residual (*Vx*), en la plataforma la componente meridional (*Vy*) es también importante.

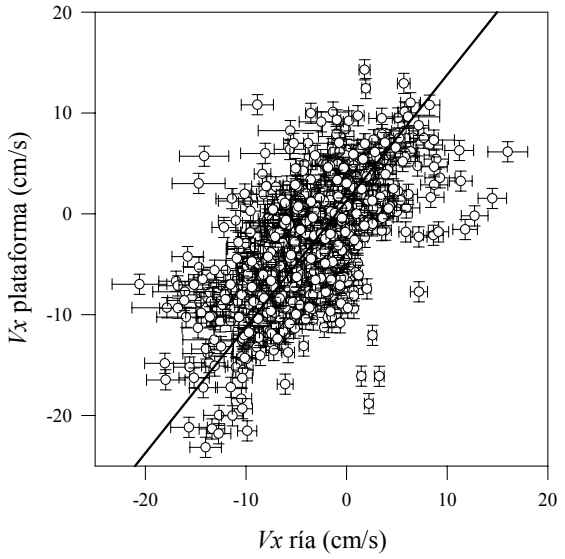


Fig. 4.17 Relación entre la velocidad de la corriente residual entrante (saliente) hacia (desde) el segmento central de la ría de Vigo y la componente zonal de la velocidad residual de la corriente registrada por el correntímetro superficial de la boya *Seawatch* de Puertos del Estado para cada día de los años 2003 a 2005. Se calculó una regresión modelo II: $y = 1{,}25*x+1{,}29$; $r = 0{,}59$; $P < 0{,}0001$

La Fig. 4.18 muestra la relación entre la velocidad del viento (Fig. 4.18a, c) y la corriente residual superficial (Fig. 4.18b, d) medidas por la boya *Seawatch* durante los períodos de muestreo en 2004 (a, b) y 2005 (c, d). Estudiando la correlación entre los promedios diarios de viento y corriente residual superficial analizados en grupos de 15 días durante los tres años estudiados, se observa que $r > 0{,}50$ únicamente en el 33% de los casos, para los cuales la celeridad de la corriente resulta ser un 1,1 ±0,4% de la celeridad del viento. Es pues evidente que: i) el viento local difícilmente puede explicar la componente meridional (*Vy*) de la corriente residual en la parte externa de la plataforma; y que, ii) ésta parece estar más relacionada con el ajuste geostrófico de gran escala que da lugar a la llamada *Corriente Ibérica hacia el Polo* (CIP) la cual fluye hacia el norte a lo largo del talud continental desde Lisboa hasta la plataforma armoricana en la Bretaña francesa (García–Soto *et al.*, 2002; Álvarez–Salgado *et al.*, 2003; Peliz *et al.*, 2005). Consecuentemente, para una correcta definición del marco hidrodinámico en el caladero de las islas Cíes se necesita tanto el viento que sopla en la plataforma, que junto con los aportes continentales nos define la circulación entre la parte

central de la ría de Vigo y el caladero, como la corriente superficial medida en la parte externa de la plataforma por la boya *Seawatch*.

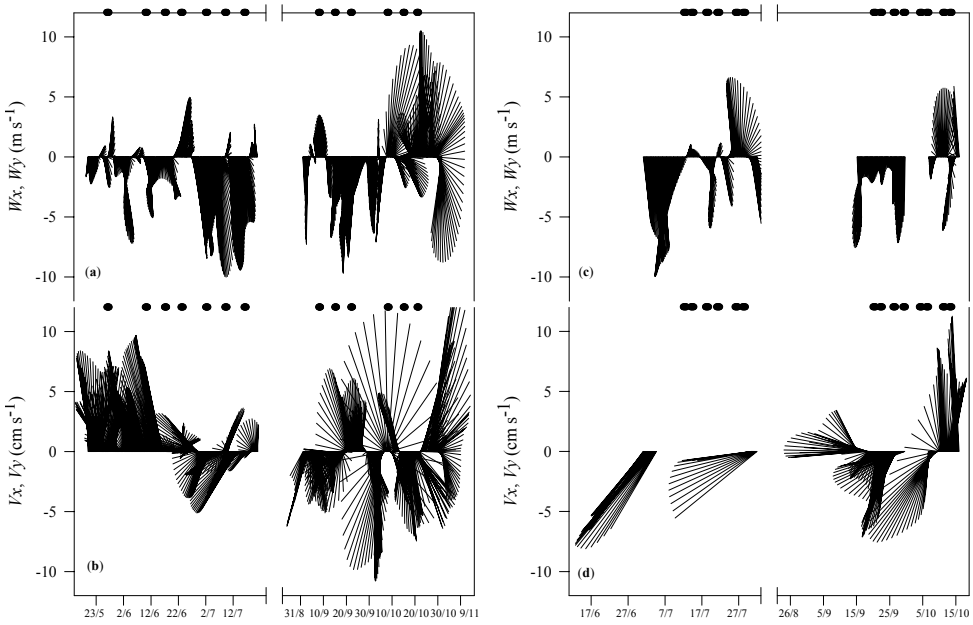
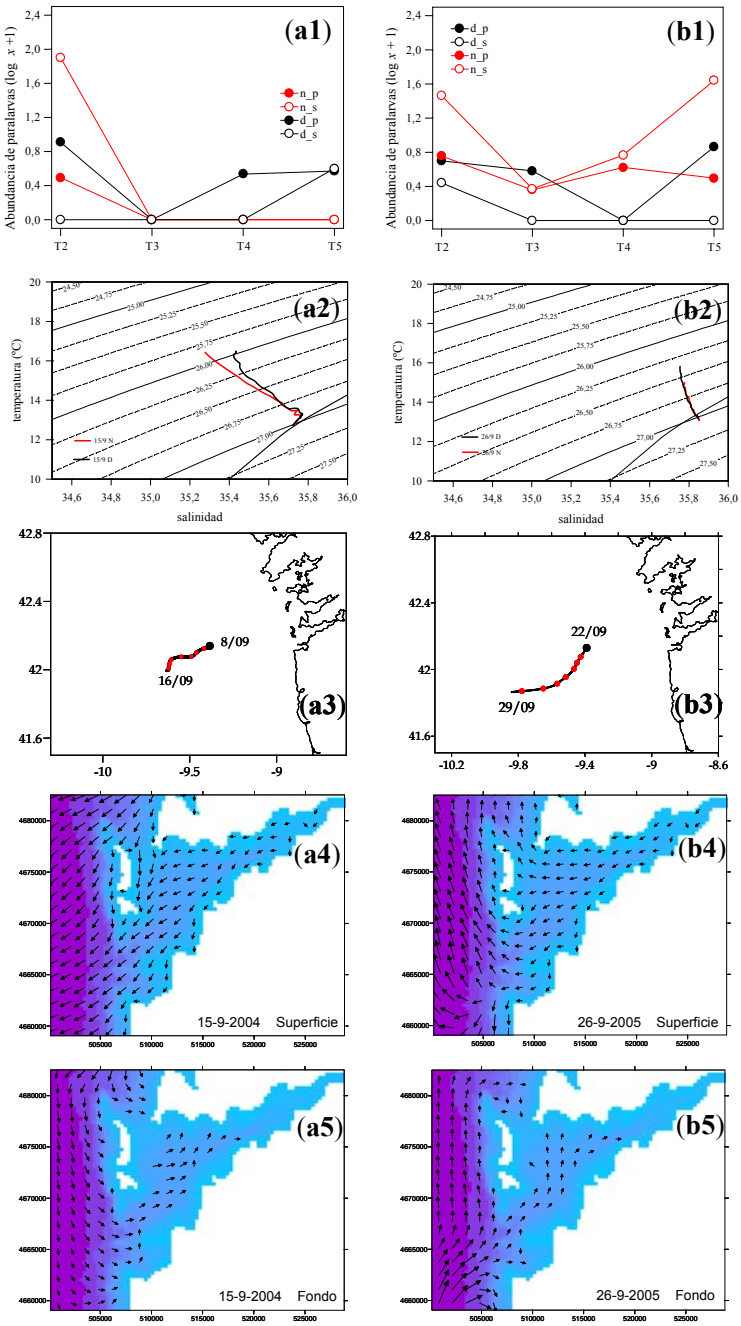


Fig. 4.18 Evolución temporal de la velocidad del viento (*Wx*, *Wy*) (a, c) y de la velocidad de la corriente residual superficial (*Vx*, *Vy*) (b, d) en el borde exterior de la plataforma (boya *Seawatch* de Puertos del estado) durante los momentos de muestreo intensivo en los años 2004 (a, b) y 2005 (c, d). Tanto en el viento como en la corriente se presenta un dato cada 3 horas. La corriente residual se ha obtenido aplicando un filtro de 30 horas a los datos de corriente registrados por la boya cada 10 minutos. Los espacios en blanco en 2005 se deben a un fallo en las mediciones de la boya. Los puntos negros denotan los días de muestreo.

4.3.2.4. Distribución de las paralarvas en relación a la circulación residual

En base a los resultados de la sección 4.3.2.3., en la Fig. 4.19 se muestran cuatro situaciones dinámicas representativas del caladero de las islas Cíes, que producen diferentes efectos sobre la distribución de la abundancia y comportamiento (i.e. migración vertical y horizontal) de las paralarvas. Para cada situación tipo se presentan las simulaciones de corrientes residuales, tanto en el fondo como en la superficie, obtenidas con el modelo HAMSOM. La otra variable importante es la corriente superficial medida en la parte externa de la plataforma por la boya *Seawatch*, que se muestra como la trayectoria virtual que seguiría una partícula

pasiva sometida a la corriente residual durante la semana anterior al muestreo considerado. Además se muestra el diagrama *t–s* correspondiente al día de muestreo. En el caso (a) del 15/9/04 se puede observar una situación de afloramiento con viento soplando del norte (Fig. 4.18), que fuerza la entrada de ACNAE por fondo y transporta las paralarvas hacia el interior de la ría, las cuales aparecen en superficie durante la noche. La salida de agua por superficie transporta las paralarvas hacia mar abierto siendo únicamente detectadas en el transecto más exterior. La abundancia de paralarvas es media (0,327 ind./1000 m^3), ya que las condiciones oceanográficas durante los días previos no favorecen su acumulación (Tabla 4.3 y Fig. 4.18). El caso (b) del 26/9/05 es similar al (a): hay presencia de ACNAE en el caladero, el afloramiento es menos intenso ($-Q_X = 270$ m^3 s^{-1} km^{-1}, frente a 94 m^3 s^{-1} km^{-1} de media durante los 5 días previos al muestreo) y la circulación residual transporta las paralarvas hacia el interior, pero también se detectan en los transectos exteriores en superficie durante la noche. La abundancia de paralarvas es media (0,323 ind./1000 m^3), pero con condiciones previas que favorecen su acumulación (Tabla 4.3). En el caso (c) del 21/10/04 se produce una relajación del afloramiento que da lugar a una inversión del patrón de circulación y a un transporte de paralarvas hacia los transectos más costeros del caladero en superficie durante la noche. La abundancia de paralarvas es alta (0,501 ind./1000 m^3) en este caso, además, las condiciones previas favorecen su acumulación (Tabla 4.3 y Fig. 4.18). Por último, el caso (d) de 11/12/03 es una situación de hundimiento invernal con baja abundancia de paralarvas (0,07 ind./1000 m^3), sólo en el transecto más exterior (Anexo 2).


(a1)
(b1)
Abundancia de paralarvas (log x+1)
n_p
n_s
d_p
d_s
T2
T3
T4
T5
(a2)
(b2)
temperatura (°C)
salinidad
15/9 N
15/9 D
26/9 D
26/9 N
(a3)
(b3)
8/09
16/09
22/09
29/09
(a4)
(b4)
15-9-2004 Superficie
26-9-2005 Superficie
(a5)
(b5)
15-9-2004 Fondo
26-9-2005 Fondo

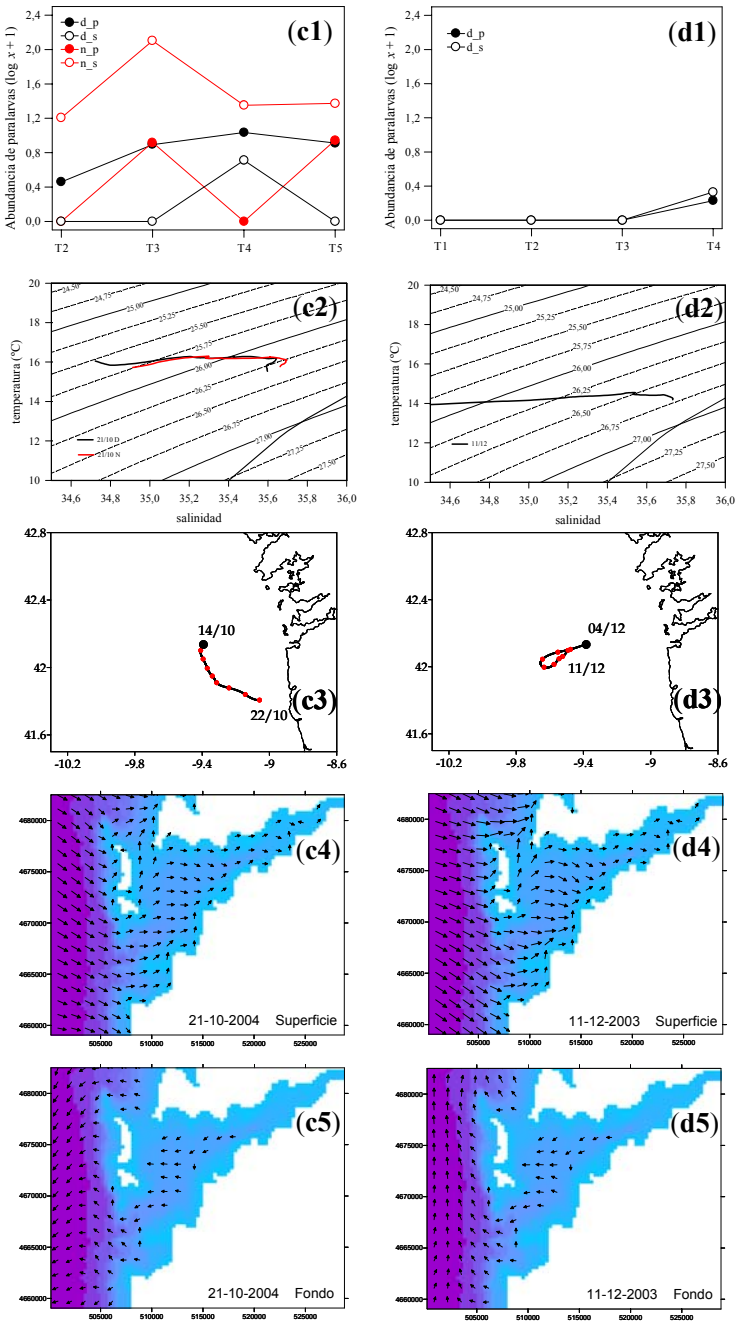


Fig. 4.19 Distribución horizontal y vertical de paralarvas, diagrama *t–s*, vector progresivo de corriente residual en la boya *Seawatch* la semana anterior al muestreo y simulación de las corrientes en superficie y fondo con el modelo HAMSOM en situaciones de afloramiento intenso (a, 15/9/04), afloramiento moderado (b, 26/9/05), relajación (c, 21/10/04) y hundimiento invernal (d, 11/12/03).

4.4. Discusión

Los factores que determinan el éxito del reclutamiento en los cefalópodos que soportan explotaciones comerciales (loligínidos, omastréfidos y octopódidos, principalmente) dependen de las interacciones entre las masas de huevos, larvas y prerreclutas con el ambiente prevaleciente en cada fase (Rodhouse *et al*., 1992). Por lo tanto, los muestreos de paralarvas deben potenciarse, pues son fundamentales para el estudio de la distribución, biología y áreas de puesta que afectan a la estructura de las poblaciones (Piatkowski, 1998). Sin embargo, las bajas abundancias que se obtienen y su distribución dispersa son los principales factores limitantes a la hora de investigar patrones de variación de corta escala espacio–temporal y buscar relaciones con el ambiente (Vecchione *et al*., 2001). Si los estudios que combinan oceanografía con paralarvas son escasos, aquéllos en los que se investiga la influencia que tienen las condiciones hidrográficas en áreas de afloramiento sobre las mismas, son apenas existentes (Roberts y van den Berg, 2002; Zeidberg y Hamner, 2002).

La población de *O. vulgaris* del noroeste de la península Ibérica presenta un claro pico de eclosión en los meses de fin de verano y otoño (Fig. 4.3). Este resultado confirma el patrón reproductivo de la especie en aguas gallegas, definido por un intenso período de puesta en primavera (capítulo 3). Ello implicaría una duración del desarrollo embrionario de un máximo de cuatro meses, alargado por las bajas temperaturas del fondo durante los meses de mayor intensidad del afloramiento. Hasta donde llega nuestro conocimiento, sólo hay un estudio previo de abundancia de paralarvas de *O. vulgaris* que describa su ciclo anual: el de Sakaguchi *et al*. (1999) en aguas japonesas. Estos autores muestran un pico de máxima distribución en octubre, lo cual sugiere un ciclo reproductivo similar.

Las condiciones hidrográficas encontradas durante los tres años de muestreo no difieren de las descritas en los numerosos estudios realizados en la misma área (Álvarez–Salgado y Fraga, 2006; Álvarez–Salgado *et al*., 2006a; Arístegui *et al*., 2006). Así, el afloramiento estival, con pulsos de tensión/relajación de 10–20 días

de duración, y episodios transitorios de hundimiento, en respuesta al viento costero (Álvarez–Salgado *et al*., 1993; Torres *et al*., 2003), será el factor al cual se han acoplado tanto la puesta como la eclosión de *O. vulgaris* en esta área. Que la eclosión se produzca evitando los meses más dispersivos es una estrategia común entre otros invertebrados y vertebrados con larvas planctónicas (Shanks y Eckert, 2005).

Los cambios observados en la abundancia de paralarvas entre muestreos consecutivos se relacionan con variaciones en las condiciones químicas, y los modelos obtenidos explican mayor porcentaje de variabilidad cuando la distancia entre muestreos se reduce. Esto tiene relación con la dinámica de la ría de Vigo y su entorno, que responde rápidamente a los forzamientos externos (Piedracoba *et al*., 2005), lo cual sugiere que todos los procesos biogeoquímicos que tienen lugar en la columna de agua responden, igualmente, de forma inmediata o con pequeños retrasos. Concretamente, disminuciones del nitrato de fondo, y del amonio y clorofila medios en la columna de agua se asocian a incrementos en la abundancia de paralarvas. Un descenso en la concentración de nitrato de fondo se relaciona con una relajación del afloramiento costero durante la cual el ACNAE pasa a ser sustituida por agua subsuperficial de la ría, que ocupa niveles más someros durante el afloramiento previo (Álvarez–Salgado *et al*., 1996). Una vez retirado el efecto del afloramiento, un descenso de la concentración media de amonio en la columna de agua se relaciona con la utilización de sales nutrientes por parte del fitoplancton para producir material biogénico transferible en cadena trófica. Finalmente, una vez retirados los efectos del afloramiento y la producción de material biogénico, un descenso en la concentración de clorofila se relaciona con el consumo de material biogénico para transferirse en cadena trófica. Por lo tanto, esto sugiere que la sucesión de pulso de tensión/relajación de afloramiento favorece el incremento del número de paralarvas en el área de muestreo. Aumentos que podrían ser debidos a que estas condiciones favorecen la acumulación de paralarvas presentes en el sistema, una reducción de la mortalidad natural y mayor éxito alimenticio por reducción de la turbulencia y acumulación de presas o la incorporación de

individuos de otras latitudes o recién eclosionados. Por otra parte, un afloramiento persistente puede dar lugar a ligeras pérdidas por dispersión, aunque el descenso de abundancia más grande encontrado tuvo lugar durante un evento de hundimiento muy fuerte.

La distribución de las paralarvas viene determinada por el momento del día en que se capturen: están en superficie durante la noche y en profundidad durante el día, lo cual sugiere un patrón migratorio clásico dentro los organismos planctónicos (*DVM* en sus siglas en inglés). Las migraciones de fases tempranas de cefalópodos no están muy estudiadas en comparación con larvas de otros organismos o sus fases juveniles y adultas más accesibles (Roper y Young, 1975). No obstante, aunque la distribución vertical de las paralarvas de cefalópodos es mayoritariamente superficial o tiene relación con factores como la termoclina o la picnoclina, en la mayoría de las familias es característica dentro de cada especie y varía con el tamaño de los individuos o el hábitat que ocupen (Bower y Takagi, 2006). La abundancia de paralarvas y su comportamiento migratorio vertical, junto con la circulación residual y el acoplamiento plataforma–ría (Fig. 4.17) son los factores que afectan a la distribución horizontal de las paralarvas en distintas condiciones hidrográficas. De tal manera que, cuando se dan condiciones de afloramiento, la circulación residual transporta paralarvas por el fondo hacia la costa y las dispersa hacia la plataforma por la superficie (Fig. 2.14; 4.19a). En situaciones en las que la corriente sea menos intensa y haya unas condiciones de relajación del afloramiento las paralarvas se distribuyen de manera más uniforme (Fig. 4.19c). Además, la abundancia será mayor por que dichas condiciones favorecen los incrementos (ec. 4.5 y 4.6). El que la circulación residual transporte las paralarvas hace pensar en que éstas se comporten como partículas pasivas, pues la velocidad de la corriente residual (Fig. 4.16) es normalmente mayor a la velocidad de natación de las paralarvas en sus primeros 15 días de vida (<3 cm s^{-1}; Villanueva *et al*., 1996). Sin embargo, el comportamiento migratorio vertical hace que las paralarvas sean retenidas en la costa a pesar del afloramiento (Fig. 4.20).

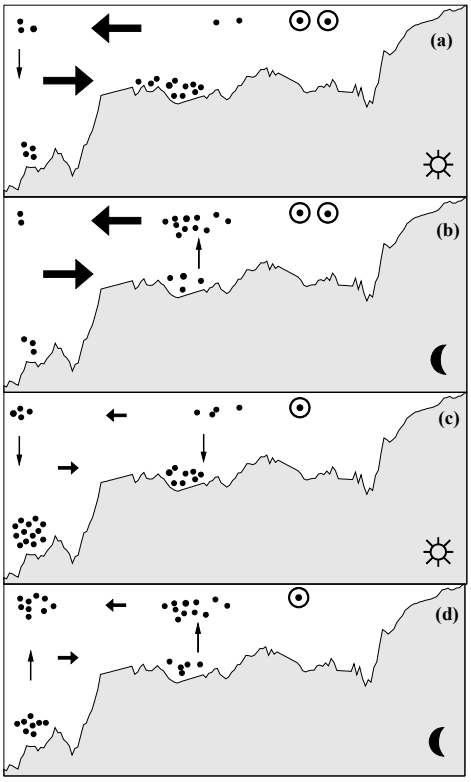


Fig. 4.20 Modelo general de transporte de paralarvas durante el afloramiento, en el que habrá un flujo hacia la costa en profundidad y hacia mar abierto en superficie (a). La migración vertical favorece la retención en la costa (b). Cuando el afloramiento reduce su intensidad o se relaja, la circulación es menos fuerte, la distribución es más uniforme y se favorecen los incrementos de la abundancia (c y d).

La merma en el reclutamiento de organismos meroplanctónicos se ha asociado a la dispersión provocada por el afloramiento, mientras que la retención ocurre durante períodos de hundimiento o relajación (Wing *et al*., 1998). Sin embargo, los patrones de dispersión son más complejos y dependen de las interacciones entre los forzamientos físicos y el comportamiento larvario en cuanto a su posición en la columna de agua (por ej. en bivalvos Shanks y Brink, 2005; en crustáceos Marta–Almeida *et al*., 2006 o en peces Santos *et al*., 2006). Incluso hay organismos que realizan migraciones inversas (*rDVM*) para evitar el transporte hacia mar abierto durante períodos de afloramiento (por ej. el gasterópodo *Concholepas concholepas* en el afloramiento Chileno, Poulin *et al*., 2002). Estos resultados sugieren la confirmación de lo propuesto por Rocha *et al*. (1999) y González *et al*. (2005), quienes hipotetizaron sobre la relación entre la distribución y movimiento de las

paralarvas durante el afloramiento siguiendo el patrón de circulación de corrientes descrito por Souto *et al*. (2003).

En cuanto al rango de tamaño observado se refiere, no parece que sea un factor discriminatorio en el poder de migración vertical y el transporte horizontal (en general el tamaño en los muestreos de 24 h no difiere entre estratos y momento de la captura Fig. 4.13 y 4.15, y los modelos con "biomasa" como variable dependiente son similares a los que tienen simplemente la abundancia como variable respuesta ec. 4.7 y 4.8). Por lo tanto, esto sugiere que los aumentos de abundancia se producen, fundamentalmente, por condiciones que favorecen la retención y acumulación de individuos ya presentes en el sistema. Asimismo, podría ocurrir que otros individuos se incorporaran a la zona estudiada provenientes del norte o del sur (Souto *et al*., 2003), o bien que se acumulasen en la convergencia de la corriente que entra en la ría por la boca norte y la que sale de la propia ría contra las islas Cíes en condiciones de afloramiento (Fig. 2.14). En cualquier caso, asumimos que todas las paralarvas capturadas son recién eclosionadas, dado que sólo tienen tres ventosas, al igual que en otros estudios donde hasta un 93% de las paralarvas capturadas están en este estado (Sakaguchi *et al*., 1999), o nunca son mayores de 10 días de edad, de acuerdo con los tamaños medidos (Villanueva, 1995). Por otra parte, las tallas de paralarvas de *O. vulgaris* en las aguas gallegas son marcadamente menores que aquellas medidas en otras áreas o en experiencias de cultivo (Villanueva, 1995; Sakaguchi *et al*., 1999). Las diferencias de tamaño pueden ser explicadas debido a que la temperatura influye en el crecimiento de los cefalópodos durante todo su ciclo de vida. Los recién nacidos a temperaturas más cálidas han experimentado también temperaturas de incubación más altas durante el desarrollo embrionario, y por lo tanto eclosionarán a mayores tamaños (Sakaguchi *et al*., 2002; Forsythe, 2004; Pecl *et al*., 2004). Además, en esta especie se ha comprobado que es la temperatura de incubación junto con el peso de la hembra los factores que determinan el tamaño de las paralarvas (Sakaguchi *et al*., 2002). Por otra parte, la fijación y conservación puede causar un

encogimiento del tamaño de las paralarvas (por ej. de hasta un 10% en la *LDM* según Villanueva, 1995) que aquí no se ha considerado.

Algo común a otros estudios (Takeda, 1990; Sakaguchi *et al*., 1999; Salman *et al*., 2003) es la no captura de ejemplares más grandes en cualquier época del año, pero sobre todo durante los meses de otoño e invierno. Tras el pico de eclosión en septiembre y octubre debería ser en esta época cuando tuviesen una presencia continua en la columna de agua, prolongando su estancia en el plancton hasta el final del invierno o el principio de la primavera debido a las bajas temperaturas invernales (Fig. 2.11a). La imposibilidad de capturarlas –capturar larvas de cefalópodos de gran tamaño es raro en muchas especies y se han propuesto posibilidades tales como que las redes no son adecuadas o que las larvas son capaces de evitarlas– hace que desconozcamos el efecto que puedan tener estructuras como la CIP, que se sugiere actúan también como factor de retención de otras larvas y huevos en la costa en esta misma área (Santos *et al*., 2004).

Por lo tanto, los resultados de esta sección sugieren que en los momentos de relajación del afloramiento (ec. 4.7 y 4.8) se producen incrementos de la abundancia de paralarvas que vienen dados por la retención y acumulación de individuos presentes en el sistema y que cuentan con mayor supervivencia gracias a la mejor alimentación por acumulación de otros componentes del zooplancton y menor turbulencia. No obstante, también podrían incorporarse individuos de otras latitudes o procedentes de eclosiones recientes. El afloramiento, como en otras áreas (Faure *et al*., 2000), actuaría como un mecanismo favorecedor del desplazamiento costero de paralarvas. Para que dicho transporte se haga efectivo no se pude desligar del comportamiento migratorio de esta especie que ayudaría a mantener las paralarvas en una suerte de celda que seguiría la circulación residual del agua (Fig. 4.20). Así, como ocurre con otras larvas (Ma *et al*., 2006; Yannicelli *et al*., 2006), la influencia del afloramiento/hundimiento costero es específica, y ésta dependerá de la circulación del agua, del comportamiento de la propia larva y de donde provengan éstas.

Capítulo 5: Modelo de Entrevistas

5.1. Introducción

La mayoría de los estudios publicados hasta la fecha sobre la pesquería de *O. vulgaris* se refieren al análisis de series temporales de capturas mensuales (Quetglas *et al*., 1998), o a tendencias en desembarcos y esfuerzos durante un largo período de tiempo (Sánchez y Obarti, 1993; Hernández–García *et al*., 1998; Tsangridis *et al*., 2002). Sin embargo, los estudios de gestión de la pesquería de pulpo son escasos y están basados en modelos clásicos de dinámica de poblaciones y ampliamente aplicados a la gestión pesquera de diferentes especies de peces (Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979; Jouffre *et al*., 2002; Jouffre y Caverivière, 2005). Estos modelos son más apropiados para recursos demersales y pelágicos y para la gestión de pesquerías industriales de peces (Caddy, 1999) que para el modelado de la dinámica de poblaciones de especies de invertebrados, sobre todo de vida breve, como la mayoría de los cefalópodos (Perry *et al*., 1999). Por ello, en esos casos, se aplicaron otros modelos (Pierce y Guerra, 1994), y las tendencias más modernas contemplan alternativas de gestión en los que se incorporan parámetros sociales, económicos y políticos (Freire y García–Allut, 2000; Freire *et al*., 2002).

Galicia es la principal región pesquera de España y una de las más importantes en la Unión Europea (UE). Las pesquerías artesanales de Galicia muestran una gran complejidad y son muy importantes desde perspectivas socioeconómicas, culturales y ecológicas tal y como se muestra en un detallado estudio realizado por Freire y García–Allut (2000). Tomando como referencia el censo oficial de la flota artesanal gallega actualizado en 2005, había aproximadamente 5.000 barcos operando en las rías y el litoral. Además, estas pesquerías artesanales son multiespecíficas y utilizan una gran variedad de artes. Los cefalópodos (pulpo, choco y calamar) son uno de los recursos explotados más importantes en esta área, siendo el pulpo común la principal pesquería en volumen de capturas.

Hasta la fecha, hay una absoluta carencia de planes de explotación específicos o estrategias de cogestión en Galicia para esta especie, debido a la complejidad de

las pesquerías en estas aguas por la incidencia de numerosos factores humanos y otros componentes implicados en la actividad pesquera (ver Freire y García–Allut, 2000). Desde 1994, el gobierno de Galicia ha mantenido un programa que tiene como objetivo la recopilación de las estadísticas pesqueras (antiguo "Servicio de Información Pesquera" o SIP, actualmente "Plataforma Tecnológica de la Pesca", www.pescadegalicia.com). Sin embargo, esta información es incompleta y no aporta los estándares de calidad y detalle necesarios para llevar a cabo una gestión efectiva de esta especie o cualquier otro recurso (Molares y Freire, 2003).

En pesquerías de pequeña escala se han propuesto y aplicado diferentes metodologías y modelos para estimar capturas por unidad de esfuerzo, CPUE (Gómez–Muñoz, 1990; Hoening *et al*., 1997; Pollock *et al*., 1997; Kirchner y Beyer, 1999; Neis *et al*., 1999). Entre ellos cabría destacar el modelo desarrollado por Gómez–Muñoz (1990), un modelo sencillo para estimar CPUE y capturas totales en pesquerías artesanales multiespecíficas. Este modelo se aplicó a la pesquería del calamar con poteras en la costa gallega (Simón *et al*., 1996), y su fiabilidad fue evaluada en la pesquería de rape en Gran Sol por Rocha *et al*. (2004). Este modelo comprende la realización de encuestas entre personal diverso relacionado con el sector pesquero. La información obtenida en estas entrevistas proporciona los datos requeridos para introducir los parámetros básicos del modelo, que es luego aplicado para estimar CPUE y capturas totales durante la temporada de pesca.

La variedad de artes locales usadas en la pesquería artesanal de pulpo han sido descritas por Guerra (1981; 1997), siendo la nasa el arte que se usa principalmente. Esta especie se pesca hasta un máximo de 150 m de profundidad a lo largo de la costa gallega, incluyendo las rías. El desplazamiento de los barcos está comprendido entre 0,3 y 46,6 toneladas de registro bruto (TRB), con una media de 4,1 TRB. La eslora de los barcos varía entre 3 y 20 m, con una media de 7,8 m y su tripulación está comprendida entre una y cinco personas dependiendo de la eslora. Hasta septiembre de 2000, un total de 1.440 barcos tenían permiso para usar nasa de pulpo, sin embargo, el 98% de los mismos no tenían registrada esta arte

exclusivamente, sino que además tenían permisos para trabajar con otras artes dirigidas a la captura de otras especies. El gobierno autonómico (Xunta de Galicia) permite tener registradas hasta un máximo de cinco artes por barco (PERMEX) y los armadores, de acuerdo con la ley (DOG, 04/11/2004), deben informar a las autoridades cuando cambian de arte durante la temporada de pesca. Desafortunadamente, esta información no es accesible y por ello, es imposible precisar el esfuerzo efectivo en lo referente al número de barcos que pescan pulpo en cada puerto.

El objetivo de este capítulo es estimar las CPUE y el nivel de capturas totales de la pesquería artesanal de pulpo a lo largo de la costa gallega, aplicando un modelo basado en una encuesta breve y específica. Para comprobar el ajuste del modelo, las capturas totales estimadas en una serie de puertos se comparan con los datos procedentes de fuentes oficiales. Los desajustes en el volumen de capturas de esta especie se discuten dentro del contexto de la complejidad que planea sobre las pesquerías artesanales gallegas.

5.2. Material y métodos

5.2.1. Muestreo y área de estudio

Entre enero y abril de 1998 se efectuaron visitas preliminares a 65 puertos gallegos con barcos con el arte nasa de pulpo registrada. El objetivo era establecer contacto con las tripulaciones y determinar la magnitud de la pesquería en términos de capturas, distribución del esfuerzo y número de barcos. Posteriormente, entre abril de 1998 y septiembre de 2000, se realizaron 148 entrevistas personales en 38 puertos (Anexo 3), principalmente a personas que dedican la mayor parte de la temporada a pescar pulpo. Como estas entrevistas inquieren por los datos más recientes, los valores obtenidos a partir de ellas se consideraron válidos para el período 1997–2000.

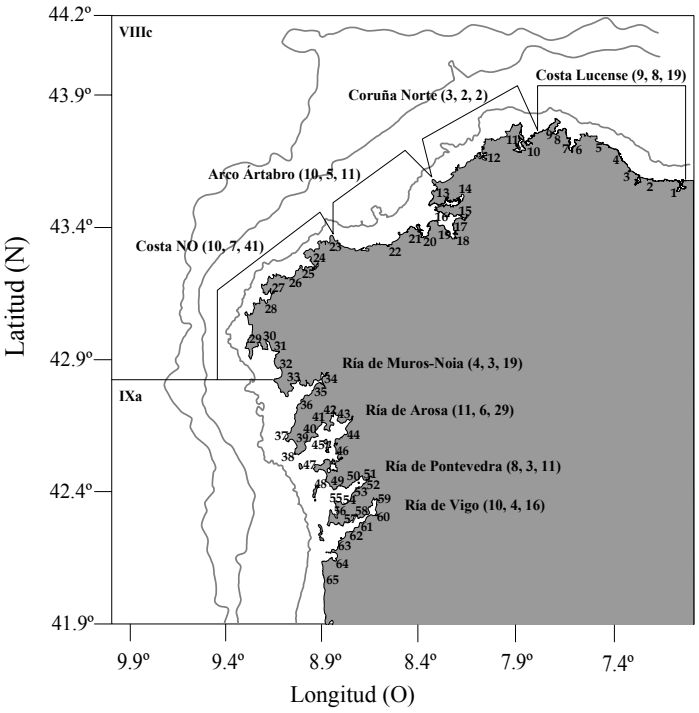


Fig. 5.1 Área de estudio dividida en las zonas VIIIc y IXa de ICES. Se muestran, también, las regiones costeras pertenecientes a dichas áreas, y entre paréntesis el número de puertos con barcos con nasa registrada, el número de puertos en que se hicieron entrevistas y el número de entrevistas realizadas. Los números a lo largo de la costa indican los diferentes puertos considerados y nombrados en la Tabla 5.3.

La costa gallega se dividió en dos áreas (Fig. 5.1) correspondientes a las divisiones ICES VIIIc (comprende la costa Lucense, el Arco Ártabro, Coruña norte y costa Noroeste), y IXa (comprende las rías de Muros–Noia, Arosa, Pontevedra y Vigo). De acuerdo con estos caladeros diferentes, la distribución del esfuerzo de muestreo a lo largo de todos los puertos se llevó a cabo tratando de concentrar las entrevistas en aquellos puertos con mayor número de barcos (había más barcos en el área IXa, pero más concentrados en menor número de puertos) y alta variabilidad de capturas. Además, razones logísticas y de recursos condicionaron el esfuerzo de muestreo. De esta forma, se realizaron un total de 73 entrevistas en 22 puertos pertenecientes a la división VIIIc y 75 entrevistas en 16 puertos en el área IXa (Fig. 5.1). El tamaño muestral adecuado (número de entrevistas, *n*) en cada uno de los

caladeros se calculó de acuerdo con Townend (2002), asumiendo que la captura media se distribuye normalmente cuando *n* es suficientemente grande:

$$n \geq \left(\frac{d.t. \times t_{gl,\ 0,05}}{IC} \right)^2 \qquad (5.1)$$

La desviación típica (*d.t.*) de la variable "captura media" debe ser conocida por muestras previas, el valor de la distribución–*t* tiende a 1,96 para *g.l.*= ∞. Se consideró un 95% de intervalo de confianza (*IC*).

5.2.2. Aplicación del modelo

El modelo de Gómez–Muñoz (1990), modificado por Rocha *et al*. (2004), se aplicó en este estudio para estimar capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) y capturas totales en la pesquería de pulpo con nasa a lo largo de la costa gallega. Los datos requeridos por el modelo se obtuvieron siguiendo el protocolo descrito por Rocha *et al*. (2004).

5.2.2.1. Parámetros y variables

Los datos que proporcionan los parámetros básicos requeridos por el modelo se obtuvieron de las entrevistas (Tabla 5.1). También se calculó el conjunto de variables secundarias, que dependen del tipo de decrecimiento de la curva de capturas. El tipo de curva fue definido por su grado de asimetría, medido por *TE* (tiempo transcurrido), el cual representa una aproximación desde el mínimo o máximo a/o desde el máximo de capturas por lance ($C_{max,}$ Tabla 5.1). Los datos fueron transformados en función del tiempo ($x(t)$), para asegurarse que el mes de capturas máximo coincide con el origen ($x(M)=0$) y hacer la distribución más simétrica. Esta variable ($x(t)$) tiene diferentes valores para cada mes representado en la temporada de pesca. El término 'mes' se usó para calcular $x(t)$ en todos los casos. La tercera variable es una función ponderada en el tiempo $f(x)$, que incrementa el peso del mes con capturas máximas (M) y decrece para los meses restantes. Estas tres variables fueron calculadas de acuerdo a la metodología descrita en Rocha *et al*. (2004).

5.2.2.2. CPUE mensuales y estimación de capturas totales

La captura por lance mensual media (CPUE en kg lance^{-1}) para un barco naseiro fue entonces estimada en base a una distribución uniforme de:

$$\mathrm{CPUE} = \frac{C_{\max}(f(x(t)) - f(I)) + C_{\min}(1 - f(x(t)))}{1 - f(I)} \qquad (5.2)$$

Para evitar valores negativos se consideraron períodos de 24 meses. La determinación de las capturas y la distribución de CPUE se describen en el Apéndice de Rocha *et al*. (2004). El error estándar CPUE (e.s.$_{\mathrm{CPUE}}$) se calculó siguiendo la ecuación:

$$\mathrm{e.s.}_{\mathrm{CPUE}} = \frac{f(x)f(I)(\mathrm{maxCPUE} - \mathrm{minCPUE})}{n+1} \times \sqrt{\frac{nf(I)^2 - 2f(I) + n}{n+2}} \qquad (5.3)$$

donde n es el número de entrevistas y $x(t)$ fue sustituido por x para simplificar la ecuación.

La captura total por mes (C_{tot} en kg) se estimó mediante la ecuación:

$$\mathrm{C_{tot}} = \mathrm{CPUE} \times N \times v \qquad (5.4)$$

donde N es el número medio de lances por salida y v es el número medio de salidas por mes (Tabla 5.1). El error estándar de C_{tot} (e.s.$_{\mathrm{Ctot}}$) fue calculado siguiendo la ecuación:

$$\mathrm{e.s.}_{\mathrm{Ctot}} = \frac{f(x)f(I)(\mathrm{maxC_{tot}} - \mathrm{minC_{tot}})}{n+1} \times \sqrt{\frac{nf(I)^2 - 2f(I) + n}{n+2}} \qquad (5.5)$$

Finalmente, la captura total (CT en t) para toda la flota a lo largo de la temporada de pesca en cada puerto se estimó como sigue:

$$\mathrm{CT} = \left(\sum_{1}^{\mathrm{L}} \mathrm{C_{tot}} \right) \times \mathrm{B} \qquad (5.6)$$

donde el sumatorio comprende desde enero (1) hasta diciembre (L), y B es un parámetro que convierte a la pesquería en monoespecífica. En realidad, lo que mide B es el esfuerzo en cada puerto en términos de número efectivo de "barcos virtuales" en la flota, por puerto y cuya explotación está dirigida al pulpo común. Conociendo que la flota artesanal se caracteriza por ser multiarte, y debido a la falta

de información a la hora de conocer la agenda específica que describa cuando un barco está utilizando cada arte (ver introducción), B se estimó utilizando los barcos registrados en la página oficial de las pesquerías gallegas (www.pescadegalicia.com) hasta septiembre de 2000. Así, el número de barcos virtuales pescando exclusivamente *O. vulgaris* se estimó considerando el número de artes que puede usar cada barco (nº de artes registradas o PERMEX), y asumiendo que un barco distribuye el esfuerzo equitativamente entre cada arte (i.e. un barco con dos artes diferentes tendrá un valor de 0,5). El valor de B se calculó, posteriormente, sumando el número de barcos naseiros virtuales en cada puerto.

Las capturas totales de pulpo común para toda la flota gallega artesanal fueron obtenidas sumando las capturas de cada puerto (CT) durante la temporada de pesca.

5.2.2.3. Datos espurios

Fueron identificados de acuerdo con Rocha *et al*. (2004) y usando gráficos de cajas y bigotes usando el programa STATISTICA 6.

5.2.2.4. Comparación de las capturas estimadas y oficiales

La tendencia del ciclo anual de capturas oficiales disponibles desde 1997 a 2000 (Co en t) se comparó con la tendencia de la estimación de capturas totales (CT en t) en esos mismos puertos en un año 'ideal'. Para comprobar el ajuste del modelo, los resultados de salida se correlacionaron con los datos oficiales disponibles en un conjunto de 35 puertos (19 en VIIIc y 16 en IXa). Es decir, las capturas totales estimadas (CT) se correlacionaron con las estadísticas oficiales de capturas anuales medias desde 1997 a 2000 (Co) en cada uno de los 35 puertos. Para realizar estas comparaciones se utilizó la correlación de Pearson.

5.3. Resultados

Se realizaron un total de 148 entrevistas al sector naseiro de pulpo en 38 puertos gallegos seleccionados. De entre éstas, 73 entrevistas proceden de pescadores que

operan en aguas de la división VIIIc, y 75 de pescadores que operan en aguas de IXa (Fig. 5.1). Considerando la *d.t.* = 45,4 kg de la población en aguas VIIIc y siendo el 95% de límite de confianza sobre 11 kg del valor verdadero, el resultado muestral mínimo estimado (nº de entrevistas) resultó n = 65. En aguas de la división IXa, siendo *d.t.* = 33,8 kg y 95% de confianza sobre 8 kg, el tamaño muestral mínimo obtenido resultó de n = 69.

Tabla 5.1 Valor de los parámetros básicos requeridos para introducir en el modelo y obtenidos por las entrevistas para la pesquería artesanal de pulpo en ambas áreas.

Parámetros del modelo	**VIIIc**	**IXa**
Mes en el cual empieza la temporada de pesca (S)	7	7
Duración de la temporada de pesca en meses (L)	12	12
Tasa de decrecimiento de las capturas (I)	1	1
Mes en el cual se obtiene el máximo de capturas (M)	12	1
Captura máxima en un lance (C_{max})*	62,6	40,2
Captura mínima en un lance (C_{min})*	12,7	7
Número medio de salidas al mes (v)	18,8	19,7
Número medio de lances en una salida (N)	1,5	2,5

*El entrevistador debe preguntar por las capturas máximas y mínimas 'medias' en un lance durante la temporada de pesca.

La Tabla 5.1 muestra los valores de los parámetros básicos para introducir en el modelo, calculados a partir de las entrevistas realizadas en ambas áreas. Las estimaciones mensuales de CPUE, capturas totales (C_{tot}), valores medios mensuales, así como los errores estándar (e.s.) se muestran en la Tabla 5.2. En la Fig. 5.2 se ilustran las curvas estacionales de CPUE para un barco naseiro en las divisiones VIIIc y IXa durante la temporada de pesca. Ambas tendencias de CPUE estimadas por el modelo describen un decrecimiento lento hacia el final de la temporada de pesca (curva tipo 1) con un máximo localizado en diciembre y enero para las áreas VIIIc y IXa, respectivamente.

En la pesquería de *O. vulgaris* del área VIIIc intervienen 169 "barcos virtuales" en 32 puertos, mientras que 191 "barcos virtuales" operan en 33 puertos en el área IXa (Tabla 5.3). Basándose en las estimaciones del modelo, y considerando la medida de esfuerzo en cada puerto (B), se calcularon la media, máximo y mínimo de capturas totales para ambas pesquerías de pulpo. Las capturas totales estimadas

por el modelo para las divisiones VIIIc y IXa fueron de 2.528 t y 2.686 t, respectivamente (Tabla 5.3).

Tabla 5.2 CPUE mensuales (en kg lance^{-1}) y capturas totales (C_{tot} en kg) para un barco artesanal estimadas por el modelo. e.s.: Error estándar de CPUE y capturas totales.

	VIIIc		**IXa**	
	CPUE	**C_{tot}**	**CPUE**	**C_{tot}**
Enero	60,9	1.716	40,2	1.979,8
Febrero	55,7	1.572,1	38,5	1.897,6
Marzo	47,7	1.345,1	33,7	1.660,4
Abril	37,3	1.052,7	26,3	1.295,3
Mayo	25,4	716,2	17,1	841,8
Junio	12,7	358,1	7	344,8
Julio	25,4	716,2	0,5	24,1
Agosto	37,3	1.052,7	7	344,8
Septiembre	47,7	1.345,1	17,1	841,8
Octubre	55,7	1.572,1	26,3	1.295,3
Noviembre	60,9	1.716	33,7	1.660,4
Diciembre	62,6	1.765,3	38,5	1.897,6
Media	44,11	1.243,9	23,83	1.173,6
e.s.	1,8	51,4	1,4	69,7

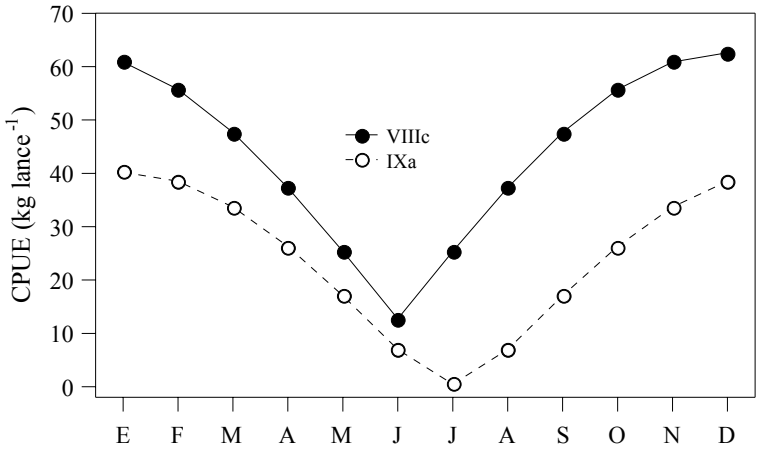


Fig. 5.2 Ciclo anual de las CPUE (kg lance^{-1}) para un barco que captura pulpo con nasa en las divisiones VIIIc y IXa de ICES.

Tabla 5.3 Capturas medias totales anuales (CT en t) para cada puerto de las áreas VIIIc y IXa representado al total de la flota gallega obtenidas por el modelo durante la temporada de pesca. B: número de "barcos virtuales" en cada puerto (ver sección 5.2.2.2.). Co: Captura media en t obtenida de fuentes oficiales para los años 1997–2000. Los números indican la localización de cada puerto a lo largo de la costa de Galicia (ver Fig. 5.1).

VIIIc				IXa			
Puerto	**B**	**CT**	**Co**	**Puerto**	**B**	**CT**	**Co**
[21]A Coruña	15,57	232,4	203,7	[65]A Guarda	10,45	147,2	18,3
[16]Ares	1,53	22,8		[45]A Illa Arou.	3,07	43,2	
[14]Barallobre	0,9	13,4		[41]A Pobra	3,53	49,7	
[4]Burela	6,58	98,2	122,1	[56]Aldán–Hío	4,87	68,6	27,5
[22]Caión	3,33	49,7	52,6	[64]Baiona	16,35	230,3	151,5
[27]Camariñas	15,35	229,1	65,7	[62]Bouzas	0,5	7	
[26]Camelle	14,98	223,6		[55]Bueu	19,58	275,8	278,5
[11]Cariño	5,25	78,4	42,9	[42]C. de Cruz	0,65	9,1	
[12]Cedeira	6,5	97	103,7	[46]Cambados	8,13	114,5	20,1
[6]Celeiro	4,05	60,5	9,6	[52]Campelo	1,9	26,8	
[30]Corcubión	4,25	63,4		[57]Cangas	20,2	284,5	46,4
[24]Corme	3,12	46,6	21,4	[38]Carre.–Agu.	6,27	88,3	1,2
[10]Espasante	2,38	35,5	7,9	[51]Combarro	2,35	33,1	
[29]Fisterra	12,55	187,3	112,3	[37]Corrubedo	2,63	37	
[3]Foz	1,48	22,1	24,1	[54]Marín	4	56,3	
[25]Laxe	10,17	151,8	37,3	[59]Meira	0,2	2,8	
[32]Lira–Car.	7,28	108,7	92,4	[58]Moaña	5,58	78,6	47,6
[19]Lorbé	4,35	64,9		[33]Muros	4,8	67,6	200,2
[23]Malpica	16,6	247,8	258,2	[34]Noia	7,83	110,3	
[20]Mera–Ol.	2,05	30,6		[47]O Grove	11,2	157,7	56,8
[15]Mugardos	0,33	4,9		[40]Palmeira	0,85	12	
[28]Muxía	9,05	135,1	22,8	[63]Panxón	0,73	10,3	
[9]O Barqu.	2,77	41,3		[53]Pontevedra	2,08	29,3	
[13]O Ferrol	8,7	129,9		[36]P. do Son	6,53	92	108,3
[31]O Pindo	1,75	26,1		[48]Portonovo	5,18	73	38,9
[8]O Vicedo	0,8	11,9	0,04	[35]Portosín	1,25	17,6	0,02
[17]Pontedeu.	0,98	14,6		[50]Raxó	1,18	16,6	
[1]Ribadeo	1,77	26,4	22,8	[60]Redondela	0,2	2,8	
[2]Rinlo	0,2	2,9		[43]Rianxo	0,58	8,2	2,2
[18]Sada	1,28	19,1	1,2	[39]Ribeira	27,77	391,1	531,5
[5]San Cibrao	3,25	48,5	157	[49]Sanxenxo	4,1	57,7	
[7]Viveiro	0,2	2,9		[61]Vigo	5,45	76,8	183,8
				[44]Vilanova	0,7	9,9	
Total	169,4	2.528		Total	190,7	2.686	
Total (19 p)	126,4	1.886,2	1.358	Total (16 p)	154,2	2.171,5	1.713

Únicamente hubo disponibilidad de capturas oficiales de pulpo en 35 puertos, el 54% del total en Galicia, los cuales comprenden el 77,5% de los barcos registrados para usar nasa de pulpo. El ciclo anual de capturas oficiales (Co) desde

1997 a 2000 (11,4% de la variabilidad) parece que describe una tendencia similar a la que resulta de las capturas estimadas (CT) por el modelo para ambas áreas juntas, aunque dicha correlación es débil (r = 0,66; P = 0,04) (Fig. 5.3). Teniendo en cuenta las dos áreas por separado el ciclo anual en VIIIc (18% de la variabilidad) está más relacionado con el ciclo estimado (r = 0,9; P < 0,001) que en IXa (4,5% de la variabilidad) donde no hay relación (r = 0,05; P = 0,9).

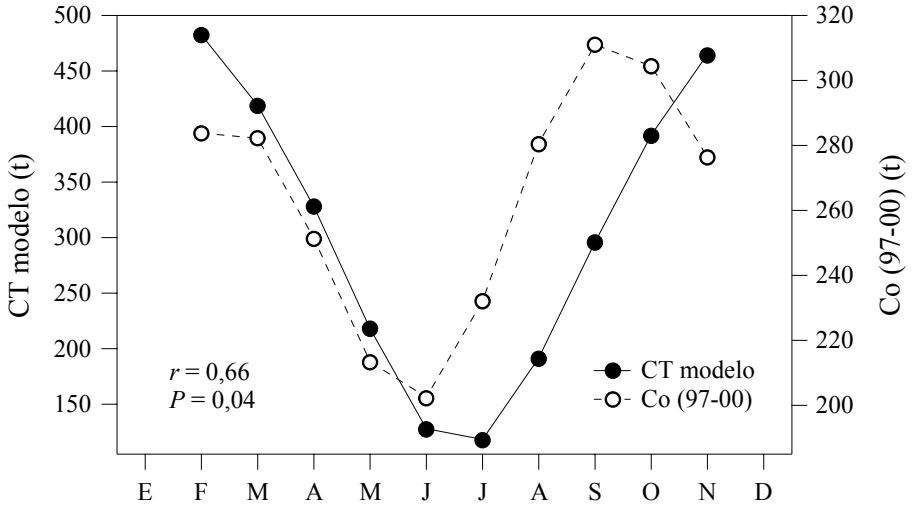


Fig. 5.3 Comparación de la tendencia de las capturas medias mensuales totales estimadas (CT) y el ciclo anual de capturas oficiales disponibles (Co) durante los años 1997–2000. Nota: Se juntaron las dos áreas y se muestran las curvas suavizadas con dos puntos de media móvil.

Por otra parte, la media de capturas oficiales (Co) desde 1997 a 2000 y las capturas totales estimadas (CT) estaban significativamente correlacionadas en el área VIIIc (r = 0,69; P = 0,001; n = 19) (Fig. 5.4a), así como en la división IXa (r = 0,71; P = 0,002; n = 16) (Fig. 5.4b). Agrupando las capturas en función de las distintas áreas de pesca, se observa que el ajuste entre los valores estimados por el modelo y los datos oficiales es más claro (Fig. 5.5).

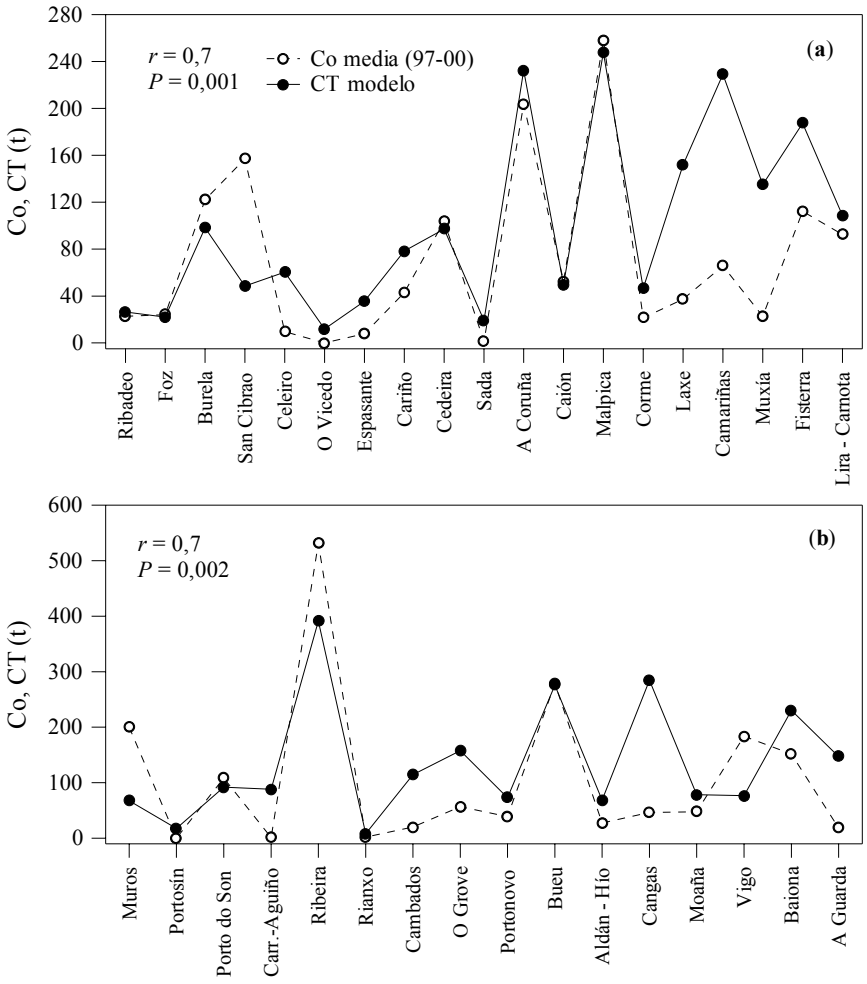


Fig. 5.4 Comparación de las capturas totales estimadas (CT) y las capturas medias oficiales (Co) para los años 1997–2000 en cada puerto de las divisiones VIIIc (a) y IXa (b) de ICES.

5.4. Discusión

Los estudios que utilizan datos provenientes de entrevistas proporcionan una gran cantidad de información que se considera una herramienta útil para la gestión de las pesquerías (Neis *et al*., 1999). Las interacciones entre científicos y pescadores locales son esenciales para desarrollar un marco que proporcione adecuados consejos científicos para la gestión de nuevas pesquerías y pesquerías de

invertebrados en desarrollo (Perry *et al*., 1999). Además, otros estudios de pesquerías de invertebrados en Galicia han integrado a los pescadores en los procesos de gestión y asesoramiento (Molares y Freire, 2003). Los resultados obtenidos son capaces de generar la información básica para pesquerías locales y regionales en las cuales el conocimiento científico existente es escaso (Neis *et al*., 1999).

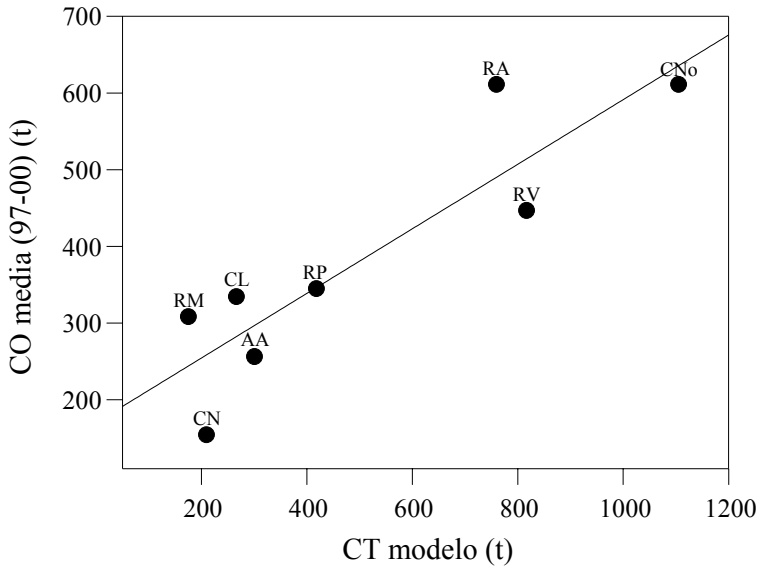


Fig. 5.5 Comparación de estimaciones de capturas totales (CT) y capturas medias oficiales (Co) agrupando los puertos considerados en la figura anterior en función de las áreas geográficas a las que pertenecen: CL: Costa Lucense; CN: Coruña Norte; AA: Arco Ártabro; CNo: Costa Noroeste; RM: ría de Muros–Noia; RA: ría de Arosa; RP: ría de Pontevedra; RV; ría de Vigo. $y = 0{,}42\ (\pm 0{,}09)x + 170{,}2\ (\pm 53{,}5)$; $r^2 = 0{,}79$; $P = 0{,}003$

El modelo desarrollado por Gómez–Muñoz (1990) para pesquerías de pequeña escala y multiespecíficas no es un modelo de asesoramiento y gestión sino una herramienta para evaluar el estatus de una pesquería, basándose en los datos obtenidos entre el personal relacionado con el sector. Las especiales características de las pesquerías artesanales gallegas hacen de este modelo un método aplicable para estimar CPUE y capturas totales para el conjunto de la pesquería, así como para comparar las estimaciones del modelo con los datos oficiales disponibles. Considerando el razonable ajuste entre las estimaciones y los datos oficiales de este

estudio, así como de otros trabajos (Simón *et al*., 1996; Rocha *et al*., 2004), se puede concluir que el modelo es fiable y apropiado.

Como la información proviene de las entrevistas con los pescadores, la fragilidad de su memoria y la posibilidad de que den diferentes interpretaciones a los parámetros por los que se les preguntan son dos de los factores clave a la hora de que el modelo funcione de forma apropiada. Así, el entrevistador debe explicar de forma exhaustiva cuales son sus propósitos y no debe interpretar la información obtenida de forma subjetiva. Por otra parte, debido a la complejidad de las pesquerías artesanales gallegas anteriormente expuestas (multiespecíficas, multiarte, y numerosos puertos), es necesario realizar un número mínimo de entrevistas, condición que se cumplió en el presente estudio, lo que dio como resultado la obtención de datos ajustados, así como la detección y eliminación de datos espurios. Dadas las dificultades a la hora de conocer el esfuerzo, éste se estimó pormenorizadamente, en términos de "número de barcos virtuales" en cada puerto, usando el método más riguroso disponible. De hecho, el valor de 360 barcos virtuales estimados pescando exclusivamente *O. vulgaris* durante toda la temporada de pesca no está muy lejos de los datos considerados por el gobierno autonómico (R. Arnaiz, UTPB, com. pers.).

La gestión de este tipo de pesquerías es un propósito difícil, al menos en Galicia, debido a su gran complejidad (Freire y García–Allut, 2000). Desde 1994, el gobierno gallego ha desarrollado un sistema de información pesquero encargado de actualizar las estadísticas oficiales (expuesto anteriormente). Por nuestra parte, se han recopilado los datos oficiales en 35 puertos (54% del total en Galicia), los cuales incluyen el 77,5% de los barcos con permiso para utilizar nasa de pulpo según la fuente oficial. Uno de los problemas con el que nos enfrentamos es que los datos pesqueros sobre el pulpo común, como ocurre con otras especies de invertebrados, son altamente fragmentarios e incompletos (Molares y Freire, 2003), lo cual contrasta con la obligación que tienen las cofradías de proporcionar toda la información de forma precisa al gobierno autonómico (DOG, 11/08/2004). Con la aplicación del modelo de Gómez–Muñoz se ha conseguido estimar las capturas en

todos los puertos gallegos que tienen registrados barcos naseiros (65), y además, el modelo es también capaz de inferir las capturas no registradas (Rocha *et al*., 2004).

La pesquería artesanal de pulpo en Galicia constituye una actividad socioeconómica considerable, siendo el invertebrado de mayor importancia con una captura comercial media de 4.000 t anuales (Freire y García–Allut, 2000). Por el contrario, en otras áreas españolas, como las islas Canarias y la costa Mediterránea, la pesquería artesanal de pulpo (que incluye potes, trampas y artes de enredo) es menos relevante (Sánchez y Obarti, 1993; Hernández–García *et al*., 1998; Tsangridis *et al*., 2002). En áreas adyacentes a Galicia como la costa portuguesa, la pesquería artesanal con trampas y potes es el método que se utiliza tradicionalmente para capturar octópodos, con descargas que supusieron alrededor del 79% de unas capturas totales anuales de 8.600 t durante 1988–97 en ese país (Pereira, 1999). Por otra parte, la pesquería artesanal de la costa senegalesa alcanzó cerca de 8.160 t en 1991 (Diallo y Ortiz, 2002).

Este estudio muestra la existencia de una marcada estacionalidad de las CPUE con valores más altos durante el invierno respecto al resto del año tanto en el área VIIIc como en IXa (Fig. 5.2). Además, el ciclo estacional estimado con los datos oficiales (Co) tiene relación con la tendencia mensual obtenida con el modelo para esos mismos puertos (CT) (Fig. 5.3). Sin embargo, este ciclo sólo explica un 11% de la variabilidad anual y es representativo del área VIIIc. En IXa, las capturas además de ser altas en primavera y otoño y bajas en verano, es aparente una caída a principios y finales del año (no mostrado)[12]. En zonas más templadas, los valores máximos ocurren antes en el tiempo. Así, en las islas Canarias Hernández–García *et al*. (1998) observaron dos picos en las capturas de pulpo, uno centrado en la primavera y otro en el otoño. A lo largo de la costa Mediterránea española, las capturas obtenidas por métodos artesanales son altas entre abril y junio (Tsangridis *et al*., 2002), mientras, en Senegal, existe un pico estival (Diallo y Ortiz, 2002). Es interesante subrayar, por otra parte, que a pesar de que las CPUE son mayores en

[12] Estimando el ciclo anual de las capturas oficiales para un período más largo (1997–2005) la relación con la tendencia mensual estimada por el modelo es más fuerte, no obstante, separando en las dos áreas los resultados no varían, el ciclo es aparente en VIIIc pero apenas significativo en IXa.

VIIIc que en IXa, el modelo estima capturas totales (CT) similares para ambas áreas y los datos oficiales reflejan mayores capturas en el sur que en el norte (Tabla 5.3). Esto sugiere que en el caladero del sur la abundancia sería menor lo cual se compensaría sometiendo al recurso a mayor presión, a más esfuerzo (el número de barcos, de salidas al mes, y de lances por salida es mayor en IXa que en VIIIc. Tabla 5.1; 5.3); sin menoscabo de las condiciones climatológicas más adversas en la costa septentrional que, influirían negativamente la actividad pesquera en esta área.

Aunque estadísticamente no significativas (test–*t* sólo en los puertos en los que hay datos, $P > 0,05$), debe reseñarse la existencia de dos discrepancias entre los datos aquí estimados y los procedentes de fuentes oficiales. En primer lugar, se estimó un volumen anual de aproximadamente 5.200 t para toda la costa gallega, i.e. para todos los puertos con barcos registrados para dedicarse a la pesquería artesanal de pulpo, mientras que las capturas oficiales reflejan datos menores (3.100 t de media entre 1997 y 2000). Esto puede significar que parte de las capturas no han sido declaradas. Es decir, la existencia de un porcentaje desconocido de capturas que son vendidas fuera de la lonja (un 24% en los casos con datos oficiales que variaría entre un 16% de mínimo y un 31% de máximo), de manera que no se recogen en los datos oficiales, o de puertos que no transmiten toda la información. Esta discrepancia entre capturas oficiales y lo estimado por el modelo también se observó en el caso de la pesquería gallega de rape, el modelo sobreestimó las capturas en un no significativo 12,3%, representando las capturas no recogidas en las estadísticas oficiales (Rocha *et al*., 2004). Por otra parte, también podría ocurrir que barcos registrados para usar nasa de pulpo en realidad dedicaran menos tiempo de pesca a esta especie, con lo que el modelo sobreestimaría las capturas. En segundo lugar, también se observaron discrepancias específicas en cada puerto, lo cual puede ser explicado parcialmente porque algunos barcos descargan sus capturas en diferentes puertos a lo largo del año (i.e. barcos que están registrados en un puerto determinado pero que descargan en otro diferente de la misma área geográfica). A pesar de estas discrepancias generales y

por puerto, es notable que las capturas oficiales en los 35 puertos estudiados, desde 1997 a 2000, estaban significativamente correlacionadas con las capturas totales estimadas (CT) tanto en la división VIIIc (Fig. 5.4a) como en la IXa (Fig. 5.4b). Agrupando los puertos por zonas geográficas, el ajuste del modelo se observa con mayor claridad (Fig. 5.5).

Teniendo en consideración lo presentado hasta este momento, se podría concluir que el modelo aplicado en este estudio se puede utilizar como una herramienta independiente para estimar capturas y esfuerzos en cualquier pesquería, así como para evaluar la fiabilidad de las estadísticas. En caso de ausencia de estadísticas, el modelo de Gómez–Muñoz representa también una herramienta útil para generar datos de la pesquería, y constituye un primer paso para la gestión de cualquier recurso. Sin embargo, a pesar de conocer este tipo de datos, la gestión de las pesquerías artesanales, tal y como se desarrolla actualmente en nuestras aguas y en otras muchas, debe ser notablemente mejorada. En este sentido, propuestas como las señaladas por Freire y García–Allut (2000) o Caddy y Defeo (2003), para investigar, desarrollar estrategias de gestión sostenibles y la aplicación de nuevas políticas por parte de la administración, representan, conjuntamente, un marco que debe ser desarrollado en el futuro.

Capítulo 6: Pesquería y Condiciones Meteorológicas

6.1. Introducción

El impacto humano sobre las redes tróficas marinas –con las pesquerías como uno de los efectos más distorsionantes– está fuera de toda duda. Sin embargo, a la luz de resultados contradictorios, existe todavía un intenso debate acerca del control y regulación de las comunidades en los ecosistemas marinos, que puede producirse bien por medio de las variaciones en la entrada de nutrientes al sistema (control de abajo a arriba), bien a través de las variaciones en los consumidores (control de arriba a abajo) (ver capítulo 1).

Los forzamientos oceanográficos sobre la producción primaria y la posible propagación de sus efectos hacia arriba en la cadena trófica son los que gobiernan los enlaces tróficos (Menge *et al*., 2003; Croll *et al*., 2005; Ware y Thomson, 2005). En este sentido, el análisis de diferentes ecosistemas en conjunto sugiere que es este el mecanismo de control principal (Iverson, 1990). Sin embargo, otros estudios han encontrado que son los grandes consumidores –sobre todo debido a la sobrepesca de grandes depredadores– los que controlan la red trófica dando lugar a efectos indirectos en los demás componentes del ecosistema vía control de arriba hacia abajo (Micheli, 1999; Reid *et al*., 2000; Worm y Myers, 2003; Halpern *et al*., 2006), llegando a provocar lo que se conoce como cascadas tróficas (Frank *et al*., 2005; Mumby *et al*., 2006). No obstante, la comprensión de los diferentes efectos que ejercen la pesca y las variaciones climáticas todavía es un gran reto, que merece una visión de conjunto. Resultados recientes sobre los cambios en la diversidad de los grandes depredadores en mar abierto a lo largo de todo el planeta sugieren una reconciliación de ambos efectos, con las pesquerías afectando principalmente a las variaciones a largo plazo y el clima induciendo oscilaciones de alta frecuencia (Worm *et al*., 2005). Por otra parte, Frank *et al*. (2006) sugieren que las cadenas tróficas pueden variar espacial y temporalmente, pero en ausencia de fuertes perturbaciones, los sistemas se estructuran, fundamentalmente, de abajo hacia arriba. Asimismo, la comparación de series temporales de fases larvarias de especies explotadas y no explotadas, sugiere que la pesca eleva la variabilidad en la

abundancia de especies explotadas a través de la modificación en la estructura de la edad (Hsieh *et al*., 2006).

Las áreas de afloramiento son los ecosistemas marinos más productivos, donde se concentran las mayores pesquerías (Pauly y Christensen, 1995). Los estudios de la estructura de la cadena trófica en estas áreas son escasos y se basan principalmente en trabajos experimentales a escala regional. Estos estudios postulan que el abastecimiento de nutrientes asociados a la intensidad del afloramiento regulan la estructura de las comunidades (Menge *et al*., 2003; Nielsen y Navarrete, 2004), aunque dichos efectos parecen ser mucho más complejos de lo que originalmente se creía (Wieters, 2005; Navarrete *et al*., 2005). Investigaciones que se hayan ocupado de estas cuestiones usando datos de campo y en áreas más extensas son todavía más escasas. No obstante, también determinan que la producción primaria regula el rendimiento pesquero (Ware y Thomson, 2005), o incluso la abundancia de ballenas azules (Croll *et al*., 2005). Galicia constituye el límite norte del sistema de afloramiento del NO de África (ver capítulo 2). El sistema de afloramiento costero de ha Galicia ha sido estudiado muy intensamente desde una perspectiva principalmente oceanográfica (ver revisiones de Varela *et al*., 2005; Álvarez–Salgado *et al*., 2006a; Arístegui *et al*., 2006); aunque también, pero en menor medida, se ha trabajado en la influencia de las condiciones oceanográficas sobre los niveles tróficos superiores, como son la producción de mejillón (Blanton *et al*., 1987; Figueiras *et al*., 2002), el reclutamiento de la sardina (Guisande *et al*., 2001) y su captura (Guisande *et al*., 2004), la distribución del zooplancton (Valdés *et al*., 1990; Blanco–Bercial *et al*., 2006), los procesos de mesoescala y sus efectos sobre las pesquerías (Tenore *et al*., 1995), o las redes tróficas (Bode *et al*., 2003; 2004).

Los cefalópodos son organismos de vida corta (~1 a 2 años) con fluctuaciones interanuales relacionadas, principalmente, con la pujanza del reclutamiento (Agnew *et al*., 2002). Presumiblemente, la influencia de los factores ambientales en las fases larvarias tiene un efecto mayor sobre el reclutamiento y como consecuencia en la biomasa explotable (Rodhouse, 2001). La comprensión sobre cómo afectan

los forzamientos ambientales a las pesquerías de cefalópodos es todavía muy limitada, y la mayoría del esfuerzo realizado para conocer este impacto concierne a especies pelágicas relacionadas con grandes sistemas de corrientes (González *et al*., 1997; Robin y Denis, 1999; Dawe *et al*., 2000; Sakurai *et al*., 2000; Miyahara *et al*., 2005). Sin embargo, en lo que respecta a especies bentónicas, la falta de información es absoluta. Como ya se indicó, *Octopus vulgaris* es una de las especies más importantes dentro del contexto de las pesquerías artesanales de Galicia (capítulo 5). Se trata de una especie cuya puesta es simultánea y terminal (Rocha *et al*., 2001), presentando un pico de eclosión centrado en los meses de finales de verano y otoño (González *et al*., 2005; capítulo 4). Los recién eclosionados pasan hasta cuatro meses en la columna de agua –dependiendo de la temperatura (Caverivière *et al*., 1999; Sakaguchi *et al*., 1999)– antes de asentarse en el fondo, y el reclutamiento (~300 g peso total) se considera que ocurre al principio del verano, estando el grueso de la biomasa disponible para la pesquería al siguiente año.

En este capítulo se estudian las relaciones entre los forzamientos atmosféricos y tres niveles tróficos del sistema de afloramiento costero de Galicia, evaluándose las respuestas del fitoplancton y el zooplancton a la meteorología local y la propagación de sus efectos hacia arriba en la cadena trófica, para proponer que la variabilidad climática provoca un control de abajo a arriba en las poblaciones de pulpo común en esta área.

6.2. Material y métodos

6.2.1. Índices basados en el viento costero

Se usaron los valores diarios del transporte de Ekman ($-Q_X$) calculados con la ecuación 2.1 según Lavín *et al*. (1991) en la celda geostrófica de 2º × 2º centrada en el 43º N 11º O (Fig. 6.1) y proporcionados por el Dr. J.M. Cabanas (IEO, Vigo). Valores positivos de $-Q_X$ ($m^3\ s^{-1}\ km^{-1}$) indican períodos favorables al afloramiento (transporte de Ekman hacia mar abierto). Valores negativos de $-Q_X$ indican

períodos favorables al hundimiento (transporte de Ekman hacia la costa). El viento geostrófico en la celda centrada en 43º N 11º O es representativo del viento local que sopla en la costa noroeste de la península Ibérica (ver Anexo 6).

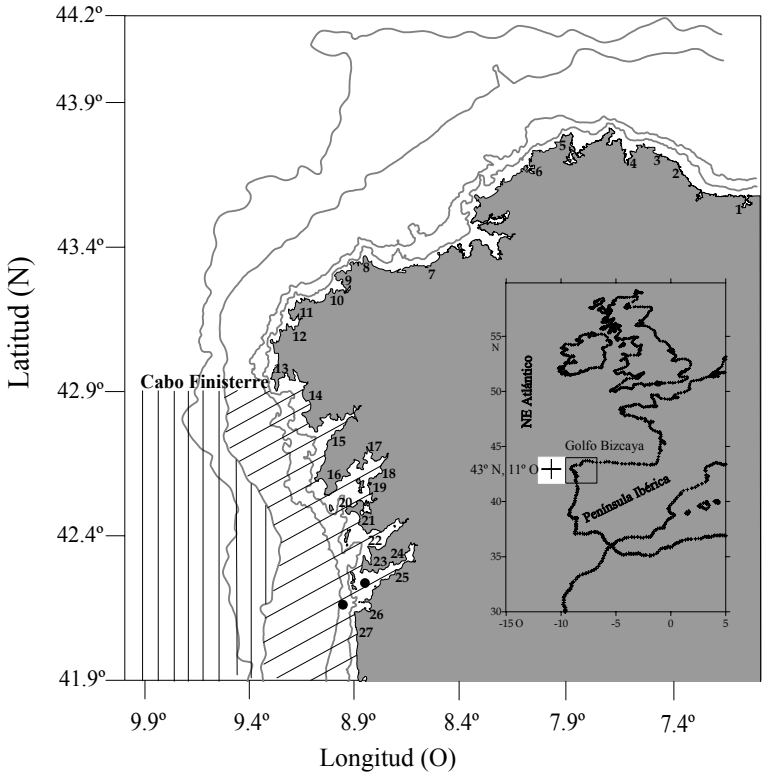


Fig. 6.1 Mapa del área de estudio donde se muestra la posición de los 27 puertos seleccionados (ver Anexo 7), la posición de la celda geostrófica (+), las zonas donde se estimó la producción primaria (rayas verticales: zona oceánica y rayas oblicuas: zona costera) y las estaciones en las que se realizaron los muestreos de zooplancton (puntos negros).

Para que el afloramiento produzca un impacto significativo en toda la columna de agua, el transporte de Ekman debe superar un umbral mínimo, que hemos fijado en el doble del valor medio a largo término para el período de afloramiento, 230 m^3 s^{-1} km^{-1} de acuerdo con Álvarez–Salgado *et al*. (2003); es decir, el valor umbral se fija en 500 m^3 s^{-1} km^{-1}. Así, se calcularon cuatro índices que tuvieran en cuenta la intensidad y estructura de los patrones de viento durante los períodos relevantes para las paralarvas de pulpo (Tabla 6.1): i) porcentaje de días con $-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} desde abril a septiembre, $F <-Q_X>_{AS}$, ii) valor medio de $-Q_X$ para los días con

$-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} desde abril a septiembre, $M <-Q_X>_{AS}$, iii) porcentaje de días con $-Q_X < 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} desde octubre a marzo, $F <-Q_X>_{OM}$, y iv) valor medio de $-Q_X$ para los días con $-Q_X < 500$ m^3 s^{-1} km^{-1} desde octubre a marzo, $M <-Q_X>_{OM}$. Los índices i) y ii) se relacionan con el patrón de alimentación –en términos de la influencia que ejerce un afloramiento significativo sobre la sucesión ecológica en los primeros niveles tróficos– que las paralarvas recién eclosionadas se van a encontrar al final del verano y principios del otoño. Los índices iii) y iv) se refieren al escenario físico que afectará a las paralarvas recién eclosionadas y durante su fase planctónica. La sucesión de episodios de tensión ($-Q_X > 500$) y relajación ($-Q_X < 500$) del viento costero permitirán un balance óptimo entre la fertilización con sales nutrientes, el crecimiento del fitoplancton y la retención de la producción primaria en la costa bajo las condiciones dominantes desde abril a septiembre. Por otra parte, la relajación del afloramiento favorece la acumulación de paralarvas de pulpo durante las condiciones dominantes desde octubre a marzo (ver capítulo 4; Castro *et al*., 1994).

Tabla 6.1 Capturas (10^3 t) en los puertos 8 a 27 y 1 a 27 (Anexo 7) e índices de viento desde 1994 a 2005. También se muestran la media y el coeficiente de variación (CV).

Año	8 a 27	1 a 27	$F <-Q_X>_{AS}$	$M <-Q_X>_{AS}$	$F <-Q_X>_{OM}$	$M <-Q_X>_{OM}$
1994	1,64	1,97	28,9	1016	80,8	–504
1995	1,57	2,04	33,9	998	76,4	–535
1996	2,08	2,60	30,1	1058	86,8	–734
1997	2,25	2,87	39,3	1064	85,3	–818
1998	2,08	2,79	31,7	957	87,4	–475
1999	1,95	2,34	24,6	1039	90,7	–710
2000	1,39	1,70	31,7	1145	82,4	–427
2001	1,42	1,90	26,2	1234	84,1	–319
2002	1,61	2,03	16,9	958	85,1	–1039
2003	1,60	2,08	29,5	1149	85,7	–775
2004	2,00	2,47	26,8	1077	89,0	–872
2005	0,96	1,35	20,2	954	76,5	–572
Media	1,71	2,18	28,3	1054	84,2	–648
CV	21,66	20,66	21,18	8,27	5,33	–32,42

6.2.2. Producción primaria

Se estimó la producción primaria (*PP*) diaria representativa para la costa de las Rías Bajas (PP_{costa}) y el océano adyacente ($PP_{océano}$) (áreas rayadas en la Fig. 6.1) usando concentraciones de clorofila superficial, derivados del satélite *SeaWiFS*, y el modelo de Morel (1991) desde 1998 a 2004 (los datos fueron proporcionados por Steve Groom del RSDA, PML, ver detalles en el Anexo 4). El exceso de *PP* en la costa en relación al océano es debido a la entrada en la costa de nutrientes introducidos por el afloramiento costero (Joint *et al*., 2002), y puede considerarse como una aproximación a la producción nueva en la costa (*PN*). *PN* es una variable clave en cualquier ecosistema marino explotado porque indica el umbral de extracción sin afectar a la integridad a largo plazo del ecosistema (Quiñones y Platt, 1991).

6.2.3. Zooplancton

Se tomaron muestras mensuales de zooplancton desde enero de 1994 a diciembre de 2005 arrastrando una red de bongo de 40 cm de diámetro con una luz de malla de 200 μm en dos estaciones de la ría de Vigo (Fig. 6.1). Los datos corresponden al muestreo mensual del IEO en la radial de Vigo y fueron proporcionados por A. Miranda (IEO, Vigo). El bongo se estabilizaba cerca del fondo para, posteriormente, realizar arrastres oblicuos a una velocidad de 1,5 nudos. La red se equipó con un profundímetro y un flujómetro. Las muestras de zooplancton se fijaron abordo con formol tamponado en solución salina al 5% para su identificación taxonómica. En el laboratorio, el mesozooplancton (individuos desde 200 μm a 2 mm) fue identificado hasta el nivel de especie, en la mayoría de los casos, y contados bajo una lupa. Para el propósito de esta sección, sólo se han usado grupos taxonómicos funcionales: copépodos, holoplancton, meroplancton y zoeas de crustáceos decápodos. La abundancia se expresó como individuos/m^3, y log–transformada en caso necesario.

6.2.4. Capturas de *Octopus vulgaris* y esfuerzo pesquero

La costa gallega está dividida en ocho áreas de acuerdo con su distribución geográfica. Cada región comprende numerosos puertos con una ingente cantidad de barcos multiarte y multiespecie, que constituyen el complejo contexto del sector pesquero artesanal de Galicia. Los datos oficiales disponibles son actualizados diariamente por el gobierno autonómico responsable de recopilar dicha información proveniente de las lonjas. Desafortunadamente, estos datos son incompletos. Sin embargo, pueden utilizarse como una aproximación a las variaciones de la biomasa de la especie (ver capítulo 5). Los datos de capturas mensuales (10^3 t) del sector pesquero artesanal entre 1994 y 2005 (n = 12) se obtuvieron del anterior Servicio de Información Pesquera, SIP, y de la página web oficial www.pescadegalicia.com. Se seleccionó un grupo de 27 puertos con datos registrados ininterrumpidamente durante todo el período de estudio (Fig. 6.1; Tabla 6.1; Anexo 7), mostrando un escenario representativo de la variabilidad interanual de este recurso en las aguas gallegas. De hecho, estos puertos representan entre el 71 y el 84% de las capturas totales, dependiendo de los años. El acceso a datos de esfuerzo no fue posible. No obstante, asumimos que no se han producido cambios sustanciales en el esfuerzo durante el período de tiempo considerado en cuanto al número de barcos con permiso para utilizar nasa de pulpo (ver capítulo 5). Para comprobar esta suposición, comparamos el número de barcos registrados para pescar pulpo y su poder de pesca en los 27 puertos seleccionados entre dos períodos: hasta el año 2000 y actualizado hasta el año 2005 (Anexo 7).

6.2.5. Tratamiento estadístico de los datos

Los ciclos anuales medios (CA) de $-Q_X$, PP_{costa}, $PP_{océano}$, PN, y nº de individuos en el mesozooplancton se obtuvieron ajustando, *sensu* mínimos cuadrados, cada serie temporal al primer (período de 365 días) y segundo (período de 182.5 días) harmónicos del análisis de Fourier:

$$CA = A_0 + A_1 \times sen(2 \times \pi \times t/365 + \phi_1) + A_2 \times sen(4 \times \pi \times t/365 + \phi_2) \qquad (6.1)$$

donde A_0 es la media anual; A_1 y A_2 son las amplitudes del primer y segundo harmónico; ϕ_1 y ϕ_2 son los desfases del primer y segundo harmónico; y t es el día Juliano (1 a 365).

Para modelar las capturas con los índices de viento se usaron regresiones múltiples. De acuerdo con la suposición de mayores efectos durante la fase larvaria, dichos índices se usaron con retardos al introducirlos en el modelo, de tal manera que, por ejemplo, para las capturas de 1998 se usaron $<\!-Q_X\!>_{AS}$ en 1996 y $<\!-Q_X\!>_{OM}$ en 1996–97. Dado que la serie de capturas anuales se restringe a 12 datos (Tabla 6.1), se evaluó la autocorrelación temporal usando el test de Durbin–Watson (Peña, 1989):

$$d = \frac{\sum_{t=1}^{n} \left(e_t - e_{t-1}\right)^2}{\sum_{t=1}^{n} e_t^{\,2}} \qquad (6.2)$$

donde e_t es la secuencia de residuos ordenados respecto al tiempo.

Para evaluar las diferencias en el esfuerzo durante los dos períodos seleccionados se usó el análisis de la varianza de un factor (ANOVA).

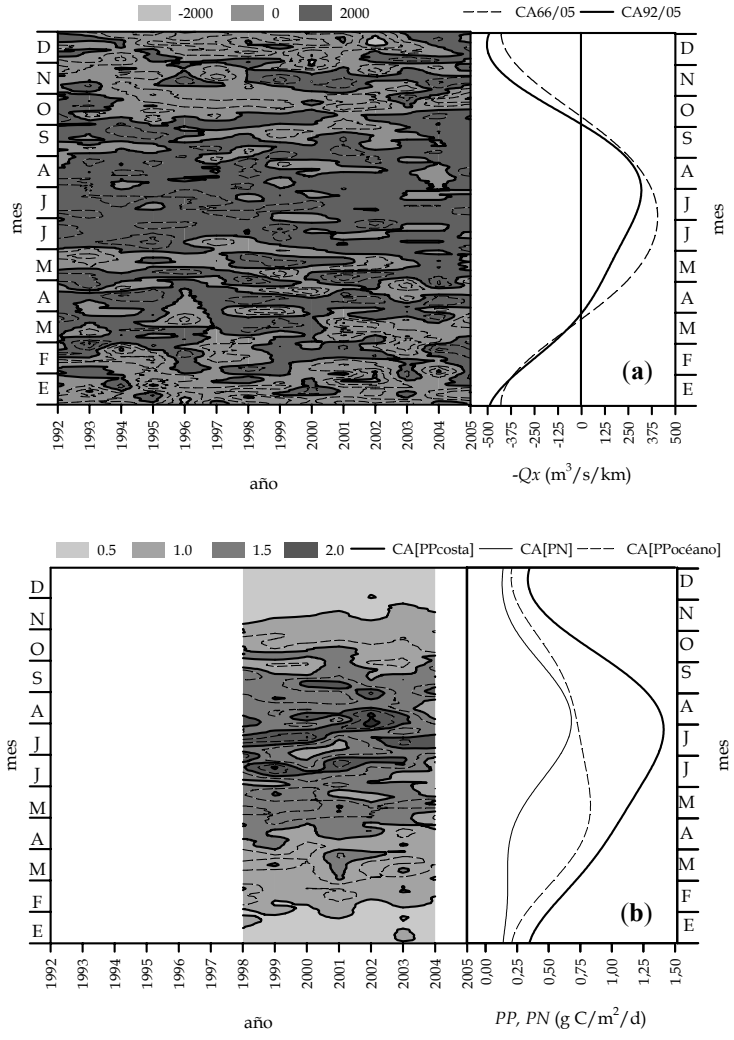
Los coeficientes de correlación entre los valores diarios de PP_{costa} y $<\!-Q_X\!>_{AS}$ entre 1998 y 2004 (ver sección 6.3) se estudiaron empleando un meta–análisis de efectos aleatorios (Worm y Myers, 2003) después de corregir la autocorrelación de las series ajustando los grados de libertad usando el método modificado de Chelton (Pyper y Peterman, 1998; Anexo 5). Las correlaciones de PP_{costa}–$<\!-Q_X\!>_{AS}$ se enfrentaron con la media de $<\!-Q_X\!>_{AS}$.

6.3. Resultados

6.3.1. Meteorología, hidrografía y primeros niveles tróficos

El transporte de Ekman ($-Q_X$) durante el período 1992–2005 describe un ciclo estacional que explica el 16,4% de la variabilidad de la serie temporal diaria (Fig. 6.2a). Se caracteriza por 186 días de viento del norte (favorable al afloramiento),

desde el día juliano 91 (abril) hasta el día juliano 276 (septiembre) con una intensidad media de 194 ±95 m^3 s^{-1} km^{-1}; y 179 días de vientos del sur (favorables al hundimiento), con una intensidad media de –300 ±160 m^3 s^{-1} km^{-1}. Por lo tanto, en base al ciclo anual, el viento favorable al hundimiento es el forzamiento dominante en este sistema de afloramiento costero durante los años considerados. Estos valores son similares a los obtenidos en estudios previos acerca de la intensidad y extensión de las estaciones de afloramiento y hundimiento en el NO de España (Álvarez–Salgado *et al*., 2003).



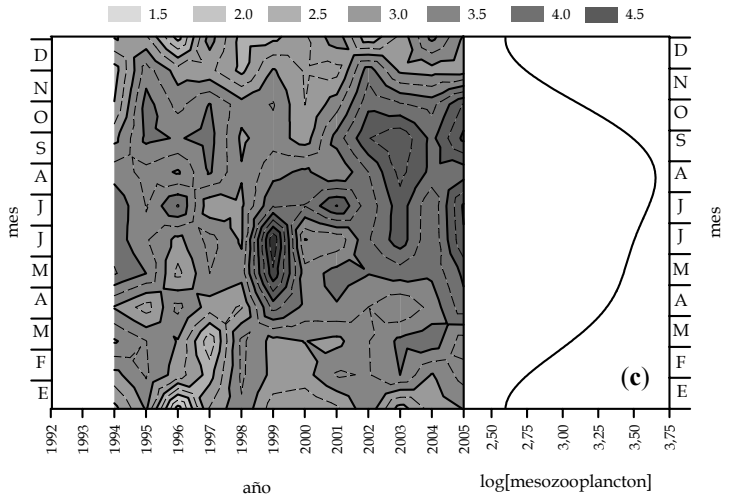


Fig. 6.2 (a) Ciclo anual medio de los períodos 1966–2005 y 1992–2005, y cambios interanuales de la media corrida 7 días de $-Q_X$. Valores positivos (negativos) indican afloramiento (hundimiento). (b) Ciclo anual medio del período 1998–2004 y cambios interanuales de la media corrida 7 días de la producción primaria (PP_{costa}) y nueva (PN). (c) Ciclo anual medio del período 1994–2005 y cambios interanuales de la abundancia mensual de $\log_{10}$ [mesozooplancton].

Las tasas de *PP* también siguieron un marcado ciclo estacional (Fig. 6.2b) capaz de explicar un 76% de la variabilidad diaria de $PP_{océano}$, un 78% de PP_{costa} y un 53% de *PN* desde 1998 a 2004. La media anual de $PP_{océano}$ fue de 0,57 ±0,22 g C m^{-2} d^{-1}, con un valor máximo de 0,83 g C m^{-2} d^{-1} en abril, el momento de la floración primaveral del fitoplancton en las aguas oceánicas adyacentes al sistema de afloramiento del NO de la península Ibérica. Contra lo esperado en aguas oceánicas templadas, $PP_{océano}$ no decrece dramáticamente en verano debido al efecto beneficioso del material exportado, incluyendo grupos planctónicos, desde la costa, a través de los filamentos de afloramiento (Joint *et al*., 2001), siendo la media de $PP_{océano}$ de 0,72 ±0,10 g C m^{-2} d^{-1} desde junio a septiembre. En cuanto a la PP_{costa}, la media anual fue de 0,90 ±0,27 g C m^{-2} d^{-1}, con un máximo de 1,38 ±0,03 en g C m^{-2} d^{-1} en julio, en medio de la época de afloramiento. Finalmente, la media anual de *PN* fue de 0,33 ±0,20 g C m^{-2} d^{-1}, con un pico de 0,65 ±0,03 g C m^{-2} d^{-1} en julio. Por lo tanto, en promedio, cerca de un 37% de la PP_{costa} (= PN/PP_{costa}

× 100) puede asignarse a sales nutrientes afloradas del océano adyacente. En julio, hasta un 47% de PP_{costa} es *PN*.

La abundancia total de mesozooplancton (individuos desde 200 μm a 2 mm) en las aguas costeras de Galicia también describe un marcado ciclo estacional, el cual explica un 36% de la variabilidad total de la serie mensual 1994–2005 (Fig. 6.2c). La abundancia se incrementa abruptamente desde enero a abril, momento en el que tiene lugar la floración de primavera (Fig. 6.2b), alcanzando un máximo en julio–agosto, coincidiendo con el máximo de *PN* en la costa (Fig. 6.2b).

6.3.2. Capturas, viento y zooplancton

No se encontraron diferencias significativas en el esfuerzo pesquero entre los dos períodos considerados ni en el número de barcos registrados ni en el de "barcos virtuales" (ANOVA, $P > 0{,}05$; Anexo 7). Por lo tanto, asumimos que no se han producido cambios sustanciales en dicha variable durante estos años. Durante el período de estudio, las capturas describen dos ciclos de ~5–6 años, con máximos en 1997 y en 2004, y mínimos en 1994–95, 2000–01 y, más abruptamente, en 2005 (Fig. 6.3a). Por otra parte, durante la última década, se observa una tendencia decreciente significativa en las capturas a lo largo de toda la costa gallega [pendiente (puertos 8 a 27) = 9,2% (± 3,4%), $P < 0{,}05$; pendiente (puertos 1 a 27) = 11,1% (± 4,1%), $P < 0{,}05$; Fig. 6.3a].

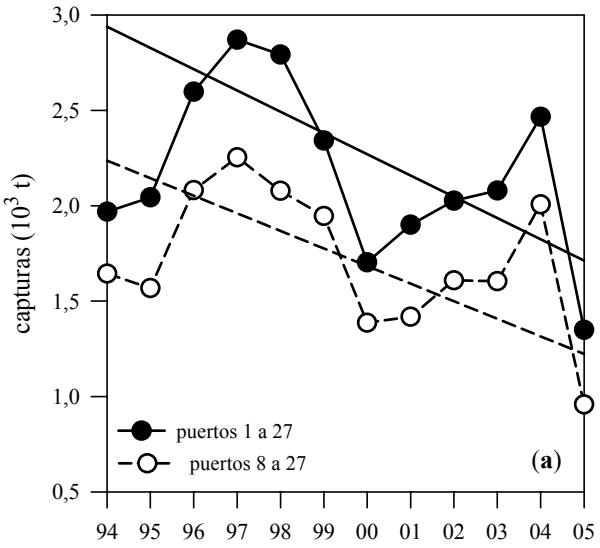
Las variaciones interanuales se modelaron significativamente con tres de los índices considerados que entraron en la regresión múltiple: $F <\!-Q_X\!>_{AS}$, $F <\!-Q_X\!>_{OM}$ y $M <\!-Q_X\!>_{AS}$ (Tabla 6.1). El primero de los modelos construido (Y_1) considera aquellos puertos cuyos caladeros están *a priori* más sometidos a la influencia del afloramiento, desde Malpica (8) hasta A Guarda (27) (Fig. 6.1, Anexo 7), siendo su expresión:

$$\begin{aligned} Y_1 &= 0{,}038(\pm 0{,}007)F <\!-Q_X\!>_{AS} - 0{,}0017(\pm 0{,}0005)M <\!-Q_X\!>_{AS} \\ &+ 0{,}067(\pm 0{,}009)F <\!-Q_X\!>_{OM} - 3{,}2(\pm 0{,}8) \\ r &= 0{,}95;\ r^2 = 0{,}91;\ r^2_{ajust} = 0{,}88;\ F_{(3,\,8)} = 27{,}23;\ P < 0{,}00015 \end{aligned} \qquad (6.3)$$

El segundo modelo (Y_2), que incluye el total de los 27 puertos, es similar al primero:

$$Y_2 = 0{,}048(\pm 0{,}009)F < -Q_X >_{AS} -0{,}0021(\pm 0{,}0006)M < -Q_X >_{AS}$$
$$+ 0{,}08(\pm 0{,}01)F < -Q_X >_{OM} -3{,}4(\pm 1) \qquad (6.4)$$
$$r = 0{,}94;\ r^2 = 0{,}89;\ r^2{}_{ajust} = 0{,}85;\ F_{(3,\,8)} = 22{,}43;\ P < 0{,}0003$$

No se encontró autocorrelación ni en el modelo Y_1 (test Durbin–Watson, d_1 = 1,714; $P > 0{,}05$) ni en el modelo Y_2 (test Durbin–Watson, d_2 = 1,757; $P > 0{,}05$). Además, no se encontraron problemas de multicolinealidad (tolerancias ~0,88–0,95). Por otra parte, se cumplieron todas las asunciones requeridas por la regresión múltiple, y no queda ninguna estructura en los residuos, lo cual sugiere que las variables incluidas en el modelo generan conjuntamente la dinámica observada en este sistema (Anexo 8). La Fig. 6.3b muestra la relación entre las capturas observadas y esperadas por el modelo Y_1.



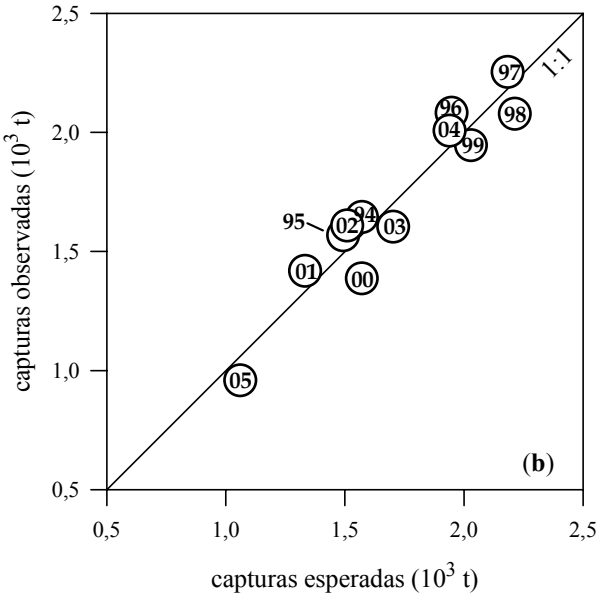


Fig. 6.3 (a) Capturas (10^3 t) de pulpo común desde 1994 a 2005 en los puertos 1 a 27 y 8 a 27 (ver Anexo 7). Se muestra la tendencia desde el año 96 a 05 en sendos grupos de puertos. (b) Relación entre capturas observadas y esperadas según el modelo Y_1 desde 1994 a 2005.

El resultado más intrigante es la existencia de una correlación parcial negativa con $M <\!-Q_X\!>_{AS}$, cuando $F <\!-Q_X\!>_{AS}$ para el mismo período está correlacionada positivamente. Con objeto de explicar este resultado, se hizo un meta–análisis de los datos diarios de PP_{costa} y los patrones de viento desde abril a septiembre, para evaluar posteriormente la robustez de su correlación con el índice de afloramiento medio en el mismo período (ver sección 6.2.3. y Anexo 5). El meta–análisis indicó, como era esperable, que la relación general entre PP_{costa} y $<\!-Q_X\!>_{AS}$ es positiva y altamente significativa ($\bar{r} = 0{,}22$; $z = 6{,}77$; $P < 0{,}0001$). La heterogeneidad entre los distintos años se evaluó enfrentando los coeficientes de correlación entre PP_{costa}–$<\!-Q_X\!>_{AS}$ con el valor medio de $<\!-Q_X\!>_{AS}$, encontrándose una relación significativamente negativa ($r = -0{,}77$; $P < 0{,}05$) (Fig. 6.4). Este resultado implica que el acoplamiento entre la PP_{costa} y el afloramiento es más fuerte en años en que los meses favorables al afloramiento son de media menos intensos.

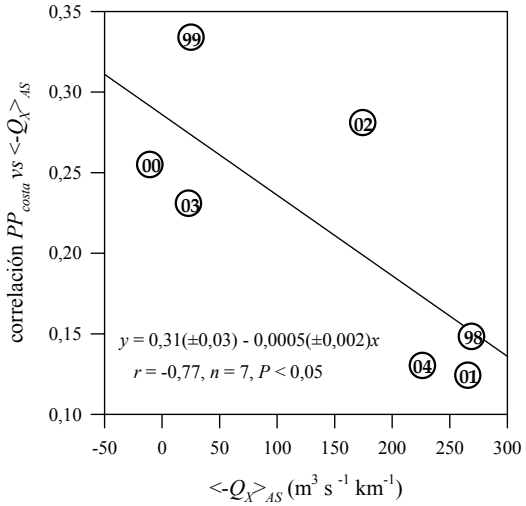


Fig. 6.4 Relación entre el producto de Pearson (*r*) de la correlación entre PP_{costa}–<–Q_X >$_{AS}$ y <–Q_X >$_{AS}$ desde 1998 a 2004.

.

Para estudiar en mayor profundidad las posibles relaciones tróficas durante la fase pelágica del pulpo, realizamos una regresión múltiple entre los grupos funcionales de mesozooplancton y las capturas de este recurso desde 1996 hasta 2005. Se observó una relación significativa entre las capturas en la ría de Vigo en un año (CP_{RV}, en t), y la abundancia de mesozooplancton (ind./m^3) muestreado en la estación exterior a la ría desde julio a marzo del año anterior, cuando las paralarvas habitan en la columna de agua:

$$CP_{RV} = 0{,}37(\pm 0{,}082)h_{JM} - 0{,}19(\pm 0{,}045)m_{JM} + 169{,}4(\pm 34{,}4)$$
$$r = 0{,}87;\ r^2 = 0{,}75;\ r^2{}_{adj} = 0{,}68;\ F_{(2,7)} = 10{,}4;\ P < 0{,}008 \qquad (6.5)$$

donde h_{JM} y m_{JM} son la abundancia de holoplancton (principalmente cladóceros y ostrácodos) y meroplancton (principalmente larvas de bivalvos, gasterópodos y equinodermos).

Incluyendo el mesozooplancton muestreado en la estación interior a la ría y dividiendo la estancia en el plancton en dos períodos, el modelo mejora:

$$CP_{RV} = 0{,}058(\pm 0{,}014)h_{JO} - 0{,}1(\pm 0{,}016)m_{JO} - 0{,}2(\pm 0{,}057)h_{NM}$$
$$+ 0{,}5(\pm 0{,}09)m_{NM} + 239{,}75(\pm 23{,}8) \qquad (6.6)$$
$$r = 0{,}97;\ r^2 = 0{,}95;\ r^2{}_{adj} = 0{,}91;\ F_{(4,5)} = 23{,}32;\ P < 0{,}002$$

donde h_{JO}, m_{JO}, h_{NM}, m_{NM} son la abundancia de holoplancton y meroplancton desde julio a octubre y desde noviembre a marzo, respectivamente. Sin embargo, la ecuación 6.6 presenta algunos problemas de colinealidad (tolerancias de h_{JO} y m_{JO} ~0,1). Omitiendo del modelo la variable predictiva h_{JO} (modelo no mostrado), sigue siendo significativo (r^2_{adj} = 0,7; P < 0,02), y las tolerancias incrementan (>0,25).

Por otra parte, hemos observado que se está produciendo una presión pesquera sucesiva año tras año, principalmente en aquellos con mayores capturas. Esto representa dos situaciones diferentes: en años con capturas altas la presión sobre el recurso continúa al año siguiente, pero el resultado es que se pescan menos toneladas (Fig. 6.5). Contrariamente, las predicciones del modelo son ligeramente superiores cuando se observan capturas más bajas.

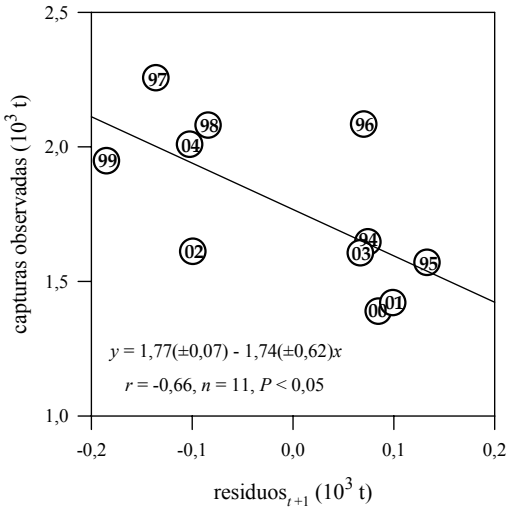


Fig. 6.5 Relación entre las capturas observadas en un año y los residuos del modelo Y_1 al año siguiente.

6.4. Discusión

Dentro de la clase *Cephalopoda* son frecuentes altas fluctuaciones interanuales en la abundancia, excepto para los *Nautilus*. Son organismos poco longevos, con elevadas tasas de crecimiento, desarrollo embrionario directo, ecológicamente oportunistas, que frezan una única vez en su vida muriendo posteriormente y con ciclos de vida lábiles (Guerra, 2006). Como consecuencia, son susceptibles a los

cambios medioambientales y su reclutamiento está gobernado, en mayor o menor medida, por el ambiente (Rodhouse, 2001). Sin embargo, las relaciones entre el ambiente y las variaciones de biomasa en las poblaciones de cefalópodos todavía no se comprenden en profundidad. La mayor parte del esfuerzo científico para ahondar en la comprensión de estas relaciones se ha realizado en los grandes *stocks* de calamares pelágicos relacionados con grandes sistemas de corrientes, mostrando que las variaciones en el reclutamiento pueden ser parcialmente explicadas por las variaciones ambientales que afectan a las fases larvarias (González *et al*., 1997; Robin y Denis, 1999; Dawe *et al*., 2000; Sakurai *et al*., 2000; Miyahara *et al*., 2005; capítulo 4).

El pulpo común es una especie bentónica que mantiene todas las características que definen a la clase. Su pesquería artesanal tiene una gran importancia socioeconómica en Galicia, donde es explotada por aproximadamente 1.500 embarcaciones. Como ya se ha indicado, a pesar de las leyes y normativas existentes, el sector extractivo no proporciona toda la información al gobierno autonómico, resultando en cientos de toneladas no registradas (ver capítulo 5). Aunque este factor ya ha sido demostrado, en el presente trabajo se ha asumido que dicho escenario sería constante a lo largo de toda la costa, y que, por lo tanto, las capturas se incrementarían proporcionalmente al número de barcos registrados en cada puerto. Por otra parte, no se hallaron diferencias significativas en cuanto al esfuerzo se refiere. Asimismo, también asumimos que los pasos intermedios de paralarva a individuos recién asentados y posteriormente a reclutas estarán correlacionados. Usando los datos disponibles de la forma más rigurosa, nuestros resultados muestran que hasta un 90% de la variabilidad observada en las descargas anuales del recurso está determinada por el viento costero del NO de la península Ibérica, que afecta de diferentes maneras a la fase paralarvaria previa al asentamiento.

Como ya se expuso, las áreas de afloramiento son ambientes dispersivos aunque ricos en nutrientes, lo que hace que en ellas se concentren las mayores pesquerías del planeta. Para que estos sistemas sean favorables para la reproducción

de las especies, teóricamente, se han de combinar tres procesos principales: i) fertilización por nutrientes, ii) concentración del alimento, y iii) retención de las fases larvarias (Bakun, 1996). Así, bajo esa filosofía, y asumiendo que los mayores efectos tienen lugar durante la fase planctónica de la especie, calculamos los índices de viento. Con objeto de tener una idea de la disponibilidad de nutrientes y de alimento primero se consideró la época de afloramiento, y, en segundo lugar, los procesos físicos que podrían afectar a la fase planctónica propiamente dicha. Las capturas se relacionaron positivamente con una frecuencia elevada de episodios de afloramiento con $-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1}, que dan lugar a un impacto significativo en el ecosistema durante los meses de abril a septiembre, lo cual sugiere que el enriquecimiento del sistema con sales nutrientes bombeadas desde el océano adyacente es de vital importancia para la cadena trófica y la posterior supervivencia de las paralarvas. El afloramiento costero presenta una gran variabilidad interanual en cuanto a su estructura (entre un 16 y un 40% de días con $-Q_X > 500$ m^3 s^{-1} km^{-1}, Tabla 6.1) similar a la de las capturas. Esta variabilidad hace que también cambie la periodicidad de los episodios de tensión y relajación lo cual afectará al balance óptimo entre la fertilización con sales nutrientes, el crecimiento del fitoplancton y la retención de la producción primaria en la costa bajo las condiciones dominantes desde abril a septiembre. Por otra parte, una intensidad de afloramiento elevada reduce las capturas, lo cual indica que vientos del norte demasiado intensos van en detrimento de la producción primaria del sistema, como muestra el meta–análisis (Fig. 6.4). Este comportamiento está relacionado con el bien conocido tiempo de retardo que el fitoplancton recién aflorado necesita para adaptarse a las nuevas condiciones de luz de la capa superficial antes de comenzar a fotosintetizar a una tasas óptimas (Zimmerman *et al*., 1987); episodios de afloramiento muy intenso se caracterizan por tasas de dispersión muy altas que no permiten la adaptación y óptimo crecimiento del fitoplancton. No obstante, no puede descartarse que afloramiento intenso y las bajas temperaturas asociadas podrían acarrear una duración mayor del desarrollo embrionario, lo que llevaría a una eclosión más

tardía resultando en un desacople alimenticio durante la fase más crítica de su ciclo vital.

Por otra parte, nuestros resultados muestran que la frecuencia de episodios de relajación/hundimiento moderado, desde octubre a marzo, se correlaciona positivamente con las capturas, lo cual sugiere que dichas condiciones favorecen la acumulación costera de paralarvas. Esta época del año es menos variable en cuanto a su estructura pero no en intensidad (Tabla 6.1). El hecho de que la intensidad del viento no sea significativa para el modelo (P = 0,26) sugiere que otros factores como la Corriente Ibérica hacia el Polo (CIP) puedan estar contribuyendo a la retención de las paralarvas. Desde octubre a marzo, la CIP fluye a lo largo de la plataforma del NO de la península Ibérica y la costa francesa, desde Lisboa a la costa amoricana. La CIP es una corriente de ajuste geostrófico que se genera para compensar la diferencia de altura dinámica entre las aguas cálidas subtropicales y las aguas frías subpolares del NE Atlántico, y sólo 1/5 de su intensidad se debe a los vientos locales del sur dominantes (Frouin *et al*., 1990)[13]. Los nutrientes necesarios para soportar la producción primaria durante la época de hundimiento son proporcionados por las aguas continentales a través de la *Western Iberian Buoyant Plume* (Peliz *et al*., 2005). Estas condiciones otoñales e invernales contribuyen a la retención de organismos planctónicos en la costa (Álvarez–Salgado *et al*., 2003; Peliz *et al*., 2005), o incluso huevos y larvas de peces (Santos *et al*., 2004). Por lo tanto, además de que el patrón de vientos locales favorezca los incrementos de abundancia de paralarvas recién eclosionadas (ver capítulo 4), la circulación de larga escala del NE Atlántico, el flujo de agua hacia el polo, podría estar contribuyendo a la retención costera de las paralarvas previa a su asentamiento. En otras áreas de afloramiento, la frecuencia de períodos de calma cuando las primeras fases de vida están presentes en la columna de agua tienen una gran influencia sobre la variación interanual de la supervivencia larvaria (Peterman

[13] El flujo de agua hacia el polo puede ser sobre la plataforma o cerca de la costa y no tienen porque estar necesariamente relacionados. El primero es dirigido principalmente por gradientes de presión meridionales de larga escala, mientras que el flujo costero puede ser resultado de forzamientos locales o escorrentías de agua dulce (Torres y Barton, 2006).

y Bradford, 1987), y será la retención costera la variable que más contribuya al éxito del reclutamiento (Faure *et al*., 2000).

Los resultados del análisis de regresión múltiple con los grupos funcionales del mesozooplancton proporcionan evidencias sobre la existencia de relaciones tróficas complejas durante la fase larvaria; sugieren, incluso, cambios en el régimen trófico durante dicha fase, como muestra la ecuación 6.6, los cuales podrían estar relacionados con las modificaciones del tamaño de la paralarva. No obstante, estos resultados deben tomarse con precaución debido a la frecuencia de muestreo del mesozooplancton, que puede no captar adecuadamente los posibles cambios en su abundancia. En cualquier caso, este resultado indicaría que tanto los forzamientos físicos sobre los productores primarios, como sobre los secundarios y las relaciones tróficas trabajan en la misma dirección.

Las fluctuaciones interanuales de las capturas del recurso parecen describir ciclos de ~5–6 años con picos sucesivos de altos y bajos (Fig. 6.3a). Son aparentes dos grandes mínimos: uno desde 1997 hasta 2000, y otro más importante de 2004 a 2005, disminuyendo las capturas en un 38,5% y 52,2%, respectivamente. Por otra parte, también se observan dos grandes máximos, uno desde 1994 a 1997 y otro desde 2001 hasta 2004, aumentando las capturas en un 37,1% y 41,5%, respectivamente. Los máximos de capturas se explican por la combinación de una alta frecuencia de días favorables al afloramiento con intensidades bajas y frecuentes períodos de calma en otoño. Mientras que las condiciones inversas dan lugar a bajas capturas. Es notable que de 2004 a 2005 se produjera un cambio repentino no ocurrido con anterioridad. Esto podría explicarse por una combinación de tres factores: i) los valores más bajos de $F <\!-Q_X\!>_{OM}$, y de $F <\!-Q_X\!>_{AS}$; ii) un efecto psicológico originado por los buenos resultados obtenidos el año anterior, que dio lugar a una continuación del esfuerzo (Fig. 6.5); y iii) la marea negra del *Prestige* ocurrida a finales de 2002. Este desgraciado acontecimiento podría haber provocado un incremento en la mortalidad de las hembras que habrían de poner lo huevos en la primavera de 2003, lo cual habría dado lugar a bajos niveles de recién nacidos en el otoño de 2003, bajo reclutamiento en el verano de 2004 y, como

consecuencia, bajas capturas en 2005. Sin embargo, la relación causa–efecto es muy difícil de demostrar[14]. En cualquier caso, las fluctuaciones en las capturas de *O. vulgaris* sugieren un gran compromiso entre los procesos de enriquecimiento y retención, dando lugar a que grandes cambios en las capturas tengan su origen en pequeñas variaciones en la intensidad, dirección y temporalidad del viento (Faure *et al*., 2000; Caverivière y Demarcq, 2002; este estudio), u otros factores (por ej. la lluvia, Sobrino *et al*., 2002). En otras áreas de afloramiento costero también se han identificado diferentes efectos de este fenómeno físico sobre las poblaciones de cefalópodos en procesos tales como: el crecimiento de *Loligo opalescens* (Jackson y Domeier, 2003), la abundancia de *Dosidicus gigas* (Waluda y Rodhouse, 2006), la puesta y fase planctónica de *Loligo vulgaris reynaudii* (Roberts, 2005), o incluso al reclutamiento y abundancia de *Octopus vulgaris* (Faure *et al*., 2000; Caverivière y Demarcq, 2002).

Por otra parte, Guisande *et al*. (2001) mostraron que el éxito en el reclutamiento de la sardina en la costa gallega aumenta en años con afloramiento moderado durante la fase larvaria y entrada de nutrientes suficiente en la época de afloramiento. Aunque la pesca puede elevar la variabilidad en la abundancia de una especie explotada respecto a una no explotada (Hsieh *et al*., 2006), las variaciones en la productividad en ecosistemas de afloramiento dan lugar a variaciones en el rendimiento pesquero (Chávez *et al*., 2003; Ware y Thomson, 2005)[15], y las fluctuaciones del plancton pueden provocar cambios en el reclutamiento, incluso de

[14] El efecto que el vertido del *Prestige* haya podido tener sobre la mortalidad de hembras listas para la freza en 2003 es desconocido. Asimismo, también se desconoce la posible influencia de un efecto acumulado del hidrocarburo. Si bien la abundancia de paralarvas en septiembre y octubre de 2003 fue las más baja encontrada (teniendo en cuenta, también, los años 2000 y 2001, González *et al*., 2005), ésto podría estar más relacionado con otros factores oceanográficos anómalos o tróficos (por ej. la abundancia media de paralarvas en septiembre y octubre estuvo correlacionada con la abundancia de meroplancton, ver sección 6.2.3., en los mismos meses: $r = –0{,}94$; $P = 0{,}016$; $n = 5$). Por otra parte, las capturas también han sufrido descensos en años anteriores al vertido, y evaluando la situación en lo que va de año 2006 parece que ocurre algo similar al año 2005. Con excepción de las zonas costeras directamente afectadas, no se han detectado, al menos hasta el momento, efectos significativos sobre otras especies a distintos niveles tróficos (Albaigés *et al*., 2006).

[15] A lo largo de este capítulo se habla de la importancia que tienen los factores ambientales en los sistemas de afloramiento sobre especies explotadas. Pero no todo es biomasa pesquera de especies pelágicas, mesopelágicas, demersales o bentónicas. Los cambios ambientales pueden tener influencia incluso en especies de peces abisales u otros organismos más allá de los 4.000 m de profundidad (Ruhl y Smith Jr, 2004; Bailey *et al*., 2006).

una especie altamente explotada (Beaugrand *et al*., 2003). Sin embargo, las comparaciones con peces que viven muchos años son difíciles debido al efecto amortiguador que se da por la presencia de varias clases anuales viviendo de forma contemporánea, así como debido a las características de los cefalópodos, cuya biomasa se renueva con mucha rapidez, lo que hace que sean generalmente más vulnerables a las variaciones climáticas (Rodhouse, 2001). Por otra parte, aunque el efecto de la variabilidad del clima sobre el reclutamiento es conocido desde hace años, especialmente en el límite de distribución de una especie (Myers, 1998), hasta la fecha no existe ninguna evidencia que relacione el declive masivo de los recursos marinos con el cambio climático[16].

Aunque la serie temporal empleada en este trabajo debe ampliarse, los resultados obtenidos son robustos y pueden contribuir a clarificar cuales son los efectos que modulan las fluctuaciones de biomasa de uno de los cefalópodos explotados en las costas de Galicia. Los resultados señalan la elevada importancia del patrón de vientos en un sistema productivo controlado de abajo a arriba. Un patrón de viento, que conocido con antelación y *a priori* entre los márgenes de variabilidad observados en este estudio, se podrá usar para predecir las capturas. Además de este factor, también se debe considerar atentamente la presión que sufre el recurso, sobre todo si se combinan años de condiciones climáticas desfavorables y se mantiene el esfuerzo pesquero.

[16] La sobreexplotación pesquera es el único elemento que ha provocado declives masivos a lo largo del planeta (Worm y Myers, 2004). No obstante, las consecuencias del cambio climático de origen antrópico ya comienzan a ser patentes en, por ejemplo, la distribución latitudinal de algunos recursos (Perry *et al*., 2005). Los modelos climáticos predicen una intensificación del afloramiento en respuesta al aumento de los gases de efecto invernadero, pero la influencia que tendrá sobre las especies que los habitan es todavía impredecible (Bakun, 1990; Bakun y Weeks, 2004; Diffenbaugh *et al*., 2004).

7. CONCLUSIONES

1. El ciclo reproductor del pulpo común (*Octopus vulgaris*) viene marcado por la maduración de las hembras. En las aguas de Galicia (NO de la península Ibérica) la puesta tiene lugar mayoritariamente en primavera y la eclosión a finales del verano/principios del otoño. Esto evita los meses con afloramiento más intenso, pero alarga el desarrollo embrionario hasta aproximadamente 4 meses debido a las bajas temperaturas en el fondo durante esa época del año.
2. Los adultos obtienen energía directamente de la alimentación y no de productos de reserva, y ésta se dirige, fundamentalmente, al crecimiento y maduración de los ovocitos.
3. Según el modelo elaborado, las paralarvas incrementan su abundancia a medida que desciende el nitrato, amonio y clorofila. Esto ocurre en aguas características del momento final del pulso de afloramiento, cuando las sales nutrientes son utilizadas para producir biomasa fitoplanctónica, que se transfiere en la cadena trófica.
4. Las paralarvas se desplazan según el patrón de circulación residual característico de las Rías Bajas, que junto con el comportamiento migratorio (próximas a la superficie por la noche y cercanas al fondo durante el día) hacen que el afloramiento sea un proceso que contribuye a la retención manteniendo las paralarvas cerca de la costa.
5. Las capturas registradas oficialmente se pueden usar como valores válidos y representativos de la pesquería en términos relativos, aunque, según el modelo de entrevistas de Gómez–Muñoz, se detecta un 24% de capturas no registradas.
6. La cadena trófica en esta área está gobernada por el afloramiento costero. Utilizando el patrón de viento previo a la eclosión y durante la presencia de las paralarvas en el plancton se desarrolló un modelo capaz de explicar hasta un 90% de la variabilidad en las capturas de *O. vulgaris* con un período de retardo de 21 meses.

8. Bibliografía

Agnew DJ, Beddington JR y Hill SL (2002) The potential use of environmental information to manage squid stocks. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 1851–1857

Albaigés J, Morales–Nin B y Vilas F (2006) The *Prestige* oil spill: A scientific response. Marine Pollution Bulletin 53: 205–207

Alheit J y Hagen E (1997) Long–term climate forcing of European herring and sardine populations. Fisheries Oceanography 6: 130–139

Almeida MJ y Quiroga H (2003) Physical forcing of onshore transport of crab megalopae in the northern Portuguese upwelling system. Estuarine, Coastal and Shelf Science 57: 1091–1102

Álvarez–Salgado XA y Fraga F (2006) As Rías. En: As Augas de Galicia. Consello da Cultura Galega. En prensa.

Álvarez–Salgado XA, Rosón G, Pérez FF y Pazos Y (1993) Hydrographic variability off the Rías Baixas (NW Spain) during the upwelling season. Journal of Geophysical Research 98: 14447–14455

Álvarez–Salgado XA, Rosón G, Pérez FF, Figueiras FG, Pazos Y (1996) Nitrogen cycling in an estuarine upwelling system, the Ría de Arousa (NW, Spain). I: Short–time scale patterns of hydrodynamic and biogeochemical circulation of nitrogen species. Marine Ecology Progress Series 135: 259–273

Álvarez–Salgado XA, Beloso S, Joint I, Nogueira E, Chou L, Pérez FF, Groom S, Cabanas JM, Rees AP y Elskens M (2002) New production of the NW Iberian shelf during the upwelling season over the period 1982–1999. Deep–Sea Research I 49:1725–1739

Álvarez–Salgado XA, Figueiras FG, Pérez FF, Groom S, Nogueira E, Borges AV, Chou L, Castro CG, Moncoiffé G, Ríos AF, Miller AEJ, Frankignoulle M, Savidge G y Wollast R (2003) The Portugal coastal counter current off NW Spain: new insights on its biogeochemical variability. Progress in Oceanography 56: 281–321

Álvarez–Salgado XA, Borges AV, Figueiras FG y Chou L (2006a) Carbon and nutrient fluxes and budgets in the rías of the NW Iberian upwelling system. En: Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins: A Global Synthesis (ed por KK Liu, L Atkinson, R Quiñones y L Talaue–McManus). Springer–Verlag, Nueva York. En prensa.

Álvarez–Salgado XA, Nieto–Cid M, Gago J, Brea S, Castro CG, Doval MD y Pérez FF (2006b) Stoichiometry of the degradation of dissolved and particulate biogenic organic matter in the NW Iberian upwelling. Journal of Geophysical Research 111, C07017, doi: 10.1029/2004JC002473

Arístegui J, Álvarez–Salgado XA, Barton ED, Figueiras FG, Hernández–León S, Roy C y Santos AMP (2006) Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian region of the eastern North Atlantic. En: The Sea, vol. 14b. The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses (ed por AR Robinson y KH Brink). Harvard University Press, Cambridge, MA. p 877–931

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E y Rotheryet P (2004) Long–term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. Nature 432: 100–103

Bailey DM, Ruhl HA y Smith Jr KL (2006) Long–term change in benthopelagic fish abundance in the abyssal northeast Pacific Ocean. Ecology 87: 549–555

Bakun A (1973) Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946–71. NOAA Technical Report NMFS–671. 103 p

Bakun A (1990) Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science 247: 198–201

Bakun A (1996) Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, en cooperación con el

Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México. 323 p

Bakun A y Weeks SJ (2004) Greenhouse gas buildup, sardines, submarine eruptions and the possibility of abrupt degradation of intense marine upwelling ecosystems. Ecology Letters 7: 1015–1023

Bascompte J, Meilán CJ y Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 102: 5443–5447

Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Worm B, Harley SJ y Doherty PA (2003) Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. Science 299: 389–392

Baum JK y Myers RA (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. Ecology Letters 7: 135–145

Baumgartner TR, Soutar A y Ferreira–Bartrina V (1992) Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern Pacific anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin. CalCOFI Report 33: 24–40

Beaugrand G y Reid PC (2003) Long–term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. Global Change Biology 9: 801–817

Beaugrand G, Brander KM, Lindley JA, Souissi S y Reid PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. Nature 426: 661–664

Beddington J y Kirkwood G (2005) Introduction: fisheries, past, present and future. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 360: 3–4

Belcari P, Cuccu D, González M, Srairi A y Vidoris P (2002) Distribution and abundance of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda : Octopoda) in the Mediterranean Sea. Scientia Marina 66: 157–166

Berkeley SA, Chapman C y Sogard SM (2004) Maternal age as a determinant of larval growth and survival in marine fish, *Sebastes melanops*. Ecology 85: 1258–1264

Blanco–Bercial L, Álvarez–Marqués F y Cabal JA (2006) Changes in the mesozooplankton community associated with the hydrography off the northwestern Iberian Peninsula. ICES Journal of Marine Science 63: 799–810

Blanton JO, Tenore KR, Castillejo F, Atkinson LP, Schwing FB y Lavín A (1987) The relationship of upwelling to mussel production in the rías on the western coast of Spain. Journal of Marine Research 45: 497–511

Bode A, Carrera P y Lens S (2003). The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. ICES Journal of Marine Science 60: 11–22

Bode A, Álvarez–Ossorio MT, Carrera P y Lorenzo J (2004) Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. Scientia Marina 68: 165–178

Boletzky Sv (2003) Biology and early life stages in cephalopod molluscs. Advances in Marine Biology 44: 144–202

Bostanci A (2002) No more surprises from evanescent squid. Science 296: 1000–1001

Botsford LW, Moloney CL, Hastings A, Largier JL, Powell TM, Higgins K y Quinn JF (1994) The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. Deep–Sea Research II 41: 107–145

Bower JR (1996) Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago. Fishery Bulletin 94: 398–411

Bower JR y Takagi S (2006) Summer vertical distribution of paralarval gonatid squids in the northeast Pacific. Journal of Plankton Research 26: 851–857

Bower JR, Nakamura Y, Mori K, Yamamoto J, Isoda Y y Sakurai Y (1999) Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. Marine Biology 135: 99–106

Brander KM (2005) Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. ICES Journal of Marine Science 62: 339–343

Browman HI y Sterigou KI (eds) (2004) Perspectives on ecosystem–based approaches to the management of marine resources. Marine Ecology Progress Series 274: 269–303

Brunetti NE y Ivanovic ML (1992) Distribution and abundance of early life stages of squid (*Illex argentinus*) in the south–west Atlantic. ICES Journal of Marine Science 49: 175–183

Caddy JF (1999) Fisheries management in the twenty–first century: will new paradigms apply? Reviews in Fish Biology and Fisheries 9: 1–43

Caddy JF y Garibaldi L (2000) Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests: the perspective from the FAO capture database. Ocean & Coastal Management 43: 615–655

Caddy JF y Defeo O (2003) Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. FAO Fisheries Technical Paper. No 48. Roma. 159 p

Castro BG, Garrido JL y Sotelo CG (1992) Changes in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation. Marine Biology 114: 11–20.

Castro CG, Pérez FF, Álvarez–Salgado XA, Rosón G y Ríos AF (1994) Hydrographic conditions associated with the relaxation of an upwelling event off the Galician coast (NW Spain). Journal of Geophysical Research 99: 5135–5147

Castro CG, Pérez FF, Álvarez–Salgado XA y Fraga F (2000) Coupling between the thermohaline, chemical and biological fields during two contrasting upwelling events off the NW Iberian Peninsula. Continental Shelf Research 20: 189–210

Caverivière A y Demarcq H (2002) Indices d'abondance du poulpe commun et intensité de l'upwelling côtier au Sénégal. En: Le poulpe *Octopus vulgaris*. Sénégal et côtes nord–ouest africaines (ed por A Caverivière, M Thiam y D Jouffre). IRD Éditions, Paris. p 143–156

Caverivière 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: 151–154

Caverivière A, Thiam M y Jouffre D (eds) (2002) Le poulpe *Octopus vulgaris*: Sénégal et côtes nord–ouest africaines. IRD Éditions, Paris. 385 p

Chapela A, González AF, Dawe EG, Rocha FJ y Guerra A (2006) Growth of common octopus (*Octopus vulgaris*) in cages suspended from rafts. Scientia Marina 70: 121–129

Chavez FP, Ryan J, Lluch–Cota SE y Ñiquen MC (2003) From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. Science 299: 217–221

Christensen V, Guénette S, Heymans JJ, Walters CJ, Watson R, Zeller D y Pauly D (2003) Hundred–year decline of North Atlantic predatory fishes. Fish and Fisheries 4: 1–24

Ciannelli L, Chan K–S, Bailey KM y Stenseth NC (2004) Nonadditive effects of the environment on the survival of a large marine fish population. Ecology 85: 3418–3427

Connolly SR, Menge BA y Roughgarden J (2001) A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. Ecology 82: 1799–1813

Cortez T, Castro BG y Guerra A (1995) Reproduction and condition of female *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda). Marine Biology 123: 505–510

Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB y Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? Science 287: 857–859

Cowen RK, Paris CB y Srinivasan A (2006) Scaling of connectivity in marine populations. Science 311: 522–527

Croll DA, Marinovic B, Benson S, Chavez FP, Black N, Ternullo R y Tershy BR (2005) From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. Marine Ecology Progress Series 289: 117–130

Cury P y Shannon L (2004) Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. Progress in Oceanography 60: 223–243

Cury P y Christensen V (2005) Quantitative ecosystem indicators for fisheries management. ICES Journal of Marine Science 62: 307–310

Dawe EG, Colbourne EB and Drinkwater KF (2000) Environmental effects on recruitment of short–finned squid (*Illex illecebrosus*). ICES Journal of Marine Science 57: 1002–1013

Diallo M y Ortiz M (2002) Estimation of a standardized index of abundance of octopus (*O. vulgaris*) from the Senegalese's artisanal fishery (1989–1994). En: Le poulpe *Octopus vulgaris*. Sénégal et côtes nord–ouest africaines (ed por A Caverivière, M Thiam y D Jouffre). Institut de Recherche pour le Développement, Paris. p 223–232

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

Diekmann R y Piatkowski U (2002) Early life stages of cephalopods in the Sargasso Sea: distribution and diversity relative to hydrographic conditions. Marine Biology 141: 123–130

Diffenbaugh NS, Snyder MA y Sloan LC (2004) Could CO_2–induced land–cover feedbacks alter near–shore upwelling regimes? Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 101: 27–32

Dixon PA, Milicich MJ y Sugihara (1999) Episodic fluctuations in larval supply. Science 283: 1528–1530

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: 699–705

Eckert GL (2003) Effects of the planktonic period on marine population fluctuations. Ecology 84: 372–383

Edwards M y Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature 430: 881–884

Ehrhardt NM (2005) Introduction to the World Conference on the "scientific and Technical Bases for the Sustainability of Fisheries". Bulletin of Marine Science 76: 167–170

FAO (2004) El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2003. FAO, Roma. 168 p

FAO (2005) Anuario de estadísticas de pesca. Capturas de 2003. vol. 96, FAO, Roma. 668 p

Farrell TM, Bracher D y Roughgarden J (1991) Cross–shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. Limnology and Oceanography 36: 279–288

Faure V, Inejih CA, Demarq 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: 343–355

Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry VJ y Millero FJ (2004) Impact of anthropogenic CO_2 on the $CaCO_3$ system in the oceans. Science 305: 362–366

Figueiras FG, Labarta U y Fernández–Reiriz MJ (2002) Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rías Baixas of Galicia. Hydrobiologia 484: 121–131

Fiúza AFG (1984) Hidrologia e dinâmica das águas costeiras de Portugal. Tesis Doctoral, Universidad de Lisboa. 294 p

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

Frank KT, Petrie B, Choi JS y Laggett WC (2005) Trophic cascades in a formerly cod–dominated ecosystem. Science 308: 1621–1623

Frank KT, Petrie B, Shackell NL y Choi JS (2006) Reconciling differences in trophic control in mid–latitude marine ecosystems. Ecology Letters 9: 1096–1105

Freire J y García–Allut A (2000) Socioeconomic and biological causes of management failures in European artisanal fisheries: the case of Galicia (NW Spain). Marine Policy 24: 375–384

Freire J, Bernárdez C, Corgos A, Fernández L, González–Gurriarán E, Sampedro MP y Verísimo P (2002) Management strategies for sustainable invertebrate fisheries in coastal ecosystems of Galicia (NW Spain). Aquatic Ecology 36: 41–50

Frouin R, Fiúza AFG, Ámbar I y Boyd TJ (1990) Observations of a poleward current off the coasts of Portugal and Spain during winter. Journal of Geophysical Research 95: 679–691

Fusté X y Gili J–M (1991) Distribution pattern of decapod larvae off the north–western Iberian Peninsula coast (NE Atlantic). Journal of Plankton Research 13: 217–228

Gago J, Álvarez–Salgado XA, Nieto–Cid M, Brea S y Piedracoba S (2005) Continental inputs of C, N, P and Si species to the Ría de Vigo (NW Spain). Estuarine Coastal and Shelf Science 65: 74–82

García–Soto C, Pingree RD y Valdés L (2002) Navidad development in the southern Bay of Biscay: climate change and swoddy structure from remote sensing and in situ measurements. Journal of Geophysical Research 107, C8, doi: 10.1029/2001JC001012

Gilcoto M (2004) El campo termohalino como trazador de la dinámica de la Ría de Vigo y su acoplamiento meteorológico. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo. 211 p

Gilcoto M, Álvarez–Salgado XA y Pérez FF (2001) Computing optimum estuarine residual fluxes with a multiparameter inverse method (OERFIM). Application to the 'Ría de Vigo' (NW Spain). Journal of Geophysical Research 106: 13303–13318

Gómez–Muñoz VM (1990) A model to estimate catches from a short fishery statistics survey. Bulletin of Marine Science 46: 719–722

Gonçalves JMA (1993) *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (polvo–comum): Sinopse da biologia e exploraçao. Tesis Doctoral, Universidad de las Azores. 470 p

González AF, Trathan PN, Yau C y Rodhouse PG (1997) Interactions between oceanography, ecology and fisheries biology of the ommastrephid squid *Martialia hyadesi* in the South Atlantic. Marine Ecology Progress Series 152: 205–215

González AF, Otero J, Guerra A, Prego R, Rocha F y Dale A (2005) Distribution of common octopus and common squid paralarvae in a wind–driven upwelling area (Ría of Vigo, northwestern Spain). Journal of Plankton Research 27: 271–277

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

Guerra A (1979) Fitting a von Bertalanffy expresión to *Octopus vulgaris* growth. Investigación Pesquera 43: 319–326

Guerra A (1981) The fishery of *Octopus vulgaris* off Finisterre (NW of Spain). ICES–CM–K:4. 13 p

Guerra A (1982) Reflexiones sobre la distribución geográfica de *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). IV Congreso Nacional de Malacología, Gijón (España), 11–13 de Septiembre de 1982. Mimeo. 18 p

Guerra A (1997) *Octopus vulgaris*: Review of the world fishery. En: Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of Octopus in California (ed por MA Lang y FG Hochberg). Smithsonian Institution, Washington D.C. p 91–97

Guerra A (2006) Estrategias evolutivas de los cefalópodos. Investigación y Ciencia 355: 50–59

Guerra A y Castro BG (1994) Reproductive–somatic relationships in *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Falkland Islands. Antarctic Science 6: 175–178

Guerra A, Cortez T y Rocha F (1999) Redescripción del pulpo de los Changos, *Octopus mimus* Gould, 1852, del litoral chileno–peruano (Mollusca, Cephalopoda). Iberus 17: 37–57

Guisande C, Cabanas JM, Vergara AR y Riveiro I (2001) Effect of climate on recruitment success of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus*. Marine Ecology Progress Series 223: 243–250

Guisande C, Vergara AR, Riveiro I y Cabanas JM (2004) Climate change and abundance of the Atlantic–Iberian sardine (*Sardina pilchardus*). Fisheries Oceanography 13: 91–101

Hall SJ y Mainprize B (2004) Towards ecosystem–based fisheries management. Fish and Fisheries 5: 1–20

Halpern BS, Cottenie K y Broitman BR (2006) Strong top–down control in southern California kelp forest ecosystems. Science 312: 1230–1232

Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. Nature 396: 41–49

Hatanaka H (1979) Studies on the fisheries biology of common octopus off the northwest coast of Africa. Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory 17: 13–124 (en japonés)

Hatfield EMC y Rodhouse PG (1994) Distribution and abundance of juvenile *Loligo gahi* in Falkland Island waters. Marine Biology 121: 267–272

Hernández–García V, Hernández–López JL y Castro–Hernández JJ (1998) The octopus (*Octopus vulgaris*) in the small–scale trap fishery off the Canary Islands (Central–East Atlantic). Fisheries Research 35: 183–189

Hernández–García V, Hernández–López JL y Castro–Hernández JJ (2002) On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. Fisheries Research 57: 197–203

Herrera JL, Piedracoba S, Varela RA y Rosón G (2005) Spatial analysis of the wind field on the western coast of Galicia (NW Spain) from in situ measurements. Continental Shelf Research 25: 1728–1748

Hilborn R, Parrish JK y Litle K (2005) Fishing rights or fishing wrongs? Reviews in Fish Biology and Fisheries 15: 191–199

Hjermann DO, Ottersen G y Stenseth NCh (2004) Competition among fishermen and fish causes the collapse of Barents Sea capelin. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 101: 11679–11684

Hoening JM, Jones CM, Pollock KH, Robson DS y Wade DL (1997) Calculation of catch rate and total catch in roving surveys of anglers. Biometrics 53: 306–317

Hsieh Ch–h, Glaser SM, Lucas AJ y Sugihara G (2005) Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. Nature 435: 336–340

Hsieh Ch–h, Reiss CS, Hunter JR, Beddington JR May RM y Sugihara G (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443: 859–862

Hurrell JW, Kushnir Y, Ottersen G y Visbeck M (2003) An overview of the North Atlantic Oscillation. En: The NAO: Climatic significance and environmental impact (ed por J Hurrell, Y Kushnir, G Ottersen y M Visbeck). American Geophysical Union, Washington DC. p 211–234

Hutchings JA (2000) Collapse and recovery of marine fishes. Nature 406: 882–885

Hutchings JA y Reynolds JD (2004) Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. BioScience 54: 297–309

Iglesias J, Otero JJ, Moxica C, Fuentes L, Sánchez FJ (2004) The completed life cycle of the octopus (*Octopus vulgaris*, Cuvier) under culture conditions: paralarvae rearing using *Artemia* and zoeae, and first data on juvenile growth up to 8 months of age. Aquaculture International 12: 481–487

Inejih CA (2000) Dynamique spatio–temporelle et biologie du poulpe (*Octopus vulgaris*) dans les eaux mauritaniennes: Modélisation de l'abondance et ménagement des pêcheries. Tesis Doctoral, Universidad de Bretaña Occidental. 252 p

Iverson RL (1990) Control of marine fish production. Limnology and Oceanography 35: 1593–1604

Jackson GD y Domeier ML (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: 925–935

Jackson JBC, Kirby MX, Brger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ y Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science 293: 629–638

Joint I, Inall M, Torres R, Figueiras FG, Álvarez–Salgado XA, Rees AP y Woodward EMS (2001) Two Lagrangian experiments in the Iberian Upwelling System: tracking an upwelling event and an off–shore filament. Progress in Oceanography 51: 221–248

Joint I, Groom SB, Wollast R, Chou L, Tilstone GH, Figueiras FG, Loijens M y Smyth TJ (2002) The response of phytoplankton production to periodic upwelling and relaxation events at the Iberian shelf break: estimates by the ^{14}C method and by satellite remote sensing. Journal of Marine Systems 32: 219–238

Jouffre D y Caverivière A (2005) Combining fishing closure with minimum size of capture to improve octopus production in senegalese waters: an evaluation using analytical modelling. Phuket Marine Biological Center Research Bulletin 66: 307–319

Jouffre D, Lanco S, Gascuel D y Caverivière A (2002) Niveaux d'exploitation des stocks de poulpes du Sénégal de 1996 à 1999 et tailles minimales de captures. Une évaluation par modélisation analytique. En: Le poulpe *Octopus vulgaris*. Sénégal et côtes nord–ouest africaines (ed por A Caverivière, M Thiam y D Jouffre). Institut de Recherche pour le Développement, Paris. p 269–295

Katsanevakis S y Verriopoulos G (2006) Seasonal population dynamics of *Octopus vulgaris* in the eastern Mediterranean. ICES Journal of Marine Science 63: 151–160

Kirchner CH y Beyer JE (1999) Estimation of total catch of Silver Kob *Argyrosomus inodorus* by recreational shore–anglers in Namibia using a roving–roving creel survey. South African Journal of Marine Science 21: 191–199

Klyashtorin LB (1998) Long–term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. Fisheries Research 37: 115–125

Larrañeta MG (1996) Ecología de las relaciones stock–reclutamiento en los peces marinos. Oceánides 11: 55–187

Lavín A, Díaz del Río G, Cabanas JM y Casas G (1991) Afloramiento en el noroeste de la península Ibérica. Índices de afloramiento para el punto 43º N y 11º O período 1966–1989. Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía 91. 40 p

Lorenzo LM, Arbones B, Tilstone GH y Figueiras FG (2005) Across–shelf variability of phytoplankton composition, photosynthetic parameters and primary production in the NW Iberian upwelling system. Journal of Marine Systems 54: 157–173

Lotze HK y Milewsky I (2004) Two centuries of multiple human impacts and successive changes in a north Atlantic food web. Ecological Applications 14: 1428–1447

Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Kay MC, Kidwell SM, Kirby MX, Peterson CH y Jackson JBC (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. Science 312: 1806–1809

Ma H, Grassle JP y Chant RJ (2006) Vertical distribution of bivalve larvae along a cross–shelf transect during summer upwelling and downwelling. Marine Biology 149: 1123–1138

Mangold K (1983) *Octopus vulgaris*. En: Cephalopod Life Cycles. Species Accounts (ed por PR Boyle). Academic Press, Londres. p 335–364

Mangold K (1998) The Octopodinae from the eastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. En: Systematics and Biogeography of Cephalopods (ed por NA Voss, M Vecchione, RB Toll y MJ Sweeney). Smithsonian Contributions to Zoology, Washington DC. 586: 521–528

Marta–Almeida M, Dubert J, Peliz A y Queiroga H (2006) Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. Marine Ecology Progress Series 307: 1–19

Marshall J, Kushnir Y, Battisti D, Chang P, Czaja A, Dickson R, Hurrell J, McCartney M, Saravanan R y Visbeck M (2001) North Atlantic Climate variability: phenomena, impacts and mechanisms. International Journal of Climatology 21: 1863–1898

Mazé JP, Arhan M y Mercier H (1997) Volume budget of the eastern boundary layer off the Iberian Península. Deep–Sea Research II 44: 1543–1574

McGrath Steer BL y Jackson GD (2004) Temporal shifts in the allocation of energy in the arrow squid, *Nototodarus gouldi*: sex–specific responses. Marine Biology 144: 1141–1149

Meehl GA, Washington WM, Collins WD, Arblaster JM, Hu A, Buja LE, Strand WG y Teng H (2005) How much more global warming and sea level rise? Science 307: 1769–1772

Menge BA, Lubchenco J, Bracken MES, Chan F, Foley MM, Freidenburg TL, Gaines SD, Hudson G, Krenz C, Leslie H, Menge DNL, Russell R y Webster MS (2003) Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 100: 12229–12234

Micheli F (1999) Eutrophication, fisheries, and consumer–resource dynamics in marine pelagic ecosystems. Science 285: 1396–1398

Millard RC, Owens WB y Fofonoff NP (1990) On the calculations of the Brunt–Väisälä frequency. Deep–Sea Research 37: 167–181

Miyahara K, Ota T, Kohno N, Ueta Y y Bower JR (2005) Catch fluctuations of the diamond squid *Thysanoteuthis rhombus* in the Sea of Japan and models to forecast CPUE based on analysis of environmental factors. Fisheries Research 72: 71–79

Molares J y Freire J (2003) Development and perspectives for community–based management of the goose barnacle (*Pollicipes pollicipes*) fisheries in Galicia (NW Spain). Fisheries Research 65: 485–492

Moltschaniwskyj NA y Semmens JM (2000) Limited use of stored energy reserves for reproduction by the tropical loliginid squid *Photololigo* sp. Journal of Zoology, London B 251: 307–313

Moncoiffé G, Álvarez–Salgado XA, Savidge G y Figueiras FG (2000) Seasonal and short–time–scale dynamics of microplankton community production and respiration in an ishore upwelling system. Marine Ecology Progress Series 196: 111–126

Morel A (1991) Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implication. Progress in Oceanography 26: 263–306

Mumby PJ, Dahlgren CP, Harborne AR, Kappel CV, Micheli F, Brumbaugh DR, Holmes KE, Mendes JM, Broad K, Sanchirico JN, Buch K, Box S, Stoffle RW y Gill AB (2006) Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. Science 311: 98–101

Munro G y Sumaila UR (2002) The impact of subsidies upon fisheries management and sustainability: the case of the North Atlantic. Fish and Fisheries 3: 233–250

Myers RA (1998) When do environment–recruitment correlations work? Reviews in Fish Biology and Fisheries 8: 285–305

Myers RA y Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423: 280–283

Myers RA, Barrowman NJ, Hutchings JA y Rosenberg AA (1995) Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. Science 269: 1106–1108

Myers RA, Hutchings JA y Barrowman NJ (1997) Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. Ecological Applications 7: 91–106

Narváez DA, Navarrete SA, Largier J y Vargas CA (2006) Onshore advection of warm water, larval invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. Marine Ecology Progress Series 309: 159–173

Navarrete SA, Wieters EA, Broitman BR y Castilla JC (2005) Scales of benthic–pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top–down control. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 102: 18046–18051

Naylor RL, Goldburg RJ, Primavera JH, Kautsky N, Beveridge MCM, Clay J, Folke C, Lubchenco J, Mooney H y Troell M (2000) Effect of aquaculture on world fish supplies. Nature 405: 1017–1024

Neis B, Schneider DC, Felt L, Haedrich RL, Fischer J y Hutchings JA (1999) Fisheries assessment: what can be learned from interviewing resource users? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1949–1963

Nielsen KJ y Navarrete SA (2004) Mesoscale regulation comes from the bottom–up: intertidal interactions between consumers and upwelling. Ecology Letters 7: 31–41

Nogueira E, Pérez FF y Ríos AF (1997) Seasonal patterns and long–term trends in an estuarine upwelling ecosystem (Ría de Vigo, NW Spain). Estuarine, Coastal and Shelf Science 44: 285–300

Norman M (2000) Cephalopods–A World Guide. ConchBooks, Hackenheim (Alemania). 318 p

O'Dor RK y Wells MJ (1978) Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*. Journal of Experimental Biology 77: 15–31

Okutani T y Watanabe T (1983) Stock assessment by larval surveys of the winter population of *Todarodes pacificus* Steenstrup Cephalopoda: Ommastrephidae) with a review of early works. Biological Oceanography 2: 401–431

Olsen EM, Heino M, Lilly GR, Morgan MJ, Brattey J, Ernande B y Dieckmann U (2004) Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. Nature 428: 932–935

Oosthuizen A y Smale MJ (2003) Population biology of *Octopus vulgaris* on the temperate south–eastern coast of South Africa. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83: 535–541

Otero J, Rocha F, González AF, Gracia J y Guerra A (2005) Modelling artisanal coastal fisheries of Galicia (NW Spain) based on data obtained from fishers: the case of *Octopus vulgaris*. Scientia Marina 69: 577–585

Pauly D y Christensen V (1995) Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374: 255–257

Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R y Torres F (1998) Fishing down marine food webs. Science 279: 860–863

Pauly D, Christensen V, Guénette S, Pitcher TJ, Sumaila R, Walters CJ, Watson R y Zeller D (2002) Towards sustainability in world fisheries. Nature 418: 689–695

Pecl GT, Moltschaniwskyj NA, Tracey SR y Jordan AR (2004) Inter–annual plasticity of squid life history and population structure: ecological and management implications. Oecologia 139: 515–524

Pecl GT, Steer MA y Hodgson KE (2004) The role of hatchling size in generating the intrinsic size–at–age variability of cephalopods: extending the Forsythe Hypothesis. Marine and Freshwater Research 55: 387–394

Peliz A, Dubert J, Haidvogel DB y Le Cann B (2003) Generation and unstable evolution of a density–driven Eastern Poleward Current: the Iberian Poleward Current. Journal of Geophysical Research 108: 3268

Peliz A, Dubert J, Santos AMP, Oliveira PB y Le Cann B (2005) Winter upper ocean circulation in the Western Iberian Basin–Fronts, eddies and poleward flows: an overview. Deep–Sea Research I 52: 621–646

Peña D (1989) Estadística. Modelos y métodos 2: Modelos lineales y series temporales. Alianza Editorial, Madrid. 745 p

Pereira JMF (1999) Control of the Portuguese artisanal octopus fishery. En: Proceedings of the International Conference on Integrated Fisheries Monitoring (ed por CP Nolan). FAO, Roma. p 369–378

Pereiro JA y Bravo de Laguna J (1979) Dinámica de la población y evaluación de los recursos del pulpo del Atlántico Centro–Oriental. Boletín del Instituto Español de Oceanografía 5: 69–105

Pérez FF, Ríos AF, King BA y Pollard RT (1995) Decadal changes of the θ–S relationship of the Eastern North Atlantic Central Water. Deep–Sea Research I 42: 1849–1864

Pérez FF, Pollard RT, Read JF, Valencia V, Cabanas JM y Ríos AF (2000a) Climatological coupling of the thermohaline decadal changes in central water of the eastern north Atlantic. Scientia Marina 64: 347–353

Pérez FF, Álvarez–Salgado XA y Rosón G (2000b) Stoichiometry of the net ecosystem metabolism in a coastal inlet affected by upwelling. The Ría de Arousa (NW Spain). Marine Chemistry 69: 217–236

Perry AL, Low PJ, Ellis JR y Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 308: 1912–1915

Perry RI, Walters CJ y Boutiller JA (1999) A framework for providing scientific advice for the management of new and developing invertebrate fisheries. Reviews in Fish Biology and Fisheries 9: 125–150

Peterman RM y Bradford MJ (1987) Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). Science 235: 354–356

Piatkowski U (1998) Modern target sampling techniques provide new insights into the biology of early life stages of pelagic cephalopods. Biologia Marina Mediterranea 5: 260–272

Piedracoba S, Álvarez–Salgado XA, Rosón G y Herrera JL (2005) Short–timescale thermohaline variability and residual circulation in the central segment of the coastal upwelling system of the Ría de Vigo (northwest Spain) during four contrasting periods. Journal of Geophysical Research 110: C03018 doi: 10.1029/2004JC002556

Pierce GJ y Guerra A (1994) Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. Fisheries Research 21: 255–285

Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DO, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B, Houde ED, Link J, Livingston PA, Mangel M, McAllister MK, Pope J y Sainsbury KJ (2004) Ecosystem–based fishery management. Science 305: 346–347

Pollero RJ y Iribarne OO (1988) Biochemical changes during the reproductive cycle of the small Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*, D'Orb. Comparative Biochemistry and Physiology 90B: 317–320

Pollock KH, Hoening JM, Jones CM, Robson DS y Greene CJ (1997) Catch rate estimation for roving and access point surveys. North American Journal of Fisheries Management 17: 11–19

Pomeroy LR (2004) Building bridges across subdisciplines in marine ecology. Scientia Marina 68: 5–12

Poulin E, Palma AT, Leiva G, Narváez D, Pacheco R, Navarrete SA y Castilla JC (2002) Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. Limnology and Oceanography 47: 1248–1255

Pyper BJ y Peterman RM (1998) Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 2127–2140

Quetglas A, Alemany F, Carbonell A, Merella P y Sánchez P (1998) Biology and fishery of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, caught by trawlers in Mallorca (Balearic Sea, Western Mediterranean). Fisheries Research 36: 237–249

Quinn GP y Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge (UK). 537 p

Quiñones RA y Platt T (1991) The relationship between the f–ratio and the P:R ratio in the pelagic ecosystem. Limnology and Oceanography 36: 211–213

Rees WJ y Lumby JR (1954) The abundance of *Octopus* in the English Channel. Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom 33: 515–536

Reid PC, Battle EJV, Batten SD y Brander KM (2000) Impacts of fisheries on plankton community structure. ICES Journal of Marine Science 57: 495–502

Richardson AJ y Schoeman DS (2004) Climate impact on plankton ecosystems in the northeast Atlantic. Science 305: 1609–1612

Ríos AF, Pérez FF y Fraga F (1992) Water masses in upper and middle North Atlantic Ocean east of the Azores. Deep–Sea Research I 39: 645–658

Riveiro I, Guisande C, Maneiro I y Vergara AR (2004) Parental effects in the European sardine *Sardina pilchardus*. Marine Ecology Progress Series 274: 225–234

Roberts MJ (2005) Chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii*) abundance linked to changes in South Africa's Agulhas Bank ecosystem during spawning and the early life cycle. ICES Journal of Marine Science 62: 33–55

Roberts JM, Wheeler AJ y Freiwald A (2006) Reefs of the deep: the biology and geology of cold–water coral ecosystems. Science 312: 543–547

Roberts MJ y van den Berg M (2002) Recruitment variability of chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii*) – Role of currents on the Agulhas Bank (South Africa) in paralarvae distribution and food abundance. Bulletin of Marine Science 71: 691–710

Robin JP y Denis V (1999) Squid stock fluctuations and water temperature: temporal analysis of English Channel Loliginidae. Journal of Applied Ecology 36: 101–110

Rocha F, Guerra A, Prego R y Piatkowski U (1999) Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician waters (NW Spain). Journal of Plankton Research 21: 21–33

Rocha F, Guerra A y González AF (2001) A review of reproductive strategies in cephalopods. Biological Reviews 76: 291–304

Rocha F, Gracia J, González AF, Jardón CM y Guerra A (2004) Reliability of a model based on a short fishery statistics survey: application to the Northeast Atlantic monkfish fishery. ICES Journal of Marine Science 61: 25–34

Rodhouse PG (1998) Physiological progenesis in cephalopod molluscs. Biological Bulletin 195: 17–20

Rodhouse PG (2001) Managing and forecasting squid fisheries in variable environments. Fisheries Research 54: 3–8

Rodhouse PG, Symon C y Hatfield EMC (1992) Early life cycle of cephalopods in relation to the major oceanographic features of the southwest Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series 89: 183–195

Rodríguez C, Carrasco JF, Arronte JC y Rodríguez M (2006) Common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) juvenile ongrowing in floating cages. Aquaculture 254: 293–300

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

Roessig JM, Woodley CM, Cech JJ y Hansen LJ (2004) Efects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. Reviews of Fish Biology and Fisheries 14: 251–275

Roper CFE y Young RE (1975) Vertical distribution of pelagic cephalopods. Smithsonian Contributions to Zoology 209: 1–51

Röpke A, Nellen W y Piatkowski U (1993) A comparative study on the influence of the pycnocline on the vertical distribution of fish larvae and cephalopod paralarvae in three ecologically different areas of the Arabian Sea. Deep–Sea Research II 40: 801–819

Rosa R, Nunes ML y Sousa Reis C (2002) Seasonal changes in the biochemical composition of *Octopus vulgaris*, Cuvier, 1797, from three areas of the Portuguese coast. Bulletin of Marine Science 71: 739–751

Rosa R, Costa PR y Nunes ML (2004) Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. deffilippi* (Mollusca: Cephalopoda). Marine Biology 145: 563–574

Rosón G, Álvarez–Salgado XA y Pérez FF (1997) A non stationary box model to determine residual fluxes in a partially mixed estuary, based on both thermohaline properties. Application to the Ría de Arousa (NW Spain). Estuarine Coastal and Shelf Science 44: 249–262

Roughgarden J, Gaines S y Possingham H (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. Science 241: 1460–1466

Ruhl HA y Smith Jr KL (2004) Shifts in deep–sea community structure linked to climate and food supply. Science 305: 513–515

Rumrill SS (1990) Natural mortality of marine invertebrate larvae. Ophelia 21: 163–198

Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Peng TH, Kozyr A, Ono T y Ríos AF (2004) The oceanic sink for anthropogenic CO_2. Science 305: 367–371

Sakaguchi H, Hamano T y Nakazono A (1999) Occurrence of planktonic juveniles of *Octopus vulgaris* in eastern Iyo–Nada of the Seto Inland sea, Japan. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography 63: 181–187 (en japonés)

Sakaguchi H, Hamano T y Nakazono A (1999) Relationship between incubation days and rearing temperature of *Octopus vulgaris* eggs. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography 63: 188–191 (en japonés)

Sakaguchi H, Nakazono A y Akira A (2002) Factors influencing body size of hatchlings, and relationship between fecundity and body weight of female, *Octopus vulgaris*. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography 66: 79–83 (en japonés)

Sakaguchi H, Araki A y Nakazono A (2003) Sexual maturation of *Octopus vulgaris* in Northeastern Iyo–Nada of the Seto Inland Sea, Japan. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography 67: 254–260 (en japonés)

Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T y Hiyama Y (2000) Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. ICES Journal of Marine Science 57: 24–30

Salman A, Katagan T y Benli HA (2003) Vertical distribution and abundance of juvenile cephalopods in the Aegean Sea. Scientia Marina 67: 167–176

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. p 477–487

Santos AMP, Peliz A, Dubert J, Oliveira PB, Angélico MM y Ré P (2004) Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs and larvae off western Iberia: a retention mechanism. Continental Shelf Research 24: 149–165

Santos AMP, Kazmin AS Peliz A (2005) Decadal changes in the Canary upwelling system as revealed by satellite observations: Their impact on productivity. Journal of Marine Research 63: 359–379

Santos AMP, Ré P, Santos A y Peliz A (2006) Vertical distribution of the European sardine (*Sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. Journal of Plankton Research 28: 523–532

Schmittner A (2005) Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. Nature 434: 628–633

Schumann EH, Perrins LA y Hunter IT (1982) Upwelling along the south coast of the Cape Province, South Africa. South African Journal of Science 78: 238–242

Semmens JM, Pecl GT, Villanueva R, Jouffre D, Sobrino I, Wood JB y Rigby PR (2004) Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. Marine and Freshwater Research 55: 367–377

Shanks AL y Brink L (2005) Upwelling, downwelling, and cross–shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. Marine Ecology Progress Series 302: 1–12

Shanks AL y Eckert GL (2005) Population persistence of California current fishes and benthic crustaceans: a marine drift paradox. Ecological Monographs 75: 505–524

Shepherd TD y Myers RA (2005) Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. Ecology Letters 8: 1095–1104

Silva L, Sobrino I y 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: 837–850

Simón F, Rocha F y Guerra A (1996) The small–scale squid hand–jig fishery off the northwestern Iberian Peninsula: application of a model based on a short survey of fishery statistics. Fisheries Research 25: 253–263

Sinclair M y Valdimarsson G (eds) (2002) Responsible fisheries in the marine ecosystems. CABI Publishing. FAO, Roma. 426 p

Smith CD y Griffiths CL (2002) Aspects of the population biology of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. South African Journal of Marine Science 24: 185–192

Smith CD, Pierce GJ, Zuur AF y Boyle PR (2005) Seasonal patterns of investment in reproductive and somatic tissues in the squid *Loligo forbesi*. Aquatic Living Resources 18: 341–351

Sobrino I, Silva L, Bellido JM y Ramos F (2002) Rainfall, river discharges and sea temperatures as factors affecting abundance of two coastal benthic cephalopod species in the Gulf of Cádiz (SW Spain). Bulletin of Marine Science 71: 851–865

Söller R, Warnke K, Saint–Paul U y Blohm D (2000) Sequence divergence of mitochondrial DNA indicates cryptic biodiversity in *Octopus vulgaris* and supports the taxonomic distinctiveness of *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). Marine Biology 136: 29–35

Souto C, Gilcoto M, Fariña–Busto L y Pérez FF (2003) Modelling the residual circulation of a coastal embayment affected by wind–driven upwelling: circulation of the Ría de Vigo (NW Spain). Journal of Geophysical Research 108(C11): 3340, doi: 10.1029/2002JC001512

Sponaugle S, Cowen RK, Shanks AL, Morgan SG, Leis JM, Pineda J, Boehlert GW, Kingsford MJ, Lindeman KC, Grimes Ch y Munro JL (2002) Predicting self–recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. Bulletin of Marine Science 70: 341–375

Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW y Belgrano A (eds) (2004) Marine ecosystems and climate variation. Oxford University Press, Oxford (UK). 252 p

Sweeney MJ, Roper CFE, Mangold K, Clarke MR y Boletzky Sv (eds) (1992) 'Larval' and juvenile cephalopods: A manual for their identification. Smithsonian Contributions to Zoology 513: 1–282

Symes D (2005) Altering course: future directions for Europe's fisheries policy. Fisheries Research 71: 259–265

Tait RW (1986) Aspects physiologiques de la sénescence post reproductive. Tesis Doctoral, Universidad de Paris VI. 250 p

Takeda R (1990) The distribution of planktonic juveniles of *Octopus vulgaris* Cuvier in Harima Nada. Suisanzoshoku 38: 183–190 (en japonés)

Tenore KR, Alonso–Noval M, Álvarez–Ossorio M, Atkinson LP, Cabanas JM, Cal RM, Campos HJ, Castillejo F, Chesney EJ, González N, Hanson RB, McClain CR, Miranda A, Román MR, Sánchez J, Santiago G, Valdés L, Varela M y Yoder J (1995) Fisheries and oceanography off Galicia, NW Spain: mesoscale spatial and temporal changes in physical processes and resultant patterns of biological productivity. Journal of Geophysical Research 100: 10943–10966

Thompson RC, Olsen Y, Mitchell RP, Davis A, Rowland SJ, John AWG, McGonigle D y Russell AE (2004) Lost at sea: Where is all the plastic? Science 304: 838

Tilstone GH, Figueiras FG, Lorenzo LM y Arbones B (2003) Phytoplankton composition, photosynthesis and primary production during different hydrographic conditions at the Northwest Iberian upwelling system. Marine Ecology Progress Series 252: 89–104

Torres R y Barton ED (2006) Onset and development of the Iberian poleward flow along the Galician coast. Continental Shelf Research 26: 1134–1153

Torres R, Barton ED, Miller P y Fanjul E (2003) Spatial patterns of wind and sea surface temperature in the Galician upwelling region. Journal of Geophysical Research 108(C4): 3130, doi: 10.1029/2002JC001361

Townend J (2002) Practical statistics for environmental and biological scientists. John Wiley & Sons, West Sussex (UK). 276 p

Tsangridis A, Sánchez P y Ioannidou D (2002) Exploitation patterns of *Octopus vulgaris* in two Mediterranean areas. Scientia Marina 66: 59–68

Turrell WR (2004) The policy basis of the "Ecosystem Approach" to fisheries management. EuroGOOS publication No 21. 28 p

UNESCO (1986) Progress in oceanographic tables and standards 1983–1986, work and recommendations of the UNESCO/SCOR/ICES/ IAPSO joint panel. UNESCO Technical Papers of Marine Science 50. Mar. Inf. Cent., Div. Mar. Sci., UNESCO, Paris

Valdés JL, Román MR, Álvarez–Ossorio MT, Gauzens AL y Miranda A (1990) Zooplankton composition and distribution off the coast of Galicia, Spain. Journal of Plankton Research 12: 629–643

van Heukelem WF (1973) Growth and lifespan of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). Journal of Zoology, London B 169: 299–315

Varela RA, Rosón G, Herrera JL, Torres–López S y Fernández–Romero A (2005) A general view of the hydrographic and dynamical patterns of the Rías Baixas adjacent sea area. Journal of Marine Systems 54: 97–113

Vaz–Pires P, Seixas P y Barbosa A (2004) Aquaculture potential of the common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797): a review. Aquaculture 238: 221–238

Vecchione M (1999) Extraordinary abundance of squid paralarvae in the tropical eastern Pacific Ocean during El Niño of 1987. Fishery Bulletin 97: 1025–1030

Vecchione M, Roper CFE, Sweeney MJ y Lu CC (2001) Distribution, relative abundance and developmental morphology of paralarval cephalopods in the Western North Atlantic Ocean. NOAA Technical Reports. NMFS 152. 54 p

Villanueva R (1995) Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52: 2639–2650

Villanueva R, Nozais C y Boletzky Sv (1996) Swimming behaviour and food searching in planktonic *Octopus vulgaris* Cuvier from hatching to settlement. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 208: 169–184

Walsh JJ (1988) On the nature of continental shelves. Academic Press, Londres. 520 p

Walsh MR, Munch SB, Chiba S y Conover DO (2006) Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. Ecology Letters 9: 142–148

Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh–Guldberg O y Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416: 389–395

Waluda CM y Rodhouse PG (2006) Remotely sensed mesoscale oceanography of the Central Eastern Pacific and recruitment variability in *Dosidicus gigas*. Marine Ecology Progress Series 310: 25–32

Ward P y Myers RA (2005) Shifts in open–ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. Ecology 86: 835–847

Ware DM y Thomson RE (2005) Bottom–up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. Science 308: 1280–1284

Warnke K, Söller R, Blohm D y Saint–Paul U (2004) A new look at geographic and phylogenetic relationships within the species group surrounding *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda): indications of very wide distribution from mitochondrial DNA sequences. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 42: 306–312

Watson R y Pauly D (2001) Systematic distortions in world fisheries catch trends. Nature 414: 534–536

Wells MJ, Clarke A (1996) Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod. Philosophical Transactions of the Royal Society of Lond B, Biological Sciences 351: 1083–1104

Wieters EA (2005) Upwelling control of positive interactions over mesoscales: a new link between bottom–up and top–down processes on rocky shores. Marine Ecology Progress Series 301: 43–54

Wing SR, Botsford LW, Ralston SV y Largier JL (1998) Meroplanktonic distribution and circulation in a coastal retention zone of the northern California upwelling system. Limnology and Oceanography 43: 1710–1721

Wollast R (1998) Evaluation and comparison of the global carbon cycle in the coastal zone and in the open ocean. En: The Sea, vol. 10. The Global Coastal Ocean: Processes and Methods (ed por KH Brink y AR Robinson). John Wiley & Sons, Nueva York. p 213–252

Wooster WS, Bakun A y McLain DR (1976) The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. Journal of Marine Research 34: 131–141

Worm B y Myers RA (2003) Meta–analysis of cod–shrimp interactions reveals top–down control in oceanic food webs. Ecology 84: 162–173

Worm B y Myers RA (2004) Managing fisheries in a changing climate. Nature 429: 15

Worm B, Sandow M, Oschlies A, Lotze HK y Myers RA (2005) Global patterns of predator diversity in the open oceans. Science 309: 1365–1369

Yannicelli B, Castro LR, Schneider W y Sobarzo M (2006) Crustacean larvae distribution in the coastal upwelling zone off Central Chile. Marine Ecology Progress Series 319: 175–189

Yentsch CS y Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep–Sea Research Oceanographic Abstracts 10: 221–231

Young RE y Harman RF (1988) "Larva", "paralarva" and "subadult" in cephalopod terminology. Malacologia 29: 201–207

Zeidberg LD y Hamner WM (2002) Distribution of squid paralarvae, *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida), in the Southern California Bight in the three years following the 1997–1998 El Niño. Marine Biology 141: 111–122

Zeidberg LD, Hamner WM, Nezlin NP y Henry A (2006) The fishery for California market squid (*Loligo opalescens*) (Cephalopoda: Myopsida), from 1981 through 2003. Fishery Bulletin 104: 46–59

Zimmerman RC, Kremer JN y Dugdale RC (1987) Acceleration of nutrient uptake by phytoplankton in a coastal upwelling ecosystem: A modeling analysis. Limnology and Oceanography 32: 359–367

9. ANEXOS

Anexo 1 Reproducción:

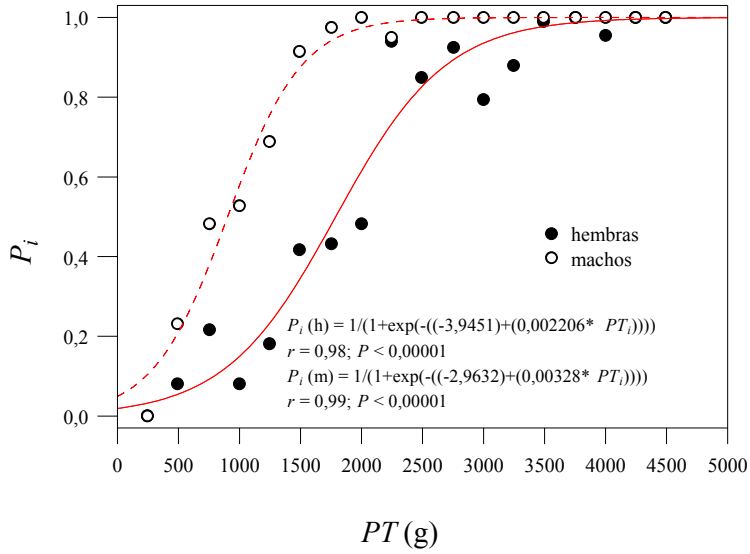


Fig. A.1.1 Ojivas de la proporción de individuos maduros en función de peso total (*PT*) en machos y hembras.

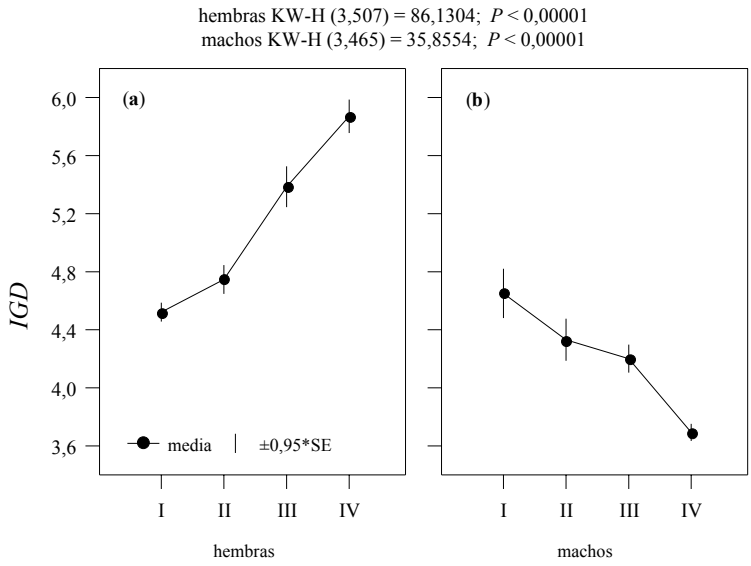


Fig. A.1.2 Distribución del *IGD* medio (± E.S.) en función de los estados de madurez en las hembras (a) y en los machos (b).

Tabla A.1.1 Correlaciones parciales de la regresión múltiple entre los residuos de la regresión *PO–PGD* y la fecundidad potencial de las hembras. Ver sección 3.3.6.

Variable	Corr. parcial	Tolerancia	*t*(200)	*P*
Nº ovocitos	–0,276	0,99	–4,057	0,000071
Long. media	0,62	0,99	11,19	0,000000

Tabla A.1.2 Correlaciones parciales de la regresión múltiple entre el *PO* y la fecundidad potencial. Ver sección 3.3.6.

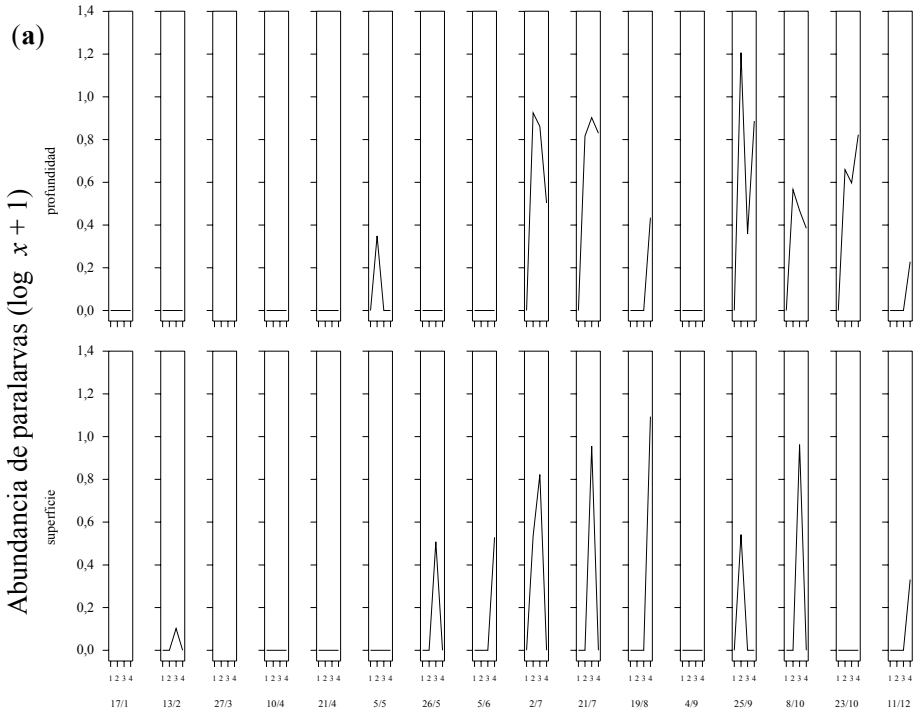
Variable	Corr. parcial	Tolerancia	*t*(200)	*P*
Nº ovocitos	0,77	0,99	17,051	0,000000
Long. media	0,82	0,99	19,9	0,000000

Anexo 2 Distribución larvaria:

Tabla A.2.1 Fechas de los muestreos de los años 2003–2005.

Año	Fechas (día/mes)															
2003	17/1*	13/2	27/3*	10/4	21/4	5/5*	26/5	5/6	2/7	21/7	19/8	4/9	25/9	8/10	23/10	11/12
2004	27/5	10/6	17/6	23/6	2/7	9/7	16/7	8/9	15/9†	22/9	8/10	15/10	21/10†			
2005	12/7	14/7	18/7†	21/7	26/7	28/7	20/9	22/9	26/9†	29/9	4/10	6/10	11/10	13/10		

* Muestreos no utilizados en el análisis.
† Muestreos de 24 h. El muestreo se empezaba durante el día continuando luego durante la noche, excepto el 15/9/2004 que se hizo al revés.



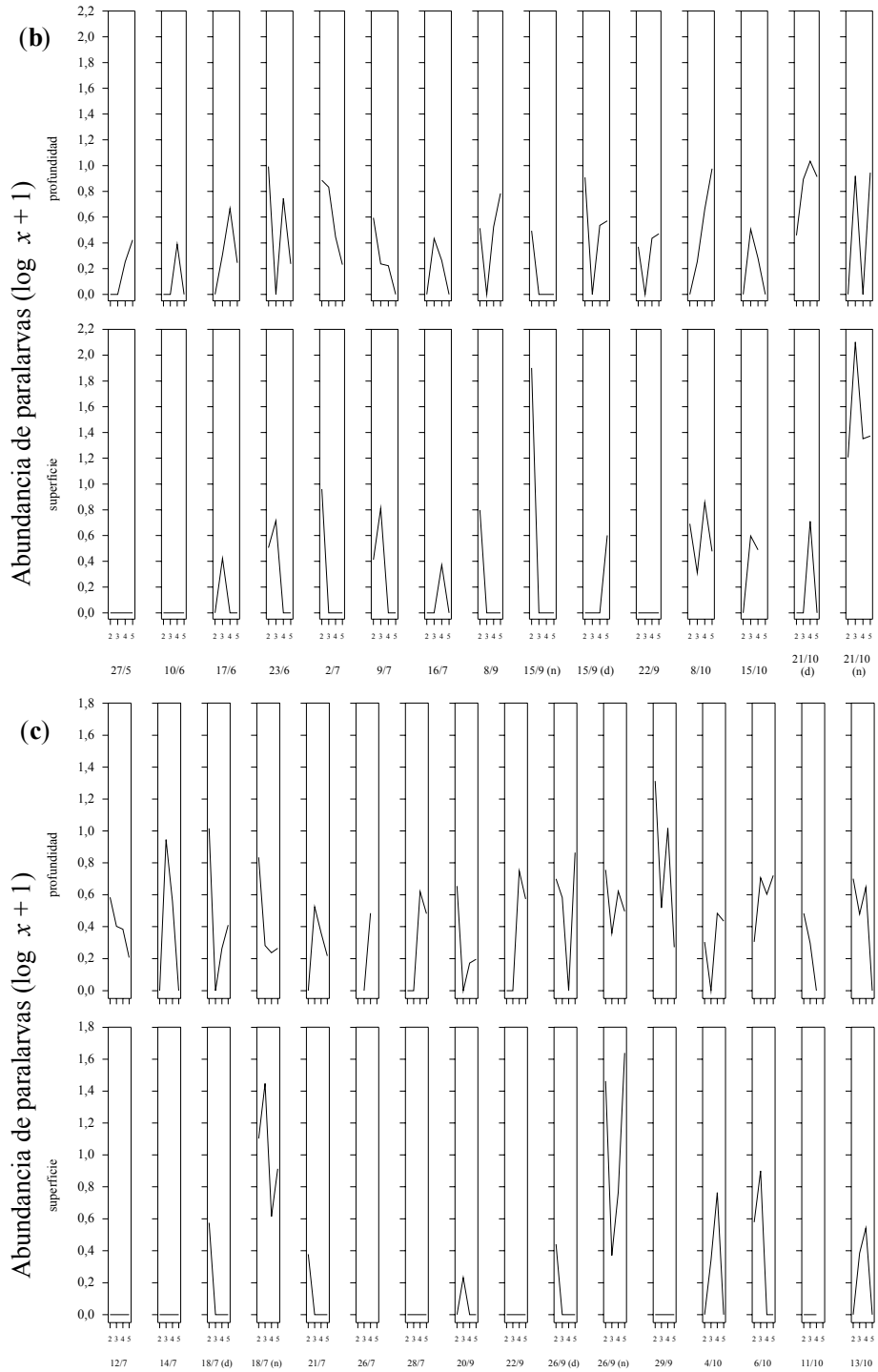


Fig. A.2.1 Distribuciones larvarias en todos los muestreos de 2003 (a), 2004 (b) y 2005 (c).

Tabla A.2.2 Tabla resultante del Análisis de Componentes Principales (ACP) donde se muestra el valor propio (VP) de cada CP, el % de varianza (%V), el valor propio acumulado (VPa) y el % de varianza acumulada (%Va). En negrita se resaltan las variables que contribuyen más a cada CP. El CP 1 denota afloramiento/hundimiento, el CP 2 regeneración *in situ* y el CP 3 producción.

CP	VP	%V	VPa	%Va	*t*	*s*	UAO	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	HPO_4^{2-}	SiO_4H_4	Chl–*a*
1	4,83	53,6	4,83	53,6	**0,85**	–0,54	**–0,92**	**–0,97**	–0,5	–0,14	**–0,94**	**–0,85**	0,38
2	1,19	13,2	6,02	66,9	0,13	–0,37	0,16	–0,05	**0,44**	**0,87**	–0,03	0,06	–0,24
3	1,04	11,5	7,05	78,4	0,12	–0,35	0,07	0,09	–0,45	–0,18	–0,1	0,15	**–0,79**
4	0,68	7,5	7,73	85,9	–0,16	–0,64	–0,06	0,11	–0,2	–0,14	0,07	0,27	0,36
5	0,63	7,0	8,36	92,9	0,03	–0,14	–0,02	–0,06	0,59	–0,41	–0,13	–0,16	–0,21
6	0,34	3,8	8,70	96,7	–0,45	–0,08	0,10	–0,01	–0,07	0,06	0,13	–0,31	–0,04
7	0,15	1,7	8,85	98,4	0,17	–0,07	0,27	0,06	–0,04	–0,04	0,08	–0,18	0,08
8	0,12	1,3	8,97	99,7	–0,01	0,04	0,19	–0,11	0,00	–0,03	–0,22	0,15	0,05
9	0,03	0,3	9,00	100	–0,02	–0,01	0,02	–0,13	–0,01	–0,01	0,09	0,01	–0,01

Tabla A.2.3 Valor de las variables definidas en la sección 4.3.1.3 y utilizadas para ensayar varios modelos de abundancia de paralarvas.

Caso	Fecha	t_f	t_s	s_f	s_s	ρ_f	ρ_s	N_f	N	ΔN	N_{4f}	N_4	ΔN_4	N^2	N_t^2	N_s^2	Chl	Y_{tot}	ArM
1	13/2/03	12,338	12,811	35,671	35,012	27,045	26,441	10,4	7,2	–3,2	1,00	0,48	–0,52	0,24	0,04	0,20	0,75	0,013	0,89
3	10/4/03	12,771	13,705	35,691	35,328	26,975	26,503	8,9	3,2	–5,6	0,13	0,09	–0,05	0,20	0,08	0,12	2,15	0,000	
4	21/4/03	13,061	14,240	35,707	34,933	26,929	26,085	7,7	2,2	–5,5	0,86	0,97	0,12	0,35	0,10	0,25	1,07	0,000	
6	26/5/03	11,968	14,685	35,639	35,467	27,092	26,402	11,4	7,8	–3,6	0,26	0,33	0,07	0,29	0,22	0,06	1,21	0,064	2,136
7	5/6/03	12,676	15,310	35,654	34,909	26,966	25,834	9,3	5,3	–3,9	1,05	0,81	–0,23	0,46	0,21	0,23	2,30	0,066	2,004
8	2/7/03	12,861	16,336	35,690	35,444	26,957	26,013	10,6	5,4	–5,2	1,15	1,05	–0,11	0,41	0,30	0,08	1,38	0,456	2,248
9	21/7/03	12,525	16,988	35,688	34,356	27,006	25,024	13,2	8,3	–4,9	0,16	0,36	0,21	0,84	0,38	0,43	3,99	0,438	2,098
10	19/8/03	12,888	18,008	35,674	35,305	26,939	25,505	12,9	7,3	–5,6	0,26	0,28	0,02	0,60	0,43	0,12	1,10	0,191	1,903
11	4/9/03	12,833	17,998	35,685	35,180	26,958	25,412	11,7	6,6	–5,1	0,25	0,72	0,48	0,65	0,44	0,16	1,08	0,000	
12	25/9/03	13,095	17,178	35,719	35,404	26,931	25,783	11,7	7,2	–4,5	0,20	0,46	0,27	0,50	0,36	0,11	0,57	0,374	2,056
13	8/10/03	12,620	15,595	35,701	35,462	27,013	26,196	10,8	8,4	–2,4	0,07	0,54	0,47	0,35	0,26	0,08	0,27	0,298	2,156
14	23/10/03	13,916	15,681	35,731	34,944	26,770	25,778	10,2	5,7	–4,5	0,19	0,36	0,17	0,44	0,16	0,27	1,61	0,260	2,398
15	11/12/03	14,131	13,477	35,756	33,452	26,744	25,099	7,3	5,7	–1,6	0,16	0,25	0,09	0,78	–0,07	0,85	0,50	0,070	2,022
16	27/5/04	12,631	17,136	35,686	34,806	26,999	25,334	9,1	5,4	–3,7	0,95	0,52	–0,43	0,69	0,37	0,28	2,52	0,084	2,333
17	10/6/04	12,646	16,763	35,696	35,504	27,004	25,958	11,4	6,6	–4,8	0,90	0,65	–0,26	0,42	0,33	0,06	2,12	0,049	2,095
18	17/6/04	12,749	17,683	35,711	35,495	26,995	25,730	11,1	6,0	–5,1	0,32	0,37	0,05	0,52	0,41	0,07	0,78	0,205	1,870
19	23/6/04	12,777	16,555	35,708	35,558	26,987	26,049	11,9	4,4	–7,5	0,35	0,34	–0,01	0,41	0,33	0,05	2,12	0,399	2,303

Tabla A.2.3 Continuación.

Caso	Fecha	t_f	t_s	s_f	s_s	ρ_f	ρ_s	N_f	N	ΔN	N_{4f}	N_4	ΔN_4	N^2	N_t^2	N_s^2	Chl	Y_{tot}	ArM
20	2/7/04	12,639	15,814	35,701	35,592	27,009	26,247	11,4	5,0	–6,4	0,17	0,38	0,21	0,33	0,27	0,04	1,73	0,420	2,272
21	9/7/04	12,294	15,431	35,670	35,623	27,053	26,357	13,1	9,6	–3,5	0,01	0,21	0,20	0,28	0,25	0,01	1,31	0,285	2,287
22	16/7/04	12,206	15,828	35,672	35,615	27,072	26,261	12,9	9,8	–3,1	0,23	0,24	0,01	0,35	0,31	0,02	2,05	0,133	2,717
23	8/9/04	13,075	16,185	35,734	35,521	26,947	26,107	11,3	7,7	–3,6	0,27	1,25	0,98	0,35	0,26	0,07	3,50	0,328	2,260
24	15/9/04	12,915	16,546	35,737	35,234	26,982	25,802	10,5	8,2	–2,3	0,37	1,27	0,90	0,55	0,34	0,18	1,04	0,299	2,084
25	15/9/04	12,744	16,509	35,717	35,392	27,001	25,932	10,6	9,4	–1,1	0,00	0,81	0,81	0,48	0,34	0,11	0,77	0,327	2,757
26	22/9/04	12,659	14,897	35,711	35,603	27,013	26,461	13,0	10,4	–2,7	0,04	0,22	0,18	0,24	0,19	0,04	1,37	0,160	2,060
27	8/10/04	12,956	14,836	35,746	35,689	26,981	26,540	12,2	9,4	–2,8	0,03	0,10	0,07	0,20	0,17	0,02	0,89	0,528	1,848
28	15/10/04	13,273	15,264	35,758	35,459	26,925	26,268	10,7	5,0	–5,7	0,26	1,00	0,74	0,32	0,20	0,11	0,45	0,267	1,672
29	21/10/04	15,952	16,003	35,654	34,761	26,263	25,564	3,5	2,6	–0,9	0,57	1,22	0,66	0,32	0,01	0,31	1,31	0,501	1,905
30	21/10/04	16,031	15,760	35,703	34,790	26,282	25,641	4,1	2,6	–1,4	0,16	0,90	0,74	0,29	–0,03	0,32	1,00	0,987	2,217
31	12/7/05	12,265	15,359	35,739	35,722	27,112	26,450	6,7	5,4	–1,3	0,33	0,25	–0,08	0,28	0,26	0,01	9,45	0,197	2,390
32	14/7/05	12,348	16,416	35,748	35,543	27,103	26,070	11,8	9,3	–2,4	0,15	0,21	0,06	0,45	0,35	0,07	4,76	0,188	2,418
33	18/7/05	12,485	17,360	35,774	35,448	27,096	25,773	12,1	6,5	–5,7	0,14	0,26	0,12	0,60	0,44	0,11	1,76	0,283	2,546
34	18/7/05	12,466	16,690	35,774	35,488	27,100	25,963	11,6	9,1	–2,6	0,21	0,26	0,05	0,50	0,37	0,10	4,57	0,712	2,417
35	21/7/05	12,457	16,882	35,778	35,666	27,105	26,055	12,0	7,9	–4,1	0,33	0,31	–0,02	0,49	0,40	0,04	3,32	0,185	2,465
36	26/7/05	12,668	17,682	35,787	35,661	27,070	25,858	11,9	6,5	–5,4	0,46	0,75	0,29	0,57	0,47	0,05	1,86	0,162	2,388
37	28/7/05	12,990	17,707	35,782	35,654	27,002	25,846	9,0	3,9	–5,1	2,32	1,68	–0,63	0,50	0,41	0,04	2,31	0,138	2,131

Tabla A.2.3 Continuación.

Caso	Fecha	t_f	t_s	s_f	s_s	ρ_f	ρ_s	N_f	N	ΔN	N_{4f}	N_4	ΔN_4	N^2	N_t^2	N_s^2	Chl	Y_{tot}	ArM
38	20/9/05	12,788	14,527	35,832	35,787	27,081	26,683	11,8	8,5	–3,3	0,08	0,30	0,22	0,17	0,15	0,01	3,38	0,157	2,027
39	22/9/05	12,963	14,859	35,846	35,783	27,057	26,608	10,4	8,6	–1,8	0,13	0,66	0,52	0,20	0,17	0,02	2,63	0,165	2,397
40	26/9/05	13,210	15,661	35,857	35,759	27,015	26,410	8,5	6,9	–1,6	0,41	0,44	0,03	0,28	0,23	0,03	2,19	0,323	2,066
41	26/9/05	13,093	14,955	35,826	35,788	27,015	26,590	12,4	9,4	–3,0	0,15	0,34	0,18	0,19	0,17	0,01	1,36	0,809	2,452
42	29/9/05	13,093	14,955	35,815	35,822	27,006	26,617	9,9	9,0	–0,8	2,54	0,51	–2,03	0,18	0,18	0,00	1,11	0,390	2,151
43	4/10/05	12,659	13,802	35,846	35,826	27,118	26,868	12,7	10,1	–2,6	0,41	0,61	0,20	0,11	0,10	0,01	2,02	0,291	2,113
44	6/10/05	12,741	13,624	35,820	35,815	27,081	26,897	11,1	11,8	–0,7	0,36	0,30	–0,06	0,08	0,08	0,00	0,54	0,477	2,234
45	11/10/05	13,450	14,671	35,844	35,665	26,956	26,558	12,5	11,2	–1,3	0,37	0,43	0,06	0,20	0,13	0,07	1,88	0,130	2,705
46	13/10/05	13,708	15,433	35,884	35,529	26,933	26,284	7,0	6,7	–0,3	0,91	0,64	–0,28	0,28	0,15	0,12	1,94	0,344	2,390

t_f temperatura en el fondo; t_s temperatura en superficie
s_f salinidad en fondo; s_s salinidad en superficie
ρ_f densidad en fondo (+ 1000 kg m^{-3}); ρ_s densidad en superficie (+ 1000 kg m^{-3})
N_f NO_3^- + NO_2^- en fondo; N NO_3^- + NO_2^- integrados en la columna de agua; ΔN diferencia entre las variables anteriores
N_{4f} amonio en fondo; N_4 amonio integrado en la columna de agua; ΔN_4 diferencia entre las variables anteriores
N^2 estabilidad de la columna de agua; N_t^2 estabilidad debida a temperatura; N_s^2 estabilidad debida a salinidad
Chl concentración de clorofila integrada en la columna de agua
Y_{tot} abundancia de paralarvas total media
ArM área del manto

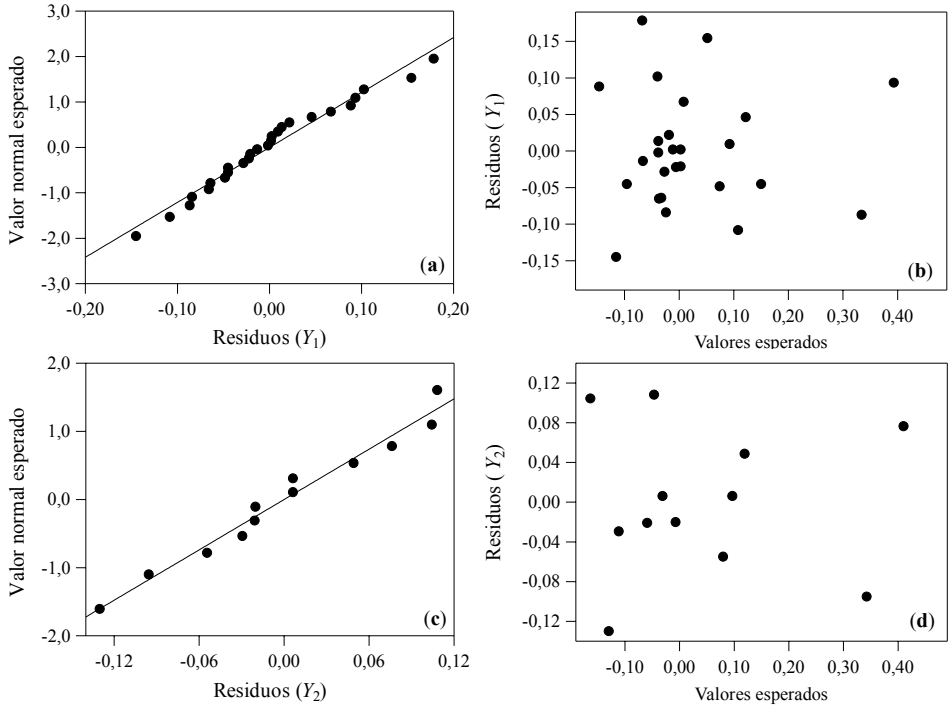
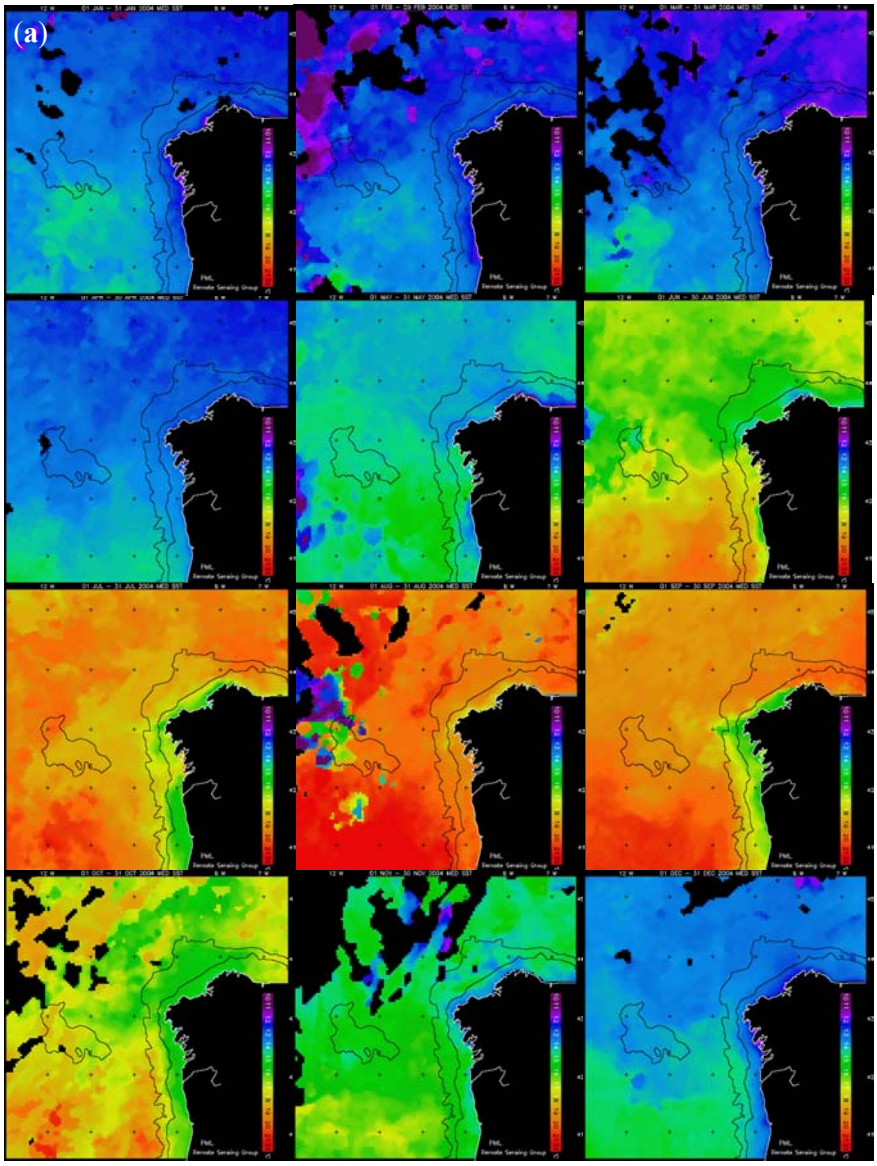


Fig. A.2.2 Gráfico de normalidad probable de los residuos para los modelos Y_1 (a) e Y_2 (c), y relación entre los residuos y los valores esperados para los modelos Y_1 (b) e Y_2 (d).


(a)

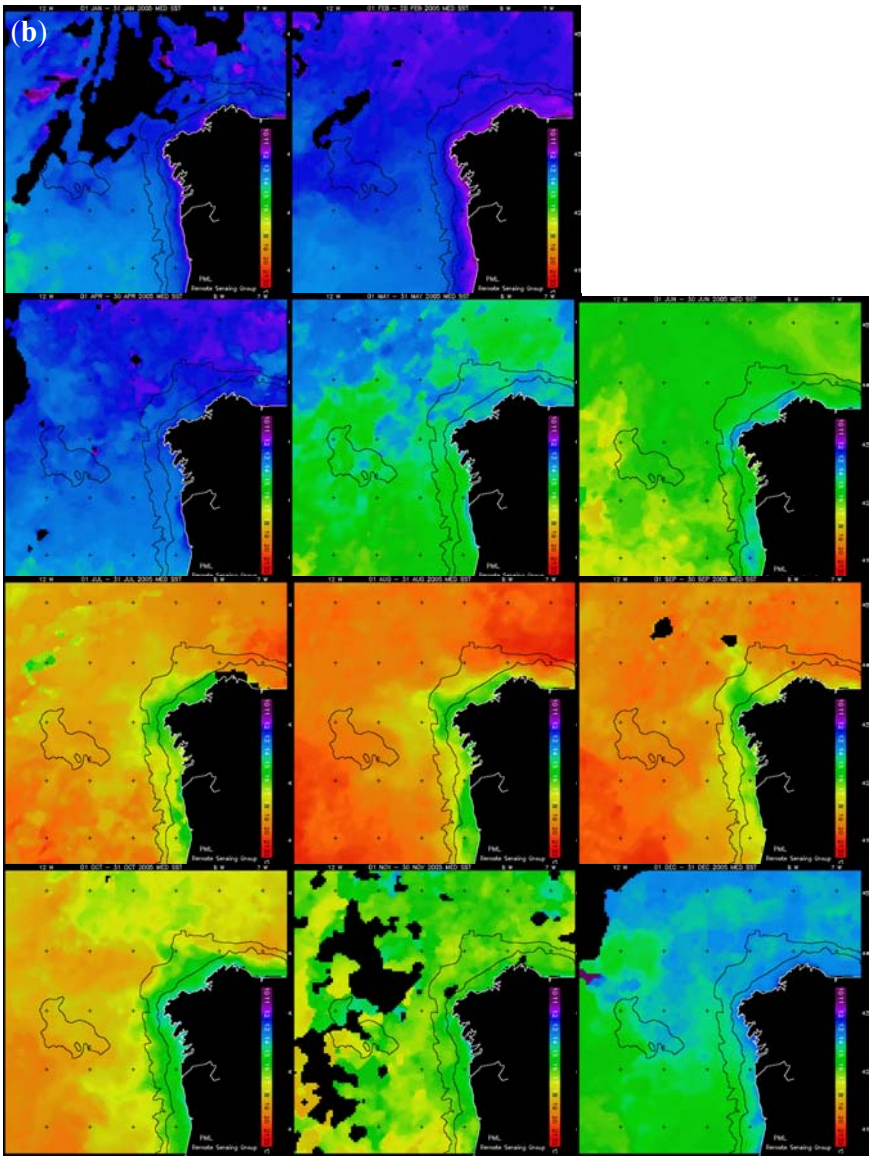
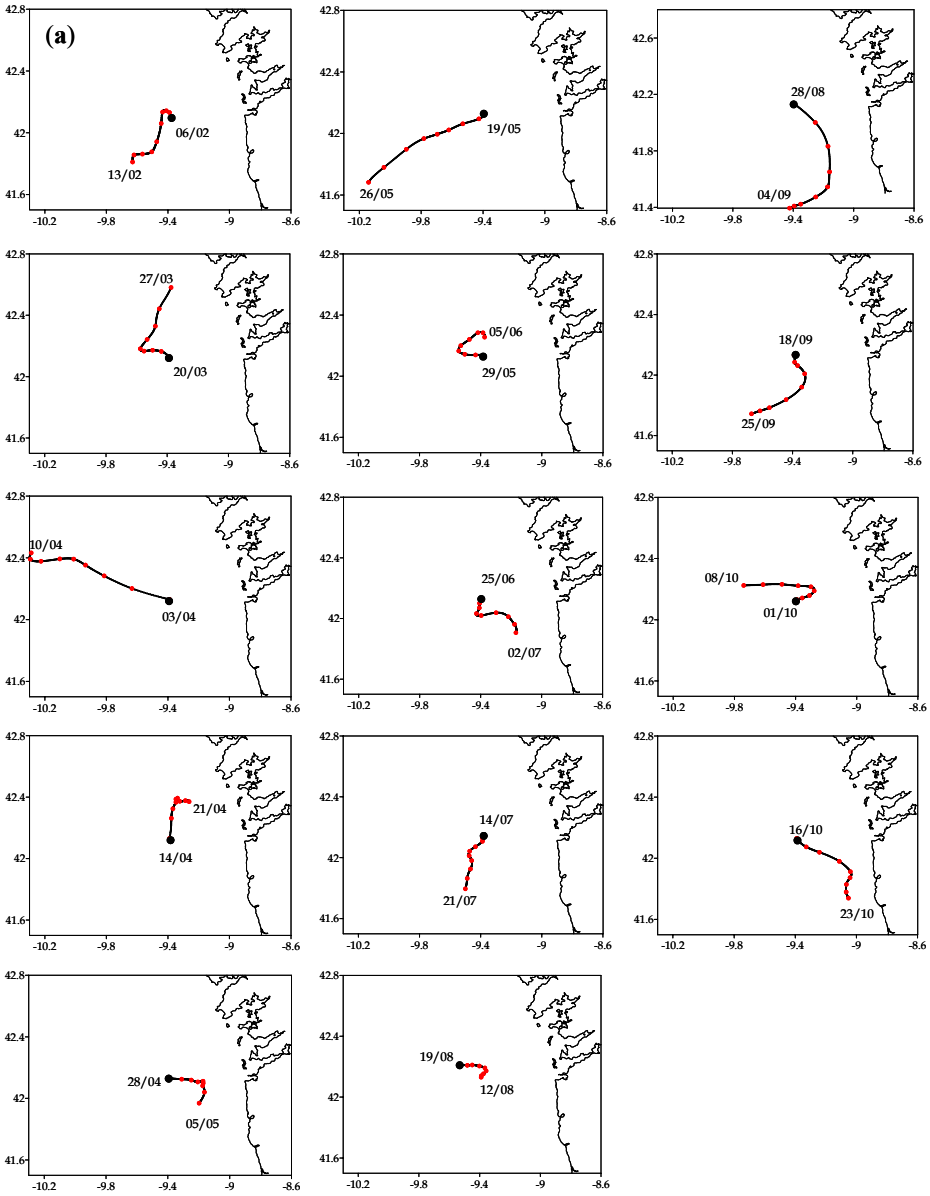
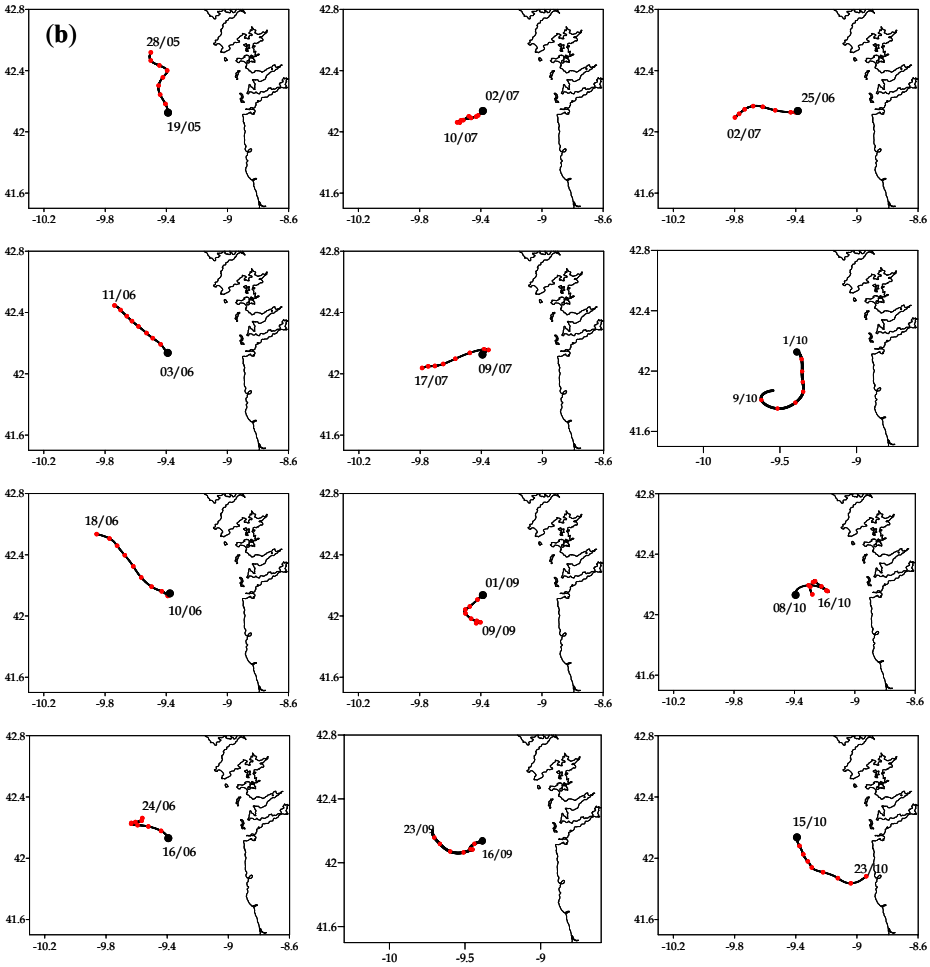


Fig. A.2.3 Distribución media mensual de la temperatura superficial del mar en aguas costeras y oceánicas de Galicia durante 2004 (a) y 2005 (b). Nota: En 2005 falta marzo. Imágenes cedidas por cortesía de Steve Groom del *Remote Sensing Group* del *Plymouth Marine Laboratory*.


(a)
06/02
13/02
19/05
26/05
28/08
04/09
27/03
20/03
05/06
29/05
18/09
25/09
10/04
03/04
25/06
02/07
08/10
01/10
21/04
14/04
14/07
21/07
16/10
23/10
28/04
05/05
19/08
12/08


(b)
28/05
19/05
02/07
10/07
25/06
02/07
11/06
03/06
17/07
09/07
1/10
9/10
18/06
10/06
01/09
09/09
08/10
16/10
24/06
16/06
23/09
16/09
15/10
23/10

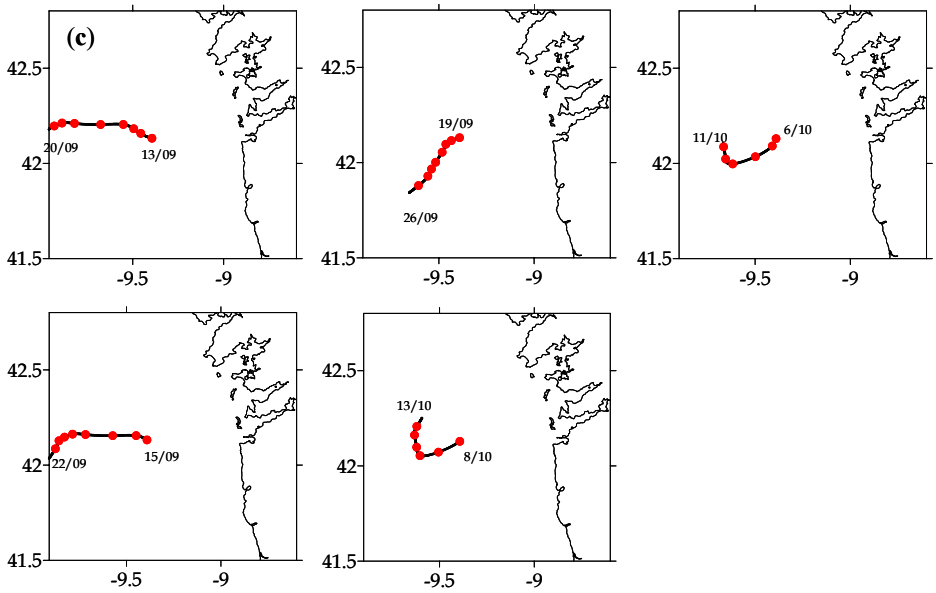
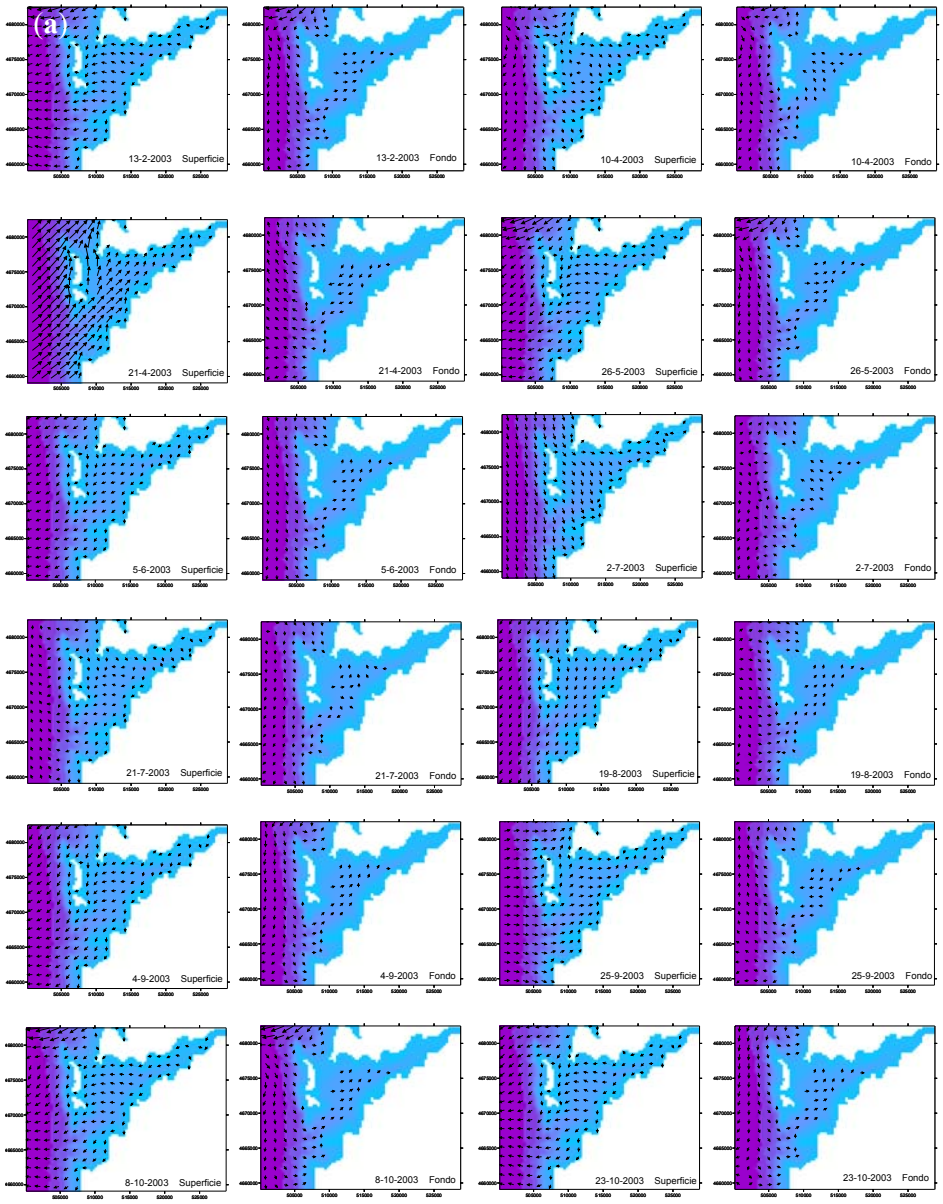
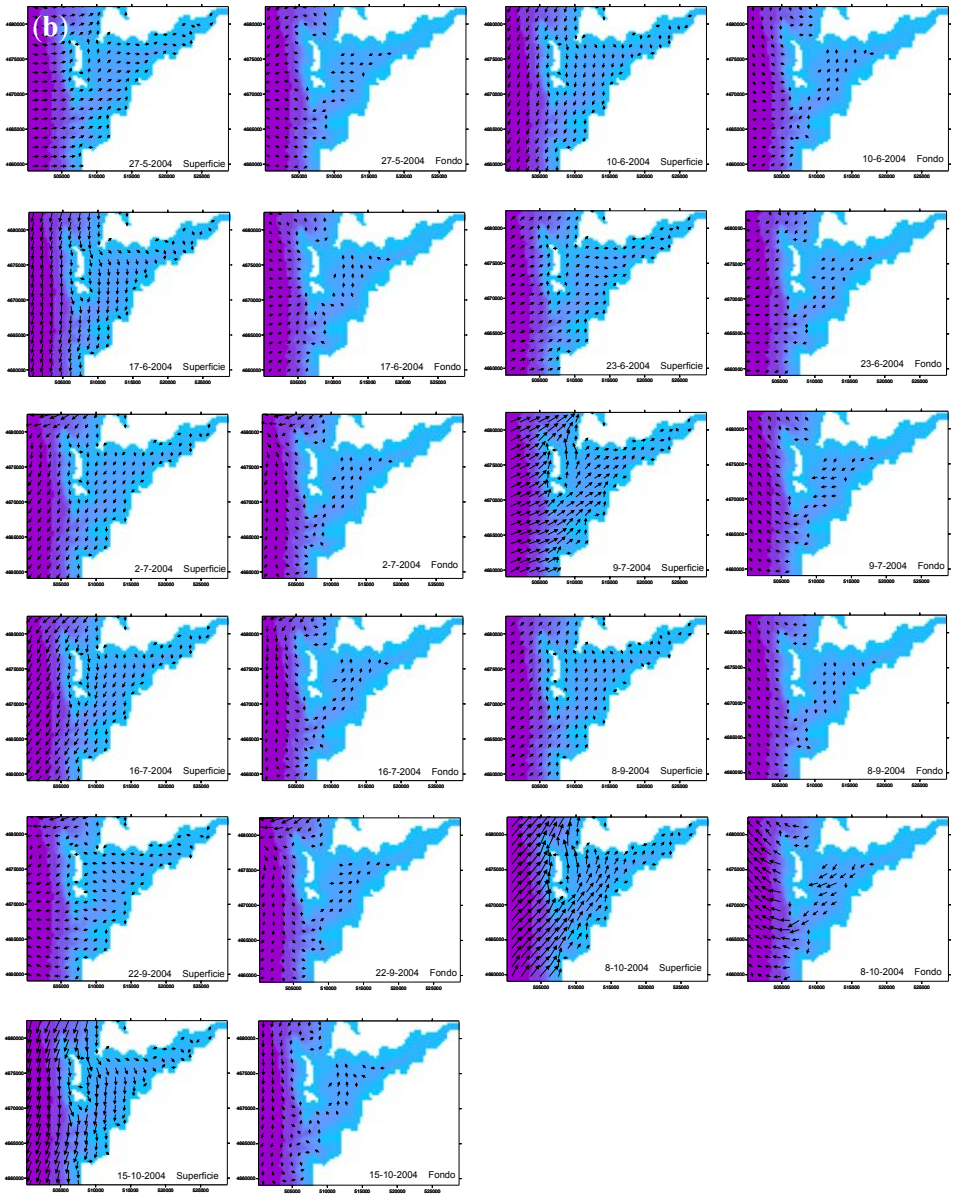


Fig. A.2.4 Vectores progresivos de una partícula pasiva sometida a la corriente residual medida en la parte externa de la plataforma por la boya *Seawatch* durante la semana anterior al muestreo considerado en 2003 (a), 2004 (b) y 2005 (c). Nota: se han omitido los muestreos tomados como ejemplo en la sección 4.3.2.4.


(a)
13-2-2003 Superficie
13-2-2003 Fondo
10-4-2003 Superficie
10-4-2003 Fondo
21-4-2003 Superficie
21-4-2003 Fondo
26-5-2003 Superficie
26-5-2003 Fondo
5-6-2003 Superficie
5-6-2003 Fondo
2-7-2003 Superficie
2-7-2003 Fondo
21-7-2003 Superficie
21-7-2003 Fondo
19-8-2003 Superficie
19-8-2003 Fondo
4-9-2003 Superficie
4-9-2003 Fondo
25-9-2003 Superficie
25-9-2003 Fondo
8-10-2003 Superficie
8-10-2003 Fondo
23-10-2003 Superficie
23-10-2003 Fondo


(b)
27-5-2004 Superficie
27-5-2004 Fondo
10-6-2004 Superficie
10-6-2004 Fondo
17-6-2004 Superficie
17-6-2004 Fondo
23-6-2004 Superficie
23-6-2004 Fondo
2-7-2004 Superficie
2-7-2004 Fondo
9-7-2004 Superficie
9-7-2004 Fondo
16-7-2004 Superficie
16-7-2004 Fondo
8-9-2004 Superficie
8-9-2004 Fondo
22-9-2004 Superficie
22-9-2004 Fondo
8-10-2004 Superficie
8-10-2004 Fondo
15-10-2004 Superficie
15-10-2004 Fondo

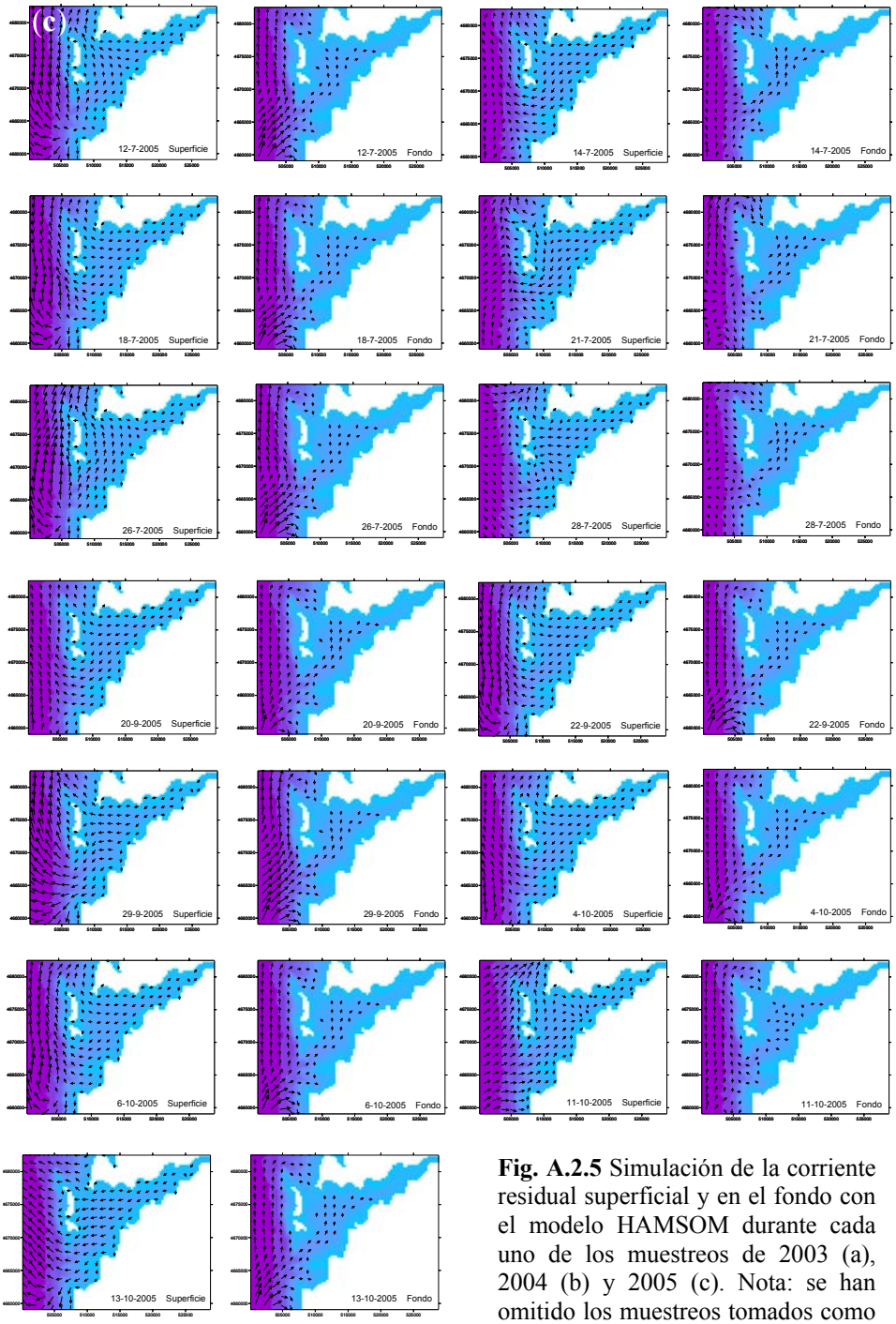


Fig. A.2.5 Simulación de la corriente residual superficial y en el fondo con el modelo HAMSOM durante cada uno de los muestreos de 2003 (a), 2004 (b) y 2005 (c). Nota: se han omitido los muestreos tomados como ejemplo en la sección 4.3.2.4.

Anexo 3 Modelo de entrevistas:

General:

Fecha: ___/___/___

Nombre del entrevistador: _____

Puerto: _____

Nº de entrevista: _____

Entrevistado:

Nombre: _____

Perfil:

□ Armador □ Comprador fuera de lonja □ Encargado lonja

□ Patrón

□ Marinero □ Comprador dentro de lonja □ Vendedor de lonja

Embarcación:

Especificaciones técnicas:

TRB: _____ HP: _____ Dimensiones: _____ Nº de tripulantes: _____

Nº de salidas al mes: _____

Tipo de arte de pesca utilizado:

□ Anzuelo □ Enmalle □ Trampas □ Arrastre

Especies objetivo: _____

Zona de pesca VIIIc:

Nº de lances por salida: _____

Profundidad: _____ m / brazas

Duración: _____ h _____ min

Horas a las que se realizan los lances: _____ h _____ min

Zonas donde faena habitualmente: _____

Duración del viaje “Puerto–Caladero–Puerto”: _____ h _____ min

Zona de pesca IXa:

Nº de lances por salida: _____

Profundidad: _____ m / brazas

Duración: _____ h _____ min

Horas a las que se realizan los lances: _____ h _____ min

Zonas donde faena habitualmente: _____

Duración del viaje “Puerto–Caladero–Puerto”: _____ h _____ min

Capturas de pulpo (por lance):

Captura media máxima: _____ kg Mes en que ocurre: _____

Captura media mínima: _____ kg Mes en que ocurre: _____

Captura media total: _____ kg

Duración de la temporada de pesca: _____ meses

Mes de comienzo de la pesquería: _____

Tendencia de la pesquería:

- □ Descenso lento
- □ Descenso medio
- □ Descenso rápido

Observaciones:

_____

_____

Anexo 4 Estimación de la producción primaria en base a datos obtenidos de satélite:

La estimación de la producción primaria fitoplanctónica (*PP*) se computó usando el modelo de Morel (1991) con las modificaciones descritas en Groom *et al*. (2005):

$$PP = 12\, a^{*}_{\max}\ \varphi_{\mu,\max} \int_{amanecer}^{atardecer} \int_{0}^{z_{0,1\%}} \int_{400}^{700} C(z)\, PUR(z,t,\lambda)\, f\left(x(z,t)\right) d\lambda\, dz\, dt \quad \text{(A.4.1)}$$

donde $a^{*}_{máx}$ (m^{-1} (mg Chl $m^{-3})^{-1}$) es el valor máximo de clorofila *a* (Chl–*a*) específico del espectro de absorción del fitoplancton; $\varphi_{\mu,,máx}$ (moles de carbono (moles de fotones absorbidos)$^{-1}$) es el rendimiento del crecimiento; *C*(*z*) es la concentración de Chl–*a* (mg m^{-3}) a una profundidad *z*; *PUR* (W m^{-2} nm^{-1}) a una profundidad *z*, tiempo *t* y longitud de onda λ, es la radiación fotosintética usable (radiación espectral fotosintéticamente activa ponderada por la absorción espectral del fitoplancton); *f* es una función que relaciona la producción de carbono con la luz total usable a una profundidad *z* y tiempo *t* expresada como un parámetro adimensional *x* igual a *PUR/KPUR*. El factor escalar de irradiancia (*KPUR*) fue establecido a 80 µmol de cuantos m^{-2} s^{-1} a 20 °C (Morel *et al*., 1996) y varió con la temperatura, *T* (°C), de acuerdo a:

$$KPUR(T) = KPUR(20) \times 1{,}065^{(T-20)} \quad \text{(A.4.2)}$$

Siguiendo Morel *et al*. (1996), $\varphi_{\mu,máx}$ y $a^{*}_{máx}$ fueron parametrizados como una función de concentración de Chl–*a*. La integración se hizo para todas las horas del día con luz, para longitudes de onda desde 400 a 700 nm y para una profundidad productiva, $Z_{0,1\%}$, que se define como el 0,1% de nivel de luz y calculada con el método iterativo de Morel y Berthon (1989). El modelo fue parametrizado con incubaciones *in situ* de 24 horas y, obteniendo, entonces, la producción primaria neta.

El modelo fue forzado con estimaciones diarias de satélite de Chl–*a*, temperatura superficial del mar (SST), irradiancia obtenida de Gregg y Carder (1990), con variables meteorológicas proporcionadas por el National Center for Environmental Prediction (NCEP), y nubosidad del European Centre for Medium–

range Weather Forecasting (ECMWF). El color del agua del mar fue medido por el *Sea–viewing Wide Field–of–view Sensor* (*SeaWiFS*) obtenido como una composición espacial a una resolución de 9–km del Goddard GES Distributed Active Archive Center. La Chl–*a* fue calculada usando el algoritmo estándar bio–óptico OC4v4 de la NASA (O'Reilly *et al*., 1998).

Los datos compuestos proporcionan abstracción a baja resolución temporal o especial e incluyen todos los datos que pasan las señales de calidad de *SeaWiFS* (Baith *et al*., 2001). Los datos de SST fueron obtenidos del proyecto Pathfinder de la NASA (Vázquez *et al*., 1994) también a una resolución de 9–km. Cuando no había disponibles datos válidos de Chl–*a* o SST se usaron los últimos datos válidos. Perfiles verticales de Chl–*a* fueron obtenidos de los valores C_{sat} de *SeaWiFS* siguiendo el método de Morel y Berthon (1989) modificado para asegurar que el valor C_{sat} obtenido era igual al valor C_{sat} inicial especificado. De acuerdo con Bosc *et al*. (2004), donde se encontró que la profundidad eufótica (1% de nivel de luz) era más superficial que la capa de mezcla dada por Levitus (1982) se asumió que la Chl–*a* era constante con la profundidad. Perfiles verticales de temperatura se obtuvieron siguiendo un método similar a Bricaud *et al*. (2002): la temperatura superficial se extrajo de los campos de SST de Reynolds (Reynolds y Smith, 1995) que se combinaron con los perfiles climatológicos verticales de Levitus para esa localización. Cuando Levitus daba valores superficiales distintos, la capa de mezcla se estableció según el valor de Reynolds.

Referencias

Baith K, Lindsay R, Fu G y McClain CR (2001) SeaDAS: data analysis system developed for ocean color satellite sensors. Eos Transactions of the American Geophysical Union 82: 202–205

Bosc E, Bricaud A y Antoine D (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. Global Biogeochemical Cycles 18: GB1005, doi:10.1029/2003GB002034

Bricaud A, Bosc E y Antoine D (2002) Algal biomass and sea surface temperature in the Mediterranean Basin: Intercomparison of data from various satellite sensors, and

implications for primary production estimates. Remote Sensing of Environment 81: 163–178

Gregg WW y Carder KL (1990) A simple spectral solar irradiance model for cloudless maritime atmospheres. Limnology and Oceanography 35: 1657–1675

Groom S, Herut B, Brenner S, Zodiatis G, Psarra S, Kress N, Krom MD, Law CS y Drakopoulos P (2005) Satellite derived spatial and temporal biological variability in the Cyprus Eddy. Deep–Sea Research II 52: 2990–3010

Levitus S (1982) Climatological atlas of the world ocean. NOAA Prof. Paper, 13. U.S. Government Printing Office, Washington, DC., USA

Morel A y Berthon JF (1989) Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationship reinvestigated in view of remote–sensing applications. Limnology and Oceanography 34: 1545–1562

Morel A (1991) Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implication. Progress in Oceanography 26: 263–306

Morel A, Antoine D, Babin M y Dandonneau Y (1996) Measured and modeled primary production in the northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): the impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill. Deep–Sea Research I 43: 1273–1304

O'Reilly JE, Maritorena S, Mitchell BG, Siegel DA, Carder KL, Garver SA, Kahru M y McClain C (1998) Ocean colour chlorophyll algorithms for SeaWiFS. Journal of Geophysical Research 103: 24937–24953

Reynolds RW y Smith TM (1995) A high–resolution global sea surface temperature climatology. Journal of Climate 8: 1571–1583

Vázquez J, Hamilton M, Van Tran A y Sumagaysay RM (1994) JPL Physical Oceanography DAAC reprocesses ten years of sea–surface temperature measurements from NOAA AVHRR. The Earth Observer 6: 16–17

Anexo 5 Evaluación de la autocorrelación y desarrollo del meta–análisis:

Para identificar patrones generales entre el índice de afloramiento y la producción primaria diarios durante los meses de abril a septiembre en los años 1998 a 2004 y evaluar sus correlaciones se llevó a cabo un meta–análisis de efectos aleatorios (Worm y Myers, 2003).

Realizar un estudio de la correlación entre dos series de datos, en este caso afloramiento y producción primaria diarios, puede acarrear un problema porque cada dato no es independiente (como asume el análisis de regresión o correlación), sino que ambas series están autocorreladas, es decir, la producción primaria de un día $t + 1$ es más probable que sea muy similar a la de un día t que si fuera un valor aleatorio. La autocorrelación complica la inferencia estadística e incrementa los errores tipo I provocando que podamos concluir que una correlación es estadísticamente significativa cuando en realidad no lo es. Eliminar la autocorrelación puede hacerse diferenciando las series, suavizándolas o de otras maneras, pero que tienden a incrementar los errores de tipo II, lo cual hace que no se detecten correlaciones que sí existen (Pyper y Peterman, 1998). Para el presente apartado se ha optado por ajustar los grados de libertad para las correlaciones siguiendo el método modificado de Chelton, el cual conserva las tasas de ambos tipos de error (Pyper y Peterman, 1998).

Primero se evalúa la autocorrelación de cada una de las series calculando los coeficientes de autocorrelación a $N/5$ j retardos (Pyper y Peterman, 1998) usando el estimador recomendado por Box y Jenkins (1976):

$$\rho_{XX}(j) = \frac{\sum_{t=1}^{N-j}(X_t - \overline{X}) \times (X_{t+j} - \overline{X})}{\sum_{t=1}^{N}(X_t - \overline{X})^2} \qquad \text{(A.5.1)}$$

siendo N el tamaño muestral, X_t el valor de la serie en un tiempo t y $\overline{X}$ la media de la muestra. Los coeficientes de la serie Y se calculan de la misma forma que los de la serie X. El estimador anterior se puede mejorar usando:

$$\rho_{XX}(j) = \frac{N}{N-j} \times ec.\,\text{A.5.1} \qquad \text{(A.5.2)}$$

El número "efectivo" de grados de libertad (N*) se calculará, entonces, de la siguiente forma:

$$\frac{1}{N*} \approx \frac{1}{N} + \frac{2}{N}\sum_{j=1}^{\infty} \rho_{XX}(j) \times \rho_{YY}(j) \qquad \text{(A.5.3)}$$

Una vez ajustados los grados de libertad de las series se puede evaluar la nueva significación de las correlaciones.

Los coeficientes de correlación entre el índice de afloramiento y la producción primaria diarios en los años 1998 a 2004 se combinaron usando un meta–análisis de efectos fijos y aleatorios (Lipsey y Wilson, 2001). La magnitud del efecto es en este caso una transformación z de Fisher de cada uno de los coeficientes de correlación r_i:

$$d_i = 0{,}5 \times \left[\ln \frac{(1+r_i)}{(1-r_i)} \right] \qquad \text{(A.5.4)}$$

La varianza condicional de d_i será aproximadamente:

$$v_i = \frac{1}{(n_i{}^2 - 1)} + \frac{4 - r_i{}^2}{2 \times (n_i - 1)^2} \qquad \text{(A.5.5)}$$

donde $n_i = N_i$*.

Dado que se combinan datos de múltiples años ($k = 7$), tendremos k estimaciones de d_i y v_i. El modelo de efectos fijos considera que existe un efecto global fijo y que estimaremos como:

$$\bar{d} = \frac{\sum_{i=1}^{k} w_i \times d_i}{\sum_{i=1}^{k} w_i} \qquad \text{(A.5.6)}$$

donde w_i representa el peso asignado a cada año i y es inversamente proporcional a su varianza, es decir, $w_i = 1/v_i$. El efecto global $\bar{d}$ tiene varianza condicional v, la cual es una función de las varianzas condicionales de los efectos combinados:

$$v = \frac{1}{\sum_{i=1}^{k} \frac{1}{v_i}} \qquad \text{(A.5.7)}$$

Suponiendo que $\bar{d}$ sigue una distribución normal podremos calcular un intervalo de confianza. La raíz cuadrada de *v* es el error estándar de $\bar{d}$. Multiplicando el e.s. por un valor crítico de C_α (normalmente C_α = 1,96 y el estadístico *Z* para un test de dos colas α = 0,05) y sumando y restando el resultado a $\bar{d}$ tendremos el 95% de IC de $\bar{d}$. Si el intervalo de confianza no contiene el cero rechazamos la hipótesis nula (la magnitud del efecto es cero); el grado de significación se puede comprobar directamente con el estadístico *Z*:

$$Z = \frac{|\bar{d}|}{v^{0,5}} \qquad \text{(A.5.8)}$$

La interpretación de los resultados se facilita convirtiendo las estimaciones de $\bar{d}$ a la métrica de correlaciones $\bar{r}$ usando la inversa de la transformación *z*:

$$\bar{r} = \frac{(e^{2\bar{d}} - 1)}{(e^{2\bar{d}} + 1)} \qquad \text{(A.5.9)}$$

Finalmente, es necesario comprobar la asunción de efectos homogéneos entre los diferentes años. Bajo el modelo de efectos fijos, descrito anteriormente, se asume que todos los efectos d_i son homogéneos y la variación observada individual de d_i se debe a la estimación del error. Para evaluar esta asunción se usa el estadístico *Q* de Cochran que sigue una distribución χ^2 con *k–1* grados de libertad, siendo *k* el número de años combinados (Lipsey y Wilson, 2001):

$$Q = \sum_{i=1}^{k} w_i \times {d_i}^2 - \frac{\left(\sum_{i=1}^{k} w_i \times d_i \right)^2}{\sum_{i=1}^{k} w_i} \qquad \text{(A.5.10)}$$

Si los valores de *Q* son pequeños o estadísticamente no significativos, la variación entre años se considera cero y el modelo coincide con el de efectos fijos. Cuando la asunción de efectos homogéneos no se cumple –la variabilidad entre años es

superior a la que es esperable por puro azar– se debe incorporar esta heterogeneidad en un modelo de efectos aleatorios (Cooper y Hedges, 1994). Este modelo es probablemente más realista, dado que comparamos la correlación entre dos series de datos en años distintos dentro de un ecosistema variable.

En este caso el efecto d_i es una variable normal aleatoria. La variabilidad total observada en d_i contiene la estimación condicional de la varianza debida al error en cada año v_i y una estimación de la variación aleatoria entre años σ_δ^2. El estimador de la varianza incondicional usado es:

$$v_i' = \sigma_\delta^{\,2} + v_i \qquad \text{(A.5.11)}$$

Usando la estimación de Q podemos derivar una estimación de la varianza debida a la variación entre años:

$$\sigma_\delta^{\,2} = \frac{Q-(k-1)}{\sum_{i=1}^{k} w_i - \frac{\sum_{i=1}^{k} w_i^{\,2}}{\sum_{i=1}^{k} w_i}} \qquad \text{(A.5.12)}$$

Las estimaciones de v_i' se usarán para calcular los pesos 'ajustados' para cada año $w_i' = 1/v_i'$. Posteriormente, el análisis procede de forma equivalente al modelo de efectos fijos obteniendo los nuevos valores de $\bar{d}$, v, Z y $\bar{r}$ usando las ecuaciones A.5.6, A.5.7, A.5.8 y A.5.9.

Referencias

Box GEP y Jenkins GW (1976) Time series analysis: forecasting and control. Holden–Day, San Francisco (California). 575 p

Cooper H y Hedges LV (1994) The handbook of research synthesis. Russell Sage Foudation, Nueva York. 573 p

Lipsey MW y Wilson DB (2001) Practical meta–analysis. SAGE Publications, Londres. 247 p

Pyper J y Peterman RM (1998) Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 2127–2140

Worm B y Myers RA (2003) Meta–analysis of cod–shrimp interactions reveals top–down control in oceanic food webs. Ecology 84: 162–173

Anexo 6 Comparación de viento geostrófico con viento a nivel del mar:

La abundancia de capturas ha sido modelada usando el viento geostrófico de la celda centrada en 43º N 11º O para calcular el índice de afloramiento. Aunque los vientos en la plataforma, sobre todo a nivel del cabo Finisterre, no son siempre representativos del patrón general de vientos en la costa (Torres *et al*., 2003), y son las estaciones más costeras (como la boya de cabo Silleiro) las que mejor representan lo que acontece en las rías (Herrera *et al*., 2005); el transporte de Ekman calculado en la celda anterior parece adecuado, ya que se relaciona bien con el calculado usando el viento de la estación del INM en el cabo Finisterre (Fig. A.6.1).

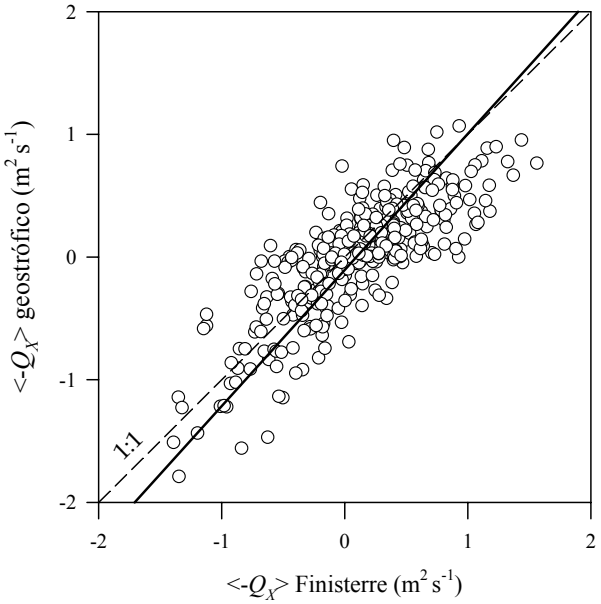


Fig. A.6.1 Relación lineal entre la media semanal del transporte de Ekman calculado usando la ecuación 2.1 con el viento geostrófico procedente de los mapas de presión a nivel del mar del Instituto Nacional de Meteorología, <–*Qx*> geostrófico, y el viento medido en la estación meteorológica automática del mismo instituto en el Cabo Finisterre (ver Fig. 6.1), <–*Qx*> Finisterre, desde 1992 a 2004.

Referencias

Herrera JL, Piedracoba S, Varela RA y Rosón G (2005) Spatial analysis of the wind field on the western coast of Galicia (NW Spain) from in situ measurements. Continental Shelf Research 25: 1728–1748

Torres R, Barton ED, Miller P y Fanjul E (2003) Spatial patterns of wind and sea surface temperature in the Galician upwelling region. Journal of Geophysical Research 108(C4): 3130, doi: 10.1029/2002JC001361

Anexo 7 Puertos considerados en el capítulo 6 y comparación del esfuerzo en los dos períodos con datos disponibles, en función del parámetro B[17], y el número de barcos registrados (N). El número en los puertos denota su posición geográfica indicada en la Fig. 6.1.

Puerto	B 97–00	B 01–05	N 97–00	N 01–05
[1]Ribadeo	1,77	1,57	7	6
[2]Burela	6,58	6,5	28	28
[3]San Cibrao	3,25	3,2	15	15
[4]Celeiro	4,05	4,18	19	19
[5]Cariño	5,25	5,7	25	27
[6]Cedeira	6,5	7,93	31	37
[7]Caión	3,33	2,93	12	10
[8]Malpica	16,6	13,95	56	50
[9]Corme	3,12	3,62	13	15
[10]Laxe	10,17	10,6	40	41
[11]Camariñas	15,35	13,67	57	51
[12]Muxía	9,05	7,8	23	21
[13]Fisterra	12,55	15,25	51	61
[14]Lira–Carnota	7,28	7,33	29	29
[15]Porto do Son	6,53	4,75	27	21
[16]Riveira	27,77	27,63	118	117
[17]Rianxo	0,58	0,78	2	3
[18]Vilaxoán	0,7	0,7	2	2
[19]Cambados	8,13	8,72	31	33
[20]O Grove	11,2	11,02	43	43
[21]Portonovo	5,18	5,33	24	25
[22]Bueu	19,58	20,72	84	90
[23]Cangas	20,2	20,68	76	80
[24]Moaña (Naseiros)	5,58	5,42	22	21
[25]Vigo (Canido)	n.d.*	n.d.	n.d.	n.d.
[26]Baiona	16,35	18,07	59	67
[27]A Guarda	10,45	10,8	40	42

*No hay datos.

[17] B mide el esfuerzo en cada puerto en función del número efectivo de "barcos virtuales", *sensu* Otero *et al*., 2005, en la flota, por puerto, dirigidos a la pesca de *O. vulgaris*. Sabiendo que la flota artesanal se caracteriza por ser multiespecífica –el gobierno autoriza hasta un máximo de cinco artes por cada barco– y debido a la falta de información a la hora de conocer de forma precisa cuando un barco está usando un arte determinada, B se calculó usando la información obtenida de los barcos registrados, con permiso para usar nasas de pulpo (N), en la página web oficial (www.pescadegalicia.com) hasta septiembre de 2000 (Otero *et al*., 2005; ver capítulo 5) y actualizado hasta diciembre de 2005. Así, el número de barcos virtuales pescando exclusivamente *O. vulgaris* fue estimado teniendo en cuenta el número de artes que puede usar cada barco (nº de artes registradas), y asumiendo que cada barco emplea igual esfuerzo con cada una, (i.e. un barco con dos tipos de arte registradas tiene un valor de 0,5). Entonces B fue estimado sumando el número de barcos virtuales con el pulpo como especie objetivo en cada puerto.

Anexo 8 Diagnóstico de la regresión múltiple entre las capturas y el viento:

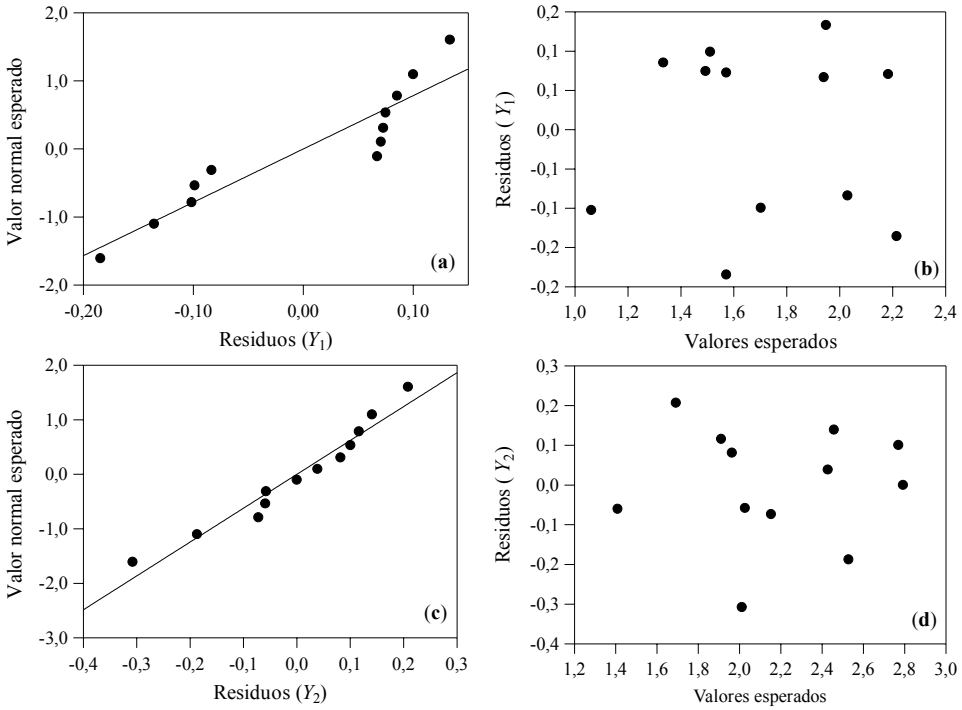


Fig. A.8.1 (a) Gráfico de normalidad probable de los residuos para el modelo Y_1 [a pesar del aspecto ligeramente irregular, la normalidad es aparente: Kolmogorov–Smirnov (d = 0,1567, $P > 0,05$), Shapiro–Wilk's (W = 0,94737, $P > 0,05$)] y el modelo Y_2 (c). Relación entre los residuos y los valores esperados para los modelos Y_1 (b) e Y_2 (d).